

Dichelyma capillaceum (L. ex Dicks.) Myrin (*Fontinalaceae*, *Bryophyta*), nouvelle station française. Répartition, écologie et phytosociologie

par Gilles Bailly

Gilles Bailly, 5 route des Forges ; F-39700 Dampierre
Courriel : gilles.bailly3@wanadoo.fr

Résumé – Un second site français hébergeant *Dichelyma capillaceum* a été découvert début 2023 en région Bourgogne-Franche-Comté, dans le massif forestier de Chauv, situé au pied du Jura. Il s'agit d'un site important pour l'espèce qui a été observée le long d'un linéaire rivulaire d'une vingtaine de kilomètres. *Dichelyma capillaceum* est régulièrement présente le long de la Tanche puis de la Clauge, principal collecteur des eaux du massif. La répartition, l'écologie et la phytosociologie de l'espèce sont précisées. Une nouvelle bryo-association, vicariante continentale du *Fissidento adianthoidis-Dichelymetum capillacei* Hugonnot 2010 est proposée, le *Dichelymo capillacei-Lejeuneetum cavifoliae*. Contrairement à sa situation dans le Val de l'Eyre où l'espèce caractérise la zone d'expansion des crues dans le lit majeur de la vallée, les peuplements jurassiens de *D. capillaceum* sont confinés au lit mineur des deux cours d'eau et colonisent les faisceaux racinaires recouvrant les berges. Cette situation est à mettre en relation avec un hydrosystème de moindre amplitude, par ailleurs altéré par d'anciens travaux de drainage et de recalibrage réalisés dans une large partie amont du massif. Un programme de renaturation initié en 2004 se poursuit sur l'amont du bassin de la Clauge dont on peut espérer un impact positif à long terme sur les populations de l'espèce. Dans ce cadre, les interventions prévues sur le cours de la Tanche devront tenir compte de cette nouvelle donnée patrimoniale en minimisant les impacts des travaux sur les populations recensées.

Summary – A second French site hosting *Dichelyma capillaceum* has been discovered in early 2023 in the Bourgogne-Franche-Comté region, in the Chauv forest at the foot of the Jura Moutain. It is an important site for the species which has been observed along a riparian stretch of around twenty kilometers. The distribution, ecology and phytosociology of the species are specified. A new bryo-association, a continental vicariant of the *Fissidento adianthoidis-Dichelymetum capillacei* Hugonnot 2010, is proposed, the *Dichelymo capillacei-Lejeuneetum cavifoliae*.

Mots-clés : *Dichelyma capillaceum*, *Fontinalaceae*, *Bryophyta*, Bourgogne-Franche-Comté, forêt de Chauv, hydrosystème, phytosociologie.

Keywords : *Dichelyma capillaceum*, *Fontinalaceae*, *Bryophyta*, Bourgogne-Franche-Comté, Chauv forest, hydrosystem, phytosociology.

Référentiel taxonomique utilisé : TaxRef v.16 (Gargominy *et al.*, 2022).

Introduction

C'est en mars 2023, à l'occasion de l'inventaire d'une autre espèce (*Fissidens celticus*¹) et de manière

1. découvert dans le massif en 2014 par H. Tinguy

totalemt fortuite que les premiers brins d'une mousse corticole à allure de *Sarmentypnum* ou de *Warnstorfia* ont été repérés en prospectant les rives de la Tanche dans le massif de Chauv (39). En remontant la rivière, avec la décou-

verte de deux autres pieds disséminés sur un trajet d'un kilomètre, l'image d'un taxon hydrocorticole décrit dans les fiches Natura 2000 (Bensettiti *et al.*, 2002) s'est progressivement imposée. La prospection de terrain consacrée au *Fissidens* a

été poursuivie (non sans une certaine fébrilité)... En fin de tournée, la détermination d'un prélèvement a permis de confirmer qu'il s'agissait d'une *Fontinalaceae* et bien de la *Dichelyma capillaceum* pressentie sur le terrain.

Il s'agit d'une rencontre inattendue : début 2023, *D. capillaceum* est réputée n'exister que d'un seul site français (Bensettiti *et al.*, 2002), la vallée de la Leyre (ou Val de l'Eyre) en Aquitaine, dans le département de Gironde, où elle a été découverte à la fin du XIX^e siècle (Crozals, 1894), retrouvée en 1947 et fait l'objet d'une série de publications contemporaines (Royaud & Dupain, 2004 ; Hugonnot, 2010 ; Caze *et al.*, 2013)².

Dichelyma capillaceum (fontinale chevelue, dichelyme étroite) est une espèce amphi-atlantique assez répandue dans le nord-est de l'Amérique du Nord mais rare en Europe où elle est surtout présente dans le sud de la Suède (figure 1), qui hébergerait 90 % de la population européenne (Hylander, 1998), et en Finlande. Elle est également signalée de Russie (Czernyadjeva, 2002 ; Czernyadjeva & Ignatova, 2013 ; Lapshina, 2015). Plus proche de nous, elle est connue en Pologne et en Allemagne (Frahm & Stapper 1998, Sabovljević & Frahm, 2009). La population allemande, découverte en 1923 a été estimée disparue puis retrouvée (Frahm & Stapper, 1998) mais paraît dans une situation précaire. Le site aquitain héberge la population européenne la plus méridionale actuellement connue. L'espèce a été indiquée

2. On trouve une autre mention française de *D. capillaceum* sur le site de l'INPN et sur OpenObs, localisée en Basse-Normandie et issue d'une donnée ZNIEFF (ZNIEFF 250002593 - Lande et tourbière du Tertre Bizet) attribuée au bryologue A. Lecointe, datée de 1983. Il s'agit d'une erreur de saisie dans le fichier ZNIEFF (S. Stauth, com. pers.) malheureusement, faute de gouvernance, toujours non corrigée et reprise dans certaines synthèses internationales (Sabovljević 2006, Sabovljević & Frahm 2009, site du GBIF)

d'Italie mais l'herbier qui hébergeait le spécimen a été perdu et elle est estimée disparue dans ce pays (Aleffi *et al.*, 2020). Des mentions anciennes en Grèce et Sicile datant des XVIII^e et XIX^e siècles n'ont pu être confirmées (Hedenäs *et al.*, 1996 ; Sabovljević, 2006).

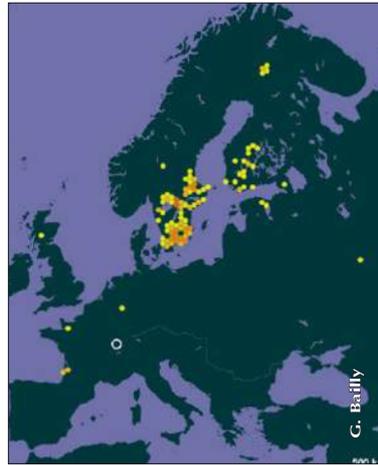


Figure 1 : répartition de *Dichelyma capillaceum* en Europe d'après GBIF ; le cercle indique la position approximative de la nouvelle station. Concernant le pointage en Basse-Normandie, cf. note infrapaginale.

La population jurassienne est géographiquement intercalaire entre celle d'Aquitaine et celle d'Allemagne mais des distances de plus de 500 km séparent chacune d'entre elles de la plus proche.

Dichelyma capillaceum est rare et estimée en régression en Europe y compris dans ses foyers scandinaves. Elle est évaluée quasi menacée (NT) dans la liste rouge européenne (Hodgetts *et al.*, 2019). Elle est listée dans l'annexe I de la Convention de Berne, dans l'annexe II de la Directive Habitats et protégée en France depuis 2013.

Une nouvelle quête s'est donc imposée en 2023, menée parallèlement à la recherche de *F. celticus*, celle de *D. capillaceum* dans l'hydrosystème du massif. Les explorations qui ont suivies ont confirmé la présence de l'espèce en aval de la même rivière. Trois actions ont

été poursuivies de mars à septembre 2023 :

- le parcours pédestre systématique et continu du réseau concerné d'amont en aval tant que des colonies étaient découvertes, en louvoyant dans la mesure du possible d'une berge à l'autre et en pointant les contacts avec une précision de l'ordre de 5 à 10 m (logiciel Iphigénie sur smartphone), l'intention étant de s'approcher d'une connaissance exhaustive de la distribution de l'espèce dans l'aire concernée. Ce n'est qu'au niveau de la clairière abritant le village de la Vieille-Loye que les points de visite ont été écartés à cause des contraintes d'accessibilité en zone habitée ;

- assez précocement des schémas récurrents dans l'assemblage des espèces accompagnant *D. capillaceum* ont pu émerger et ont conduit à initier une approche phytosociologique ; celle-ci a été l'occasion d'accumuler des données sur certains éléments d'écologie de l'espèce ;

- les informations publiées sur le sex-ratio au sein de l'espèce (Hylander, 1998 ; Hugonnot, 2010), qui est dioïque, ont incité à examiner cet aspect sur des prélèvements dans des touffes d'individus bien développés.

Contexte

Géomorphologie et hydrographie

Avant de présenter les résultats, il convient de décrire rapidement le contexte : la forêt de Chaux compte parmi les plus grands massifs feuillus de France métropolitaine avec une superficie de 20 493 ha. Il comporte un noyau de forêt domaniale (13 093 ha) entouré d'un ensemble de 28 forêts communales. Quoique situé au pied de l'arc jurassien, son support géologique est radi-

calement allochtone, formé d'une masse de galets siliceux (majoritairement des quartzites) d'origine alpine et vosgienne amenée par l'ancien Aar-Doubs, déposée sous forme de delta à l'entrée de la zone de subsidence bressane durant la charnière Pliocène-Pléistocène. Les cailloutis de la forêt de Chauv, baptisés d'après le massif qu'ils supportent, sont surmontés d'une couche de limons éoliens ayant subi des pédogenèses sous climat péri-glaciaire. Ils comportent un niveau compact (fragipan) situé à faible profondeur (40 à 60 cm).

La majeure partie des précipitations tombant sur le massif (de l'ordre de 1000 mm annuels) engendre des nappes perchées collectées par un chevelu de ruisselets temporaires. La rivière Clauge qui parcourt l'ensemble du massif d'est en ouest sur plus de 20 km rassemble la plupart de ces apports. Son seul affluent important, la Tanche, suit une trajectoire parallèle plus au sud sur 15 km et rejoint la Clauge dans la clairière de la Vieille-Loye. L'altitude des parties tabulaires du massif varie entre 275 et 250 m. Le fond des vallées de la Tanche et de la Clauge se situent entre 240 et 205 m dans leur parcours forestier. La pente des deux cours d'eau est faible (1,3 ‰ pour la Clauge d'après Verneaux, 1973).

La Tanche présente un tracé sinueux, généralement à un seul chenal, avec des sections méandrisantes (figure 2) et quelques bras morts. La Clauge s'avère morphologiquement plus diversifiée avec, dès mi-parcours, un cours divaguant pouvant se diviser en plusieurs chenaux et bras morts. Le secteur situé en aval de la Vieille-Loye, après la confluence de la Tanche, est particulièrement complexe et comporte plusieurs chenaux et tout un lacs de bras secondaires intermittents.



▲ Figure 2 : la Tanche à mi-parcours, parcelle domaniale 976, le Chatelay (39), 239 m alt., 21 mars 2023.

La datation de niveaux organiques piégés dans les alluvions suggère que cette morphologie pourrait être héritée d'un tracé périglaciaire fossilisé (Lucot, comm. pers) et conservé grâce à la pérennité du couvert forestier.

Dès la sortie du massif et le passage en contexte agricole intensif, la structure de la Clauge est altérée et se réduit à un unique chenal encaissé avec des sections quasiment linéaire sur la dizaine de kilomètres qui la sépare de la Loue.

Dans le massif lui-même, des travaux d'assainissement ont été poursuivis depuis la fin du XIX^e jusque dans les années soixante dans le but de corriger l'hydromorphie des sols en faveur des peuplements forestiers. Ils ont donné lieu au creusement d'un important réseau de drains, à la rectification du parcours des nombreux affluents intermittents du réseau, à des recalibrages et des curages du chenal de la Clauge qui ont eu pour conséquence d'élargir et d'approfondir son lit (figure 3) et d'endiguer ses débordements naturels (Lucot *et al.*, 2008 ; Lucot & Lambert, 2020). La Tanche a également été l'objet de modifications, actuellement moins documentées.



▲ Figure 3 : cépée d'*Alnus glutinosa* en bordure d'un bras artificialisé de la Clauge (canal du Moulin d'Aillery) ; sa situation perchée est interprétée comme un symptôme de l'incision du chenal. Forêt communale de la Loye (39), parcelle 15, alt. 209 m, 23 juin 2023. Dc : *Dichelyma capillaceum*, Fa : *Fontinalis antipyretica*, Mh : *Mnium hornum*.

La Clauge amont et la Tanche sont deux cours d'eau issus de sources hélocrènes à alimentation pluviale. Les périodes de crue sont hivernales et ils connaissent une période d'assez sur une longue section amont qui peut débuter, selon les années, dès le mois de mai. Pour la Clauge, l'effet cumulé des travaux de drainage et de l'augmentation de la fréquence des sécheresses a déplacé de 7 km en aval le point où la Clauge était permanente depuis 1973 (Savier, 2023). La Clauge dès l'aval de la

Vieille-Loye est plus régulièrement alimentée car soutenue par des apports phréatiques issus des couches argileuses incluses dans le cailloutis. La Tanche peut, selon les années, connaître des assècs gagnant la totalité de son cours.

Environnement géochimique

Depuis le début des années 2000, des analyses physico-chimiques sont disponibles à partir de deux stations, l'une en aval de la Vieille-Loye sur la commune d'Augerans, l'autre à la Loye, au sortir du massif (Naiades, 2023). On ne dispose pas de données sur la Tanche mais la Clauge amont et la Tanche sont deux cours d'eau jumeaux coulant dans un contexte similaire. Verneau (1973) souligne l'originalité de la Clauge par rapport à l'ensemble du bassin du Doubs due à son contexte géomorphologique et à son fonctionnement particulier à forte oscillation saisonnière. Les

eaux de la Clauge sont peu minéralisées et peuvent être qualifiées globalement de mésotrophes avec des charges assez faibles en nitrates et orthophosphates en période hivernale mais alternant avec des pics de concentration régulièrement mesurés durant les étiages (tableau I).

Verneaux (*ibid.*) évoque une eutrophisation (au sens d'enrichissement naturel) d'amont en aval. Logiquement, la Tanche devrait présenter des caractères plus oligotrophes que ceux mesurés par les deux stations de la Clauge. Les sols de tête de bassin sont acides (pH entre 4,5 et 5), très pauvres en calcium et riches en ions Al^{+++} (Lucot & Lambert, 2020).

Habitats forestiers connexes

Les habitats des parties tabulaires du massif se partagent entre des chênaies-hêtraies acidiphiles à méso-acidiphiles et des chênaies-

boulaies à molinie. Les banquettes alluviales qui forment le lit mineur de la Tanche et de la Clauge amont sont très majoritairement occupées par une chênaie pédonculée-charmaie mésoacidiphile à crin végétal (*Carex brizoides*), parfois sous des formes altérées à bouleau (*Betula alba*) et tremble (*Populus tremula*) ou remplacée par des plantations de pin sylvestre, chêne rouge d'Amérique ou sapin de Nordmann. Dans ce contexte, *D. capillaceum* colonise les racines des essences riveraines; l'aulne glutineux s'impose sur les rives à partir d'une certaine distance à la source à mesure que les berges s'accroissent mais il s'agit d'une frange arborée correspondant à un faciès particulier de la chênaie pédonculée; les aulnaies marécageuses de l'*Alnion glutinosae* Malcuit 1929 sont absentes du parcours amont. La sur-représentation de l'aulne sur les rives est vraisemblablement due à sa résistance au déchaussement; sa présence riveraine est également favorisée par le forestier, les abords de la Tanche bénéficiant d'un traitement en série écologique

L'organisation des habitats sur la Clauge aval, après la confluence avec la Tanche, est plus complexe avec trois niveaux s'étageant autour du chenal (figure 4):

- une aulnaie alluviale neutroacidophile à fougères (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*), circée (*Circea lutetiana*) et baldingère (*Phalaris arundinacea*) sur alluvions grossières, sablo-caillouteuses;
- une chênaie pédonculée-aulnaie neutroacidophile à groseillier rouge (*Ribes rubrum*) sur banquettes alluviales inondables limono-sableuses;
- une chênaie-charmaie mésoacidiphile à crin végétal sur les terrasses limoneuses situées à un ou deux mètres au-dessus du chenal.

Tableau I: compilation de cinq années d'analyses (janvier 2018 à décembre 2022) provenant de deux stations situées sur la Clauge, en aval de la Vieille-Loye (commune d'Augerans) et au sortir du massif (commune de la Loye).

Données sources issues de la base Naiades.

Station	Analyse	Dureté totale	Conductivité	Azote Kjeldah	Nitrates	Phosphore total	Ortho-phosphates
	unité	°f	µS/cm	mg/l	mg/l	mg/l	mg/l
Augerans	min.	1,40	29	0,50	0,73	0,007	0,010
	max.	14,40	305	0,95	7,60	0,180	0,460
	moy.	7,69	175	0,52	2,61	0,066	0,162
	méd.	5,24	160	0,50	2,30	0,043	0,130
la Loye	min.	1,40	30	0,50	0,50	0,005	0,010
	max.	13,90	289	10,40	7,10	0,087	0,230
	moy.	7,90	173	0,77	1,93	0,035	0,078
	méd.	6,44	181	0,50	1,80	0,031	0,065



Figure 4 : la Clauge en crue, 15 novembre 2023, parcelle domaniale 1313, Réserve Biologique Dirigée de la Clauge, Belmont (39), 216 m alt. AI : affluent intermittent de rive droite, BS : bras secondaire lentique, CP : chenal principal en arrière-plan. Cpc : chénaie pédonculée-charmaie à *Carex brizoides*, CpA : chénaie pédonculée-alnaie à *Ribes rubrum* sur banquettes alluviales, Aa : aulnaie alluviale.

Même si on observe plus fréquemment *D. capillaceum* sur les racines des phorophytes peuplant les deux premières unités, on peut aussi la trouver en rebord de la chénaie à crin végétal en cas d'incision de la terrasse par un méandre.

Résultats

Distribution de *Dichelyma capillaceum*

Initiée le 11 mars 2023, la prospection s'est poursuivie jusqu'au 7 septembre 2023. Vingt-quatre demi-journées ont été consacrées à la recherche de *D. capillaceum*. L'espèce a été trouvée de manière

très régulière tout au long de la Tanche dès 5 km en aval de sa source jusqu'à sa confluence avec la Clauge, soit sur un trajet de plus de 9 km. Elle est ensuite présente le long de la Clauge jusqu'à la sortie du massif sur un trajet de l'ordre de 7 km auquel il faut ajouter 4 km d'un chenal secondaire parallèle au cours principal où l'espèce a également été contactée. En définitive, *D. capillaceum* a été inventoriée sur un linéaire d'approximativement 20 km dans le massif (figures 5 à 7). Des recherches à quelques kilomètres en aval de la forêt de Chau, dans un chenal qui devient très encaissé et en contexte rudéralisé, n'ont pas permis de trouver de nouvelles stations. Plus en aval, la

Clauge entre dans le Val d'Amour, large plaine alluviale formée par la Loue et composée d'alluvions calcaires dont les caractères géochimiques et morphodynamiques ne doivent plus convenir à l'espèce.

Sur le linéaire inventorié, l'espèce a été pointée 228 fois. Globalement il s'agit d'une présence éparse mais régulière, sensiblement plus dense sur le cours de la Tanche. Les peuplements sont généralement de faible étendue, composés d'une à quelques touffes, parfois d'un seul brin, sur des surfaces de quelques cm², parfois de l'ordre du dm² et de quelques centimètres de hauteur. Les colonies les plus importantes, pouvant atteindre des longueurs de l'ordre du décimètre, corres-

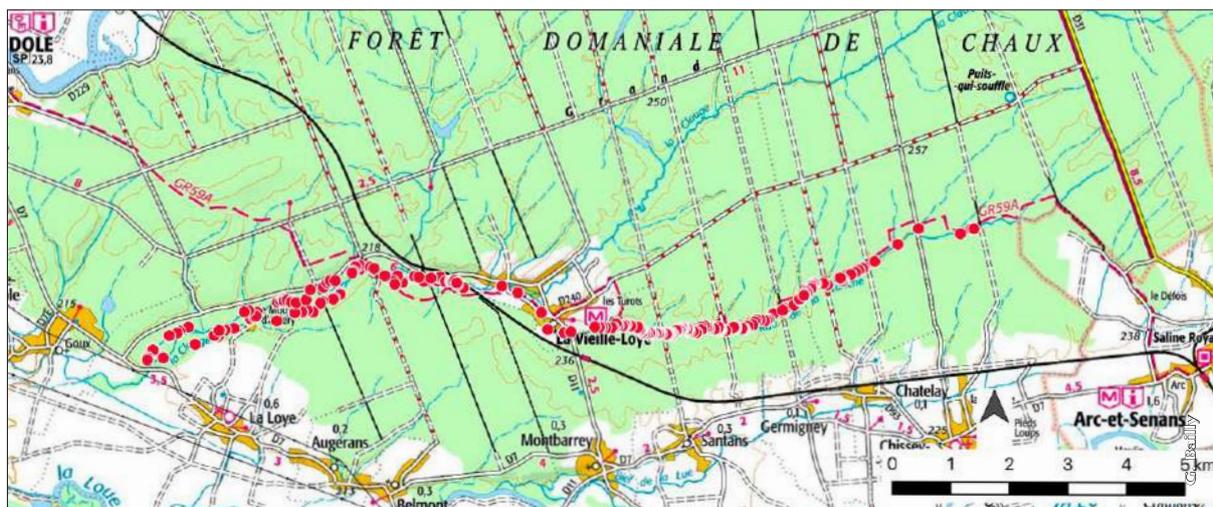


Figure 5 : répartition de *Dichelyma capillaceum* en forêt de Chau. @IGN



Figure 6 : répartition amont de *Dichelyma capillaceum* le long de la Tanche (flèche: confluence Tanche-Clauge). @IGN

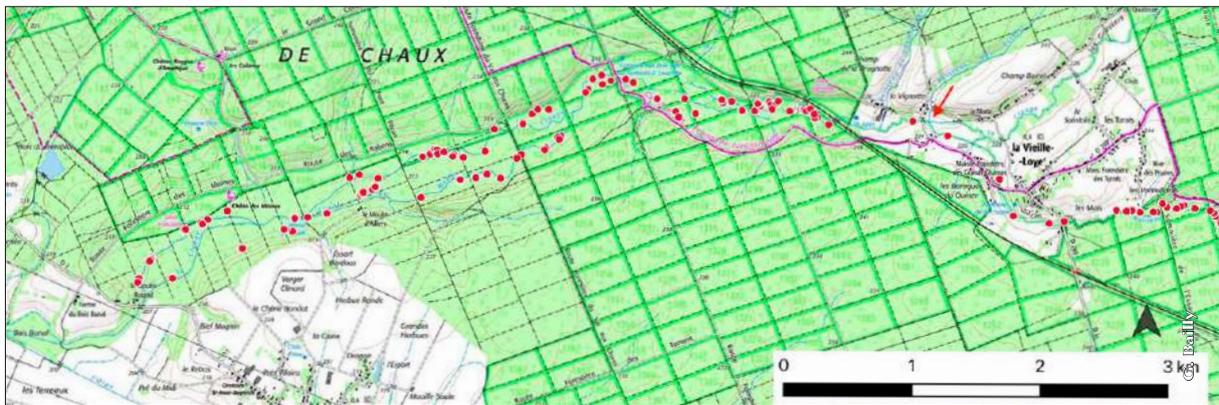


Figure 7 : répartition aval de *Dichelyma capillaceum* le long de la Clauge (flèche: confluence Tanche-Clauge; le tracé forestier des deux rivières sur le fond topographique est souvent inexact). @IGN

pondent à celles les plus proches du fond de chenal et les plus souvent immergées.

Un fait à souligner est l'absence de l'espèce sur le cours supérieur de la Clauge en amont de la confluence avec la Tanche. Elle n'a pas été observée non plus dans le chevelu de ruisseaux alimentant les deux rivières à l'exception d'un seul point localisé dans un affluent de la Tanche mais à proximité de sa connexion.

L'aire d'occurrence de l'espèce sur la Tanche est quasi-linéaire, limitée aux berges des deux rives. Si, comme indiqué précédemment, la densité des stations est plus faible dans la vallée de la Clauge, l'aire est plus large dans la mesure où *D. capilla-*

ceum est disséminée dans les divers chenaux et bras morts de la rivière.

Même s'il ne saurait être totalement exhaustif, cet ensemble de pointages permet de matérialiser précisément l'aire d'occurrence de l'espèce dans le massif qui constitue, en l'état des connaissances, l'unique foyer de la population régionale.

Les pointages, les relevés et leurs coordonnées ont été saisis dans la base Taxa CBNFC-ORI SBFC.

Substrats et exposition

Les données sur la nature des supports proviennent principalement des stations ayant fait l'objet de relevés phytosociologiques. On estime que les statistiques qui en

sont issues (47 observations) sont représentatives de l'ensemble de la population :

- en forêt de Chaux, *D. capillaceum* se développe quasi exclusivement sur les racines (96 % des cas) qui courent sur la berge ou sur le fond de bras morts et d'encoches de berge (figure 8) ; il s'agit de racines vivantes à l'exception d'une seule observation sur racine sèche (rattachée toutefois à un arbre vivant). Les diamètres varient généralement de 2 à 5 cm mais ils peuvent dépasser les 10 cm dans le cas de racines anastomosées. De rares occurrences (2 %) ont été notées sur base de tronc (*Betula pendula* exclusivement) ; une seule observa-

tion provient d'une souche altérée enracinée dans la berge ;

– aucune colonie n'a été notée sur bois mort libre malgré la présence d'embâcles assez nombreuses dans les deux rivières ;

– concernant l'essence du phorophyte, sur 47 occurrences notées, on obtient : 64 % *Alnus glutinosa*, 13 % *Carpinus betulus*, 7 % *Acer pseudo-platanus*, 4 % *Betula pendula*, 2 % *Acer campestre*, 2 % *Corylus avellana*, 2 % *Populus tremula*, 2 % *Quercus robur*, 4 % non identifié. Cette distribution reflète essentiellement la composition du peuplement rivulaire : *Alnus glutinosa* est prédominant dans le cordon ripicole sans pour autant être l'essence dominante dans le boisement connexe développé en retrait des rives ;

– cette indifférence relativement au phorophyte a déjà été commentée (Hugonnot, 2010 ; Caze *et al.*, 2013). La communauté muscinale

se développe en fait sur une pellicule de sédiments limono-sableux déposée sur les racines qui peut atteindre jusqu'à 5 mm d'épaisseur (obs. pers.) et l'isole plus ou moins du phorophyte.

D'après la littérature, *D. capillaceum* peut se développer sur blocs, pierres, bases de troncs et racines (Hedenäs *et al.*, 1996 ; Hylander, 1998). La position exclusivement corticole en forêt de Chauv est imposée par la géomorphologie du site : il n'y a pas de roches affleurantes dans le massif à l'exception du cailloutis. Le cailloutis est rarement représenté dans les berges mais il compose le fond des chenaux où il sert de support à d'autres taxons à caractère plus aquatique (*Fontinalis antipyretica*, *Scapania undulata*, *Fissidens pusillus*...). La situation paraît similaire dans le système alluvial du Val de l'Eyre.

S'il est intéressant de noter l'inclinaison et l'orientation du substrat dans le cas d'espèces corticoles ou saxicoles comme cela a été fait en Val de l'Eyre, c'est apparu peu pertinent dans le cas présent, les supports étant soit horizontaux, soit diversement inclinés le long de leur trajet. L'ombrage a été évalué sur une échelle de zéro (complète exposition) à quatre (très ombragé) pour les 41 relevés réalisés. Les conditions s'avèrent très homogènes dans le site, avec une note de 3 (ombragé) pour 40 relevés et une seule de 4 pour une population développée à l'abri du bourrelet d'une vieille cépée d'aulne perchée (*cf.* figure 3). Sur la base des observations suédoises, Hedenäs *et al.* (1996) considèrent que l'espèce préfère les situations modérément ombragées mais les données apparaissent plus dispersées, conséquence du nombre et de la variété des sites prospectés. Par ailleurs, les insulations annuelles sont bien différentes entre les deux territoires.

Position dans l'hydrosystème

Dichelyma capillaceum est une espèce amphibie qui, dans son pôle nord-européen, se rencontre aux abords de lacs, fjords ou rivières. Elle caractérise les hydrosystèmes montrant une assez forte amplitude entre les niveaux des hautes et basses eaux avec une périodicité saisonnière. Les systèmes soumis à des oscillations importantes de faible périodicité ou trop régulés sont défavorables à l'espèce (Hyllander, 1998).

En France, *D. capillaceum* n'a été trouvée qu'en bordure d'eaux courantes mais selon des modalités différentes. Une différence essentielle avec le site aquitain est la présence de la fontinale chevelue de manière quasi-exclusive sur les



Figure 8 : station typique de *Dichelyma capillaceum* en vallée de la Clauge, sur racines d'*Alnus glutinosa*. Parcelle domaniale 1314, Réserve Biologique Dirigée de la Clauge, Belmont (39), 216 m alt., 29 mars 2023.

faisceaux racinaires qui recouvrent les berges. En forêt de Chaux, les très rares observations sur base de troncs ont été faites sur des arbres implantés en pied de berge et penchés sur le chenal si bien que le peuplement de *D. capillaceum* ne dépassait pas le haut de berge et restait inclus dans le lit mineur (figure 9).



Figure 9: *Dichelyma capillaceum* sur *Betula pendula*. Dans le site jurassien, l'espèce est rarement observée sur tronc et uniquement lorsqu'ils sont enracinés en pied de berge. Rive droite de la Tanche, parcelle domaniale 953, Chatelay (39), 240 m alt., 12 mars 2023.

En Val de l'Eyre, *D. capillaceum* peut être présente dans le lit majeur jusqu'à 200 m des berges (Belaud, comm. pers.) et caractérise la zone d'expansion des crues. En forêt de Chaux, l'espèce est étroitement liée à la zone de battement de la lame d'eau dans le chenal, les débordements dans le lit mineur étant actuellement très limités dans le temps et l'espace; d'après Degiorgi (comm. pers.), les interventions sur l'hydrosystème du massif ont drastiquement réduit la périodicité d'inondation d'une (voire deux) fois par an à une fois tous les cinq à dix ans et pour une durée très brève. En l'état actuel, il est difficile de savoir si, historiquement, l'espèce a pu avoir, en forêt de Chaux, une

extension plus ample sur les arbres des lits mineurs des deux rivières.

Les observations de terrain permettent d'évaluer la hauteur de la tranche verticale dans laquelle *D. capillaceum* se développe: elle est de l'ordre d'une quarantaine de centimètres entre le haut et le tiers inférieur de la berge. En période de pleine eau, certaines colonies s'établissent de part et d'autre de la lame d'eau entre -20 et +20 cm. Durant les assècs, les peuplements les plus bas sont situés entre 40 et 60 cm au-dessus du fond du chenal. Étant donnée la découverte récente de l'espèce dans le site, on manque évidemment de données diachroniques qui permettraient de préciser la périodicité d'immersion des peuplements.

Le réseau est en eau de novembre à avril et l'assèc peut, selon les années, débuter dès la mi-mai à partir des secteurs amont. D'après les observations suédoises, appuyées par des données diachroniques (Hedenäs *et al.*, 1996), les populations de *D. capillaceum*, durant une année moyenne, devraient être hors eau de juin à novembre et immergées de décembre à mai, ce qui correspond *grosso modo* aux périodicités locales. Néanmoins, dans le cas du système Tanche-Clauge, on ignore si toute la population parvient à être régulièrement immergée et selon quelle durée. Or, la régularité et la durée d'immersion sont des facteurs essentiels pour la survie des colonies.

Phytosociologie

Plusieurs des publications consacrées à l'écologie de *D. capillaceum* listent les espèces, trachéophytes ou bryophytes, présentes dans ses stations. Une seule étude provenant de la vallée de la Leyre (Hugonnot, 2010) s'est, jusqu'à présent, inté-

ressée à la caractérisation phytosociologique du micro-habitat de *D. capillaceum*. Le *Fissidento adianthoidis-Dichelymetum capillacei* Hugonnot 2010 est défini dans un tableau de 44 relevés. On dispose pour le site jurassien d'un corpus comparable réalisé sur un site de longueur approchante.

La réalisation des relevés locaux s'est avérée délicate compte tenu de la nature des supports et de l'écologie de *D. capillaceum*. La situation la plus simple, celle d'un support unique et continu (tronc ou racine de gros diamètre) s'est avérée rare. Le plus souvent les composantes de la communauté sont réparties sur plusieurs racines parallèles ou sur des faisceaux de racines formant un treillis plus ou moins complexe. Pour les relevés réalisés sur des racines connexes, les listes ont été réalisées en cumulant les données provenant des différents supports. Les surfaces des relevés ont été calculées en sommant les surfaces individuelles des racines (typiquement: deux ou trois racines plus ou moins horizontales cumulant une longueur de 2 m pour une largeur de 5 cm). Pour les faisceaux de racines intriquées, l'ensemble a été interprété comme une seule aire trouée. Le pourcentage de surface occupée effectivement par le réseau de racines a été estimé visuellement et l'aire du relevé a été calculée en appliquant ce pourcentage à la superficie de l'enveloppe globale.

Les communautés amphibies sont établies par nature le long de gradients verticaux. Une attention particulière a été portée au bornage vertical des relevés (généralement limités à un ou deux décimètres en hauteur) tout en recherchant une régularité dans la distribution des taxons.

Dans le site jurassien, les peuplements de *D. capillaceum* sont typiquement établis entre une guirlande monospécifique de *Sciuro-hypnum plumosum* peuplant les racines de haut de berge et des formations pionnières de *Lejeunea cavifolia* ou *Radula complanata* localisées en contrebas. La connaissance de cette configuration a été une aide pour rechercher l'espèce lors des prospections. Il peut y avoir un chevauchement entre les colonies les plus basses de *D. capillaceum* et les plus hautes de *Fontinalis anti-pyretica*, celle-ci colonisant les pieds de berges ou les fonds de chenaux.

Compte-tenu des diverses contraintes, la surface des relevés a varié de 2 à 45 dm² avec une moyenne de 14 dm² et une médiane de 9 dm²; ces valeurs sont comparables à celles des relevés aquitains (moyenne 11 dm², médiane 9 dm²) réalisés essentiellement sur des troncs.

Des prélèvements ont été systématiquement réalisés dans les peuplements de *Lejeunea* et ils ont été identifiés peu de temps après la récolte pour l'observation des oléocorps. La seule espèce présente dans le site est *Lejeunea cavifolia*. Concernant le genre *Radula*, les colonies en contexte amphibie sont généralement stériles. Les quelques échantillons fertiles collectés appartiennent à *Radula complanata* (par ailleurs, *R. lindbergiana* n'est pas connue de Bourgogne-Franche-Comté). Le genre *Aneura* est mentionné dans quatre relevés. Les échantillons ont été rapportés à *Aneura pinguis* sauf l'un d'eux qui présente des caractères le rapprochant de l'*Aneura* « maxima » européen de statut taxonomique indécis (Hugonnot & Chavoutier, 2021). *Aneura pinguis* est lui-même un taxon complexe (Bączkiewicz *et al.*, 2017) et on peut douter que deux taxons du même genre coexistent

dans des situations aussi similaires. Il est sans doute nécessaire d'attendre des travaux ultérieurs pour statuer sur la nature des *Aneura* présents dans le massif.

Un assemblage régulier de taxons a été précocement repéré au cours des prospections: *D. capillaceum*, *Sciuro-hypnum plumosum* et *Lejeunea cavifolia* composent le noyau de la communauté (figure 10). Le corpus des 41 relevés (tableau II) s'avère cohérent quant à la composition spécifique et à la structure globale avec un indice de similarité de Jaccard moyen de 0,39 (minimum 0,08) et un indice de Steinhaus moyen de 0,34 (minimum 0,01).



Figure 10: un aspect de l'association jurassienne sous sa forme typique; sur racines d'*Alnus glutinosa*. Parcelle domaniale 1314, Réserve Biologique Dirigée de la Clauge, Belmont (39), 216 m alt., 29 mars 2023. Dc: *Dichelyma capillaceum*, Sp: *Sciuro-hypnum plumosum*, Lc: *Lejeunea cavifolia*, Rc: *Radula complanata*.

Le tableau III compare les fréquences des taxons entre le site aquitain et le site jurassien. On note, outre la coprésence de *D. capillaceum*, des similitudes entre les deux communautés:

– un spectre sociologique particulier qui combine des taxons corticoles, des taxons hygrophiles indifférem-

ment corticoles ou saxicoles, voire quelques humicoles-terricoles;

– une richesse floristique comparable (5,7 taxons en moyenne pour le *Fissidento-Dichelymetum versus* 6,4 pour le groupement jurassien);

– des recouvrements moyens comparables (61 % pour le *Fissidentum-Dichelymetum*, 58 % dans le Jura);

– une structure hétérogène combinant des formes prostrées (*Radula complanata*, *Lejeunea sp. pl.*) et des formes buissonnantes (*D. capillaceum*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum plumosum*).

Des différences sont à souligner:

– le noyau des deux communautés est distinct avec *D. capillaceum*, *Fissidens adianthoides* et *Sanionia uncinata* en Aquitaine versus *D. capillaceum*, *Sciuro-hypnum plumosum* et *Lejeunea cavifolia* en Franche-Comté;

– *Fissidens adianthoides* est présent dans le site jurassien mais trop peu fréquent pour co-structurer la communauté comme c'est le cas en Aquitaine;

– *Sanionia uncinata* est totalement absente du groupement jurassien; en Franche-Comté, cette espèce est une orophyte extrêmement rare à basse altitude;

– *Lejeunea lamacerina* est totalement absente des relevés jurassiens; elle est très rare en Franche-Comté (deux localités) et inconnue du département du Jura; elle est « remplacée » par *L. cavifolia*, constante dans le groupement jurassien et absente des relevés aquitains.

Les fréquences de *Sanionia uncinata* et *Lejeunea lamacerina* dans les relevés du *Fissidento-Dichelymetum* sont interprétés comme des marqueurs qui témoignent de l'océanité du site aquitain. L'absence de ces taxons dans la communauté

Tableau II : composition du *Dichelymo capillacei-Lejeuneetum cavifoliae*.

Col. 1 à 14; subass. *scapanietosum undulatae*, col. 15 à 41 : subass. *typicum*.

Abréviations – rivière: T, Tanche, C, Clauge; support: r, racine vivante; rs, racine sèche; t, tronc; phorophyte, ac, *Acer campestre*; ag, *Alnus glutinosa*; ap, *Acer pseudoplatanus*; bp, *Betula pendula*; ca, *Corylus avellana*; cb, *Carpinus betulus*; pt, *Populus tremula*; qr, *Quercus robur*.

n° colonne	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
id tableau	Dich030	Dich101	Dich012	Dich016	Dich117	Dich028	Dich096	Dich071	Dich093	Dich075	Dich110	Dich063	Dich029	Dich035
rivière	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
support	r	r	r	r	r	t	r	r	r	r	r	r	r	r
phorophyte	bp	cb	ag	qr	ag+cb	bp	ag	ag+cb	ag	ag	pt	ag	ag	?
ombrage (0 à 4)	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
surface (dm ²)	9	8	3	8	18	8	45	21	14	23	9	19	6	41
% recouvrement	100	95	80	80	35	70	60	30	70	30	30	30	70	75
nb taxons	6	4	5	6	7	10	7	4	7	3	5	6	6	5
Combinaison caractéristique														
<i>Dichelyma capillaceum</i> (L. ex Dicks.) Myrin	+	2	2	1	2	2	3	3	3	3	2	2	2	4
<i>Sciuro-hypnum plumosum</i> (Hedw.) Ignatov & Huttunen	5	5	4	4	2	2	1	.	r	.	+	1	+	+
<i>Lejeunea cavifolia</i> (Ehrh.) Lindb.	.	.	1	2	2	3	+	+	2	+	1	+	3	2
Différentielles de sous-associations														
<i>Scapania undulata</i> (L.) Dumort.	+	r	+	+	+	1	+	1	1	+	+	3	3	2
<i>Mnium hornum</i> Hedw.	+	.	.	.	r	.	r	.	+	.	.	r	.	.
<i>Radula complanata</i> (L.) Dumort.	r	2
Différentielles de variantes														
<i>Fontinalis antipyretica</i> Hedw.	1	1	+	+
<i>Leptodictyum riparium</i> (Hedw.) Warnst.
<i>Hygroamblystegium fluviatile</i> (Hedw.) Loeske
Autres taxons														
<i>Rhizomnium punctatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	r	.	.	.	+	r	r	.	+
<i>Kindbergia praelonga</i> (Hedw.) Ochyra	.	1	+	+	.
<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	+	r	+
<i>Fissidens adianthoides</i> Hedw.	.	.	.	2
<i>Homalia trichomanoides</i> (Hedw.) Brid.	.	.	.	r	.	r
<i>Chionoloma tenuirostre</i> (Hook. & Taylor) M.Alonso, M.J.Cano & J.A.Jiménez
<i>Plagiothecium succulentum</i> (Wilson) Lindb.	+
<i>Aneura</i> agg. [<i>A. pinguis</i> (L.) Dumort. + <i>A. maxima</i> auct.]
<i>Ptychostomum capillare</i> (Hedw.) Holyoak & N.Pedersen
<i>Ptychostomum moravicum</i> (Podp.) Ros & Mazimpaka
<i>Leskea polycarpa</i> Hedw.

Taxons présents une seule fois: *Atrichum undulatum* (Hedw.) P.Beauv., Dich028, +; *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske, Dich203, 1; *Ctenidium molluscum* var. *sylvaticum* F.Rose & A.J.E.Sm., Dich028, r; *Fissidens bryoides* Hedw., Dich209, +; *Fissidens dubius* P.Beauv., Dich181, +; *Flavoparmelia caperata* (L.) Hale, Dich213, +; *Frullania tamarisci* (L.) Dumort., Dich041, r; *Metzgeria furcata* (L.) Corda, Dich021, r; *Porella platyphylla* (L.) Pfeiff., Dich022, 1; *Scapania nemorea* (L.) Grolle, Dich030, 1; *Thamnobryum alopecurum* (Hedw.) Gangelee, Dich210, +; *Ulotia crispa* (Hedw.) Brid., Dich156, +.

																							association							
																							scapanietosum							
																							typicum							
																							valeurs moyennes							
15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41				
Dich157	Dich021	Dich033	Dich017	Dich203	Dich025	Dich149	Dich139	Dich191	Dich022	Dich024	Dich209	Dich018	Dich202	Dich207	Dich206	Dich215	Dich159	Dich041	Dich181	Dich194	Dich156	Dich170	Dich144	Dich213	Dich210	Dich196				
C	C	T	C	C	T	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	T	C	C	C	C	C	C	C	C				
r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r				
ag	ag	ag	ag	ag	ag	ag+cb	ag	ag+ap	ag	cb	ag	ag	ca	ag	ac	ap	ag+pt	ag+cb	ap	ag	ag	ag	ag	ag	ag	ag				
3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	4	moy. :	3	3	3
5	7	16	6	8	32	7	2	10	6	34	10	31	5	15	8	4	5	18	17	11	5	7	18	18	9	12	moy. :	14	17	12
80	50	70	35	60	50	60	40	60	65	75	50	50	75	40	50	80	70	65	30	60	30	50	50	65	35	80	moy. :	57	61	56
4	10	5	5	7	5	5	4	5	6	5	11	7	8	6	6	8	6	6	9	6	8	7	7	10	8	6	moy. :	6,4	5,8	6,7
1	+	2	2	2	2	2	2	1	1	+	r	1	3	3	1	1	2	2	1	1	2	3	2	1	1	4	V	V	V	
5	3	3	3	3	2	+	+	+	1	+	1	2	+	+	+	2	3	2	1	1	1	+	2	+	2	.	V	V	V	
.	3	3	+	+	2	+	3	2	3	+	3	3	2	.	.	3	.	2	2	.	r	1	r	3	.	.	IV	V	IV	
.	II	V	.
.	I	II	.
1	1	r	.	+	+	3	2	3	2	4	+	2	3	2	3	+	3	+	2	4	2	2	+	2	.	.	IV	I	V	
.	r	+	1	1	1	+	1	+	+	2	II	II	II	
.	2	+	+	.	I	.	I	
.	1	3	.	I	.	I	
.	r	.	.	+	+	r	r	r	r	.	.	.	+	r	r	.	II	II	II	
.	2	r	.	.	+	r	.	1	1	+	.	.	r	II	II	II	
+	r	+	+	+	.	+	r	.	.	r	.	.	.	II	II	II	
.	r	+	1	2	.	.	.	r	+	+	I	I	II	
.	r	.	.	.	r	r	.	.	.	r	.	r	.	.	r	I	I	II	
.	+	r	r	+	.	r	.	.	1	I	.	II	
.	.	.	r	r	r	.	.	.	r	I	I	I	
.	r	+	1	1	I	.	I	
.	r	r	I	.	I	
.	r	I	.	I	
.	.	.	.	r	r	I	.	I	

Tableau III : comparaison du *Fissidento adianthoidis-Dichelymetum capillacei* (FD) et du *Dichelyma capillacei-Lejeuneetum cavifoliae* (DL) et de leurs sous-associations. Les taxons rares dans les deux associations ont été volontairement omis.

	FD	FD	FD	FD	DL	DL	DL
	ass	pion	lesk	typ.	ass	typ.	scap
<i>Lejeunea lamacerina</i> (Steph.) Schiffn.	II	.	I	IV	.	.	.
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	III	I	III	III	.	.	.
<i>Fissidens adianthoides</i> Hedw.	IV	III	III	V	I	II	I
<i>Dichelyma capillaceum</i> (L. ex Dicks.) Myrin	V	V	V	V	V	V	V
<i>Sciuro-hypnum plumosum</i> (Hedw.) Ignatov & Huttunen	II	.	.	V	V	V	V
<i>Lejeunea cavifolia</i> (Ehrh.) Lindb.	IV	IV	V
<i>Fontinalis antipyretica</i> Hedw.	I	.	.	I	II	II	II
<i>Rhizomnium punctatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	II	II	II
<i>Scapania undulata</i> (L.) Dumort.	II	.	V
<i>Mnium hornum</i> Hedw.	I	.	II
<i>Radula complanata</i> (L.) Dumort.	III	I	III	III	IV	V	I
<i>Homalia trichomanoides</i> (Hedw.) Brid.	III	.	III	III	II	II	I
<i>Metzgeria furcata</i> (L.) Corda	II	I	II	IV	I	I	.
<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	II	.	III	II	II	II	II
<i>Ptychostomum capillare</i> (Hedw.) Holyoak & N.Pedersen	I	.	I	II	I	I	.
<i>Kindbergia praelonga</i> (Hedw.) Ochyra	III	II	III	I	II	II	II
<i>Leptodictyum riparium</i> (Hedw.) Warnst.	I	I	II	I	I	I	.
<i>Leskea polycarpa</i> Hedw.	III	.	V	I	I	I	.
<i>Chionoloma tenuirostre</i> (Hook. & Taylor) M.Alonso, M.J.Cano & J.A.Jiménez	II	.

jurassienne et d'autres différences structurales incitent à en faire une association proche mais distincte pour laquelle on propose le nom de *Dichelymo capillacei-Lejeuneetum cavifoliae*. Le *Dichelyma-Lejeuneetum* est interprété comme une association vicariante du *Fissidento-Dichelymetum* dans un territoire à caractère océanique altéré et tendance continentale.

Dichelymo capillacei-Lejeuneetum cavifoliae ass. nov. hoc loco, tableau II. *Holotypus*: tableau II, col. 23, id. Dich191, la Loye (39), forêt domaniale de Chaux, parcelle 1383, bras secondaire en rive droite de la Clauge, encoche de berge, sur plusieurs racines d'*Alnus glutinosa* et d'*Acer pseudoplatanus* couvrant une légère dépression à fond gravelo-sableux, 47,0474°N, 5,5768°E, 212 m alt., 13 juin 2023.

C'est avec la sous-association *typicum* du *Fissidento-Dichelymetum* que l'association jurassienne montre le plus d'affinités par la fréquence de *Sciuro-hypnum plumosum* et le rôle du genre *Lejeunea*. En Aquitaine, cette unité se distingue de la sous-association *leskeetosum polycarpae* par son caractère plus mésotrophe dû à des dépôts alluviaux moins importants et moins riches en nutriments sur les phorophytes. Cette convergence s'explique par la nature de l'hydrosystème Tanche-Clauge où l'association est étroitement liée au lit mineur, est soumise à des forces érosives plus importantes et à des phases de dépôts plus courtes et probablement moins tamponnées que dans la vallée de la Leyre où le processus se déroule lors de l'inondation du lit majeur. La place plus importante des hépatiques pionnières au détriment des grandes

pleurocarpes et acrocarpes suggère également une dynamique plus agressive du côté jurassien.

L'organisation interne du *Dichelymo-Lejeuneetum* a été exploré à l'aide d'algorithmes de Classification Hiérarchique Ascendante (CAH) exécutée sous le logiciel R. Deux traitements ont été testés : une CAH sur une matrice des taxons codés en présence-absence par la méthode des liens complets et une CAH à partir de valeurs de recouvrement (abondances-dominances converties en nombres réels) par la méthode de Ward sur la distance de corde. Les deux CAH proposent deux partitions des données assez similaires mais l'analyse en présence-absence privilégie le rôle de *Scapania undulata* dans la structuration des données. Celle en abondance-dominance met davantage en exergue les phénomènes de faciès induit

par l'abondance de certains taxons (*Radula complanata*, *Lejeunea cavifolia*, *Sciuro-hypnum plumosum*...). Les deux approches modulées par l'expertise de l'auteur ont été combinées pour aboutir à la structuration du tableau II.

Deux sous-unités auxquelles on attribue le rang de sous-association se différencient clairement selon un schéma amont-aval :

– *scapanietosum undulatae* subass. nov. hoc loco : tableau II, relevés 1 à 14. *Holotypus* : tableau II, col. 5, id. Dich117, Montbarrey (39), forêt domaniale de Chaux, parcelle 1186, rive droite de la Tanche sur lacis de racines mêlées de *Carpinus betulus* et d'*Alnus glutinosa*, 47,0393°N, 5,6512°E, 227 m alt., 30 mai 2023. Définie par la présence de *Scapania undulata* et de *Mnium hornum*, cette unité est exclusive de la vallée de la Tanche, en section amont du réseau. Elle représente l'aile la plus oligotrophe de l'association. Sur les 17 relevés réalisés sur le cours de la Tanche, 14 appartiennent à cette unité.

– *typicum* subass. nov. hoc loco : tableau II, relevés 15 à 41. *Holotypus* : tableau II, col. 23, id. Dich191 (*idem* association). *Scapania undulata* et *Mnium hornum* en sont absents. *Radula complanata* y est, en revanche, quasi-constante alors qu'elle est très peu représentée dans la subass. *scapanietosum undulatae*. *R. complanata* est une corticole pionnière largement répandue. Sa fréquence, voire son abondance, avec *Lejeunea cavifolia*, est interprétée comme une réponse à l'action de flux plus importants en période de crue dans la section aval, ayant pour effet de maintenir la communauté dans des stades plus juvéniles. La sous-association *typicum* est très majoritairement présente (24 relevés sur 27) en

section aval, en vallée de la Clauge après confluence avec la Tanche.

D'autres variations ressortent, quoique moins nettement à partir des analyses numériques, mais seraient sans doute plus clairement identifiées dans un corpus intégrant les associations connexes du chenal. Il s'agit de variantes de bas de berge, présentes dans les deux sous-associations, se distinguant principalement par la présence de *F. antipyretica* (plus rarement *Leptodictyum riparium* et *Hygroamblystegium fluviale*) ou par une abondance accrue de *S. undulata*, voire de *D. capillaceum*.

Par ailleurs, des faciès alternativement dominés par *Sciuro-hypnum plumosum* ou par les hépatiques (*Lejeunea cavifolia*, *Radula complanata*) sont repérables sur le terrain. En haut de berge, *Sciuro-hypnum plumosum* tend à entrer en concurrence avec *D. capillaceum* et les peuplements de la fontinale chevelue sont généralement très réduits lorsque le premier domine. En bas de berge, les fractions de racines les plus soumises au flux peuvent ne comporter que *L. cavifolia* ou *R. complanata*. L'association complète s'individualise dans une zone médiane où les tensions s'équilibrent. Dans cette zone, où *Sciuro-hypnum plumosum* n'est pas tout-à-fait à son optimum, il apparaît sous une morphose prostrée et terne assez distincte de sa forme habituelle.

Un survol de la littérature suggère que *D. capillaceum* participe à plusieurs associations saxicoles ou corticoles distinctes. En Suède, *Sanionia uncinata* apparaît fréquemment dans les listes ce qui tendrait à rapprocher l'association aquitaine des communautés scandinaves mais on y note aussi *D. falcatum*, un taxon arctico-alpin, orophyte alpin et pyrénéen en France. En Sibérie, *D. capillaceum* est citée avec *Callicladium*

haldanianum, *Myrinia pulvinata* et *Sanionia uncinata*, les deux premiers taxons rares à très rares en France et à affinités boréales.

Comme déjà souligné, le spectre sociologique du *Dichelymo-Lejeuneetum* est composite mais les taxons des *Plathypnidio-Fontinalietea antipyreticae* (*D. capillaceum*, *Sciuro-hypnum plumosum*, *S. undulata*, *F. antipyretica*) constituent le groupe le plus cohérent. Parmi ceux-ci, les taxons les plus stéonoèces (*Sciuro-hypnum plumosum*, *S. undulata*) incitent à ranger l'association parmi les communautés amphibies des eaux acides, dans l'ordre des *Hygrohypnetalia* et l'alliance du *Racomittrion acicularis*. Le même choix a été opéré par Hugonnot (2010) pour le *Fissidento-Dichelymetum*.

Plathypnidio-Fontinalietea antipyreticae Philippi 1956

Hygrohypnetalia Krajina
1933 (= *Brachythecietalia plumosi* Philippi 1956)

Racomittrion acicularis v.
Krusenstjerna 1945

Dichelymo capillacei-
Lejeuneetum cavifoliae
ass. nov hoc loco

typicum subass. nov.
hoc loco

scapanietosum undulatae subass. nov. hoc loco

Sex-ratio et dissémination

Dichelyma capillaceum est une espèce dioïque. Contrairement aux populations américaines chez lesquelles des sporophytes sont assez communément observés, ceux-ci sont extrêmement rares dans les populations européennes de l'espèce. Les travaux suédois attribuent le phénomène à la rareté des plantes mâles (Möller, 1922 in Hedenäs, 1996).

Dans le site jurassien, des prélèvements de brins issus d'individus bien développés ont été réalisés sur l'ensemble du parcours de la Tanche à la Clauge aval. Sur les 18 brins présentant des rameaux sexués, tous se sont avérés femelles. On remarquera que seuls des pieds mâles ont été trouvés dans le Val de l'Eyre en contraste avec la tendance européenne.

Chez les bryophytes, les taxons dioïques disposent souvent d'organes végétatifs de dissémination plus ou moins spécialisés. Ce n'est pas le cas chez *Dichelyma capillaceum*. On rapporte néanmoins la production de filaments protonémiques au niveau des feuilles, plus particulièrement sur la nervure (Hedenäs, 2006). Ces filaments ont été observés une fois dans une colonie de la vallée de la Tanche, début novembre 2023 (figure 11). Ils n'ont pas été recherchés antérieurement et il n'est pas possible, en l'état actuel, d'évaluer leur fréquence dans le site ou leur périodicité de développement. Ils s'avèrent



Figure 11 : bouquets de filaments protonémiques sur les feuilles d'un rameau de *Dichelyma capillaceum*. Forêt communale de Belmont, parcelle 27, affluent en rive droite de la Tanche, souche altérée sur berge, 241 m alt., novembre 2023.

très fragiles et contribuent probablement à la dissémination de l'espèce soit en se détachant, soit emportés par le courant avec le brin porteur si la plante est fragmentée.

La répartition de la fontinale chevelue dans l'hydrosystème du massif est particulière puisqu'elle n'est présente que sur les berges de la Tanche dans sa partie amont pour passer à la Clauge uniquement après la confluence. Elle ne « remonte » pas sur la Clauge malgré une habitabilité comparable des berges. Cette distribution uniaxiale suppose une propagation à sens unique d'amont en aval à partir d'une origine située dans la Tanche amont. La condition unisexuée de la population suggère aussi une origine clonale.

Questions et perspectives

Les observations rassemblées dans ce premier travail de terrain ouvrent la voie à d'autres développements et laissent ouvertes de nombreuses questions.

Comparativement aux populations nord-américaines largement distribuées autour d'un noyau longeant la côte est, les populations de l'ancien monde sont très concentrées autour d'un pôle boréal, séparées par un hiatus de l'ordre du millier de kilomètres des très rares populations ouest-européennes. L'origine de ces populations marginales reste incertaine. Sabovljević (2006) considère que les populations scandinaves seraient issues d'un foyer nord-américain où le genre *Dichelyma* est plus diversifié. L'analyse génétique montre que la population allemande est apparentée aux populations suédoises mais serait isolée depuis assez longtemps. Son origine serait issue d'un flux de spores à longue dis-

tance à l'époque où le taxon était encore fertile. Ce schéma est-il applicable aux stations les plus méridionales ou faut-il faire l'hypothèse d'autres foyers européens disparus ou encore méconnus? On peut, par ailleurs, se demander si la distribution actuelle des populations européennes, comparée à celle des populations nord-américaines, ne résulterait pas de la fragmentation historique d'une aire autrefois plus cohérente, résultant d'une pression anthropique plus ancienne exercée sur les hydrosystèmes par les agrosystèmes et l'urbanisation. Une étude élargie intégrant d'autres populations ouest-européennes permettrait d'approfondir la question. L'approche génétique pourrait aussi permettre de tester l'hypothèse d'une origine clonale des deux populations françaises.

On ne connaît pas l'efficacité de la dissémination végétative de *D. capillaceum*: le temps nécessaire pour conquérir vingt kilomètres de linéaire implique-t-il une présence très ancienne de l'espèce dans le système Tanche-Clauge?

Comparativement au Val de l'Eyre, la morphologie de la vallée de la Tanche apparaît peu complexe. Parmi les caractéristiques qui pourraient la distinguer d'autres rivières locales, on peut citer un parcours entièrement forestier et un tracé apparemment peu contraint. La Tanche a néanmoins subi des aménagements dont des élargissements au même titre que la Clauge amont (Degiorgi, comm. pers.). Une série de cours d'eau forestiers coulant sur des matériaux similaires à ceux de la forêt de Chau existant dans le nord de la Bresse comtoise. Plusieurs ont pu être abordés à l'occasion de divers inventaires bryologiques mais jamais explorés de manière aussi systématique que la Tanche et la Clauge en 2023. Même s'il

est très peu probable d'y trouver de nouvelles stations de *Dichelyma*, ils seront sans doute revisités avec une attention renouvelée.

Inscrite à l'annexe II de la directive Habitats-Faune-Flore, *D. capillaceum* doit faire l'objet de rapportages vers la Commission européenne à intervalle de six ans afin d'évaluer l'état de conservation de l'espèce dans ses sites. Un protocole pour le suivi de la fontinale chevelue a été élaboré par le Conservatoire botanique national sud-atlantique (Bernard, 2022) qui était, jusqu'à récemment, le seul CBN directement impliqué dans la préservation de l'espèce. À terme, le Conservatoire botanique national de Franche-Comté (CBNFC) pourrait être concerné par le suivi de ce taxon.

Des travaux de renaturation de l'hydrosystème forestier de la Clauge regroupant plusieurs partenaires (ONF, Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse, Laboratoire de Chrono-écologie de l'Université de Besançon) ont été initiés dès 2007 et se poursuivent actuellement. Des tronçons du réseau ont été équipés de piézomètres munis d'enregistreurs automatiques. Certains d'entre eux devraient pouvoir être utilisés pour recueillir les fluctuations du plancher de la nappe à proximité des stations recensées de *D. capillaceum* et permettre de quantifier certains paramètres fondamentaux pour l'espèce comme la périodicité des cycles d'émersion-immersion.

Il est d'ailleurs prévu d'intégrer la Tanche dans ce programme de renaturation. Cette perspective a incité à compléter l'inventaire dans un délai limité. Il paraissait indispensable de disposer d'informations précises et communicables sur l'extension de l'espèce avant le démarrage de travaux touchant les berges. Les opérations les plus impactantes

menées sur l'amont de la Clauge (effacement de l'ancien lit surdimensionné, création d'un nouveau chenal délibérément étroitisé) ont eu pour effet collatéral la suppression des peuplements d'une autre espèce (*Hyocomium armoricum*, protégée en Franche-Comté) sur un trajet de l'ordre du kilomètre sans étude préalable des capacités de réinstallation de l'espèce. Pour les futurs travaux, un encadrement des travaux tenant compte des micro-habitats spécifiques des berges et minimisant les impacts est souhaité. La co-occurrence de programmes de renaturation, de suivis hydrologiques et du suivi de *Dichelyma capillaceum* offre l'opportunité de développer des synergies intéressantes entre les diverses approches et les divers intervenants.

La découverte de *D. capillaceum* dans le massif intervient peu de temps après le lancement d'un projet de conversion de la Réserve Biologique Dirigée de la Clauge (178,3 ha en aval de la Vieille-Loye) en Réserve Biologique Intégrale. Le périmètre va inclure une partie de la population de la fontinale chevelue (51 pointages sur 228 soit 22 %). La future RBI est elle-même incluse dans le site Natura « FR4301317 - Vallons forestiers, rivières, ruisseaux, milieux humides et temporaires de la forêt de Chaux ». Le site Natura inclut 41 % des pointages de *D. capillaceum*. La vallée de la Tanche, qui héberge 59 % des pointages, n'en fait pas partie. Néanmoins, les parcelles traversées font partie d'une unité de gestion de type « série d'intérêt écologique » qui devrait assurer une préservation des rives en favorisant le maintien d'un cordon ripicole d'aulne.

On peut attendre un impact favorable pour l'espèce des travaux de renaturation réalisés et projetés. L'avenir dira comment ces

effets se combineront avec ceux du changement climatique. Dans ce contexte, *D. capillaceum* représente tout à la fois un enjeu de préservation et un outil de biosurveillance.

Remerciements

Pour diverses contributions à cet article sous forme d'échanges d'articles ou divers courriels : Aurélien Belaud (CBNSA), François Degiorgi (Univ. Franche-Comté), Pascale et Michel Guinchard, Vincent Hugonnot (Pépin Hugonnot B.E.), Kristoffer Hylander (Univ. Stockholm), Éric Lucot (Université de Franche-Comté), Michel Muller (ONF), Romanski Michel (ONF), Séverine Stauth (CPIE Cotentin)

Bibliographie

- Aleffi M, Tacchi R & Poponessi S, 2020. New Checklist of the Bryophytes of Italy. *Cryptog. Bryol.* **41** (13): 147-195.
- Bączkiewicz A, Szczecińska M, Sawicki J, Stebel A & Buczkowska K, 2017. DNA barcoding, ecology and geography of the cryptic species of *Aneura pinguis* and their relationships with *Aneura maxima* and *Aneura mirabilis* (Metzgeriales, Marchantiophyta). *PLoS ONE* **12** (12): e0188837.
- Bensettiti F, Gaudillat V, Malengreau D & Quéré E (coord.), 2002. « Cahiers d'habitats » Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 6 - Espèces végétales. MATE/MAP/MNH. Éd. La Documentation française, Paris.
- Bernard E, 2022. Protocole standardisé de suivi de *Dichelyma capillaceum* en France. Proposition du réseau des CBN. Version du 24/11/2022. Conservatoire botanique national sud-atlantique.
- Caze G, Hugonnot V, Lehebel-Peron J-P & Royaud A, 2013. Premiers

- éléments de bio-indication bryophytique du fonctionnement alluvial des forêts inondables de la Leyre: forêts à *Dichelyma capillaceum* et communautés pionnières à *Riccia* des clairières alluviales. Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique.
- Crozals M, 1894. Note sur le *Dichelyma capillaceum* Br. Eur. Extrait des procès verbaux de la société linnéenne de Bordeaux, Séance du 19 décembre 1894.
- Czernyadjeva IV, 2002. *Dichelyma capillaceum* (Dicks.) Myr. (*Musci*) in Russia. *Arctoa* **11**: 87-89.
- Czernyadjeva IV & Ignatova EA, 2013. *Dichelyma* (*Fontinalaceae*, *Bryophyta*) in Russia. *Arctoa* **22**: 111-120.
- Frahm J-P & Stapper NJ, 1998. Das Laubmoos *Dichelyma capillaceum* nach 70 Jahren an seinem einzigen Fundort in Deutschland wiedergefunden. *Decheniana* **151**: 109-113.
- Gargominy O *et al.*, 2022. TAXREF, référentiel taxonomique pour la France: méthodologie, mise en œuvre et diffusion. Rapport PatriNat (OFB-CNRS-MNHN), Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- GBIF - the Global Biodiversity Information Facility. <https://www.gbif.org>, consulté le 4/12/2023.
- Hedenäs L, Godow S & Hylander K, 1996. Bryophyte Profiles. 1. *Dichelyma capillaceum* (Dicks.) Myr. (*Bryopsida*: *Fontinalaceae*). *J. Bryol.* **19** (1): 157-179.
- Hodgetts N *et al.*, 2019. A miniature world in decline: European Red List of Mosses, Liverworts and Hornworts. Brussels, Belgium: IUCN.
- Hugonnot V, 2010. The *Fissidento adianthoidis*-*Dichelymetum capillacei* ass. nov. in the Leyre valley (Gironde, south-western France). *Nova Hedwigia Beih.* **138**: 285-296.
- Hugonnot V & Chavoutier J-L, 2021. Les bryophytes de France, vol. 1. Anthocérotes et Hépatiques. Éditions Biotope, Mèze; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Hylander K, 1998. Hårklomossa, *Dichelyma capillaceum* - ekologi och aktuell förekomst i Sverige. *Svensk Bot. Tidskr.* **92** (2): 95-111.
- Lapshina ED, 2015. The ecological and phytocenotic preferences of *Dichelyma capillaceum* (*Fontinalaceae*, *Bryophyta*) in west Siberia. *Arctoa* **24**: 210-215.
- Lucot É, Degiorgi F, Augé V, Pereira V, Badet P-M & Durfée P, 2008. Les effets du réaménagement de ruisseaux temporaires en forêt de Chaux (Jura, France) sur le fonctionnement hydrique des sols riverains: premiers résultats. *Forêt wallonne* **97**: 29-38.
- Lucot É & Lambert J-C, 2020. Mise en place d'un dispositif de suivi des effets des travaux de restauration des ruisseaux temporaires sur les sols en forêt de Chaux et suivi piézométrique. Tranche 2015-2017. Université de Franche-Comté, UMR Chrono-Environnement.
- Naïades, 2023. Données sur la qualité des eaux de surface. <https://naiades.eaufrance.fr>, consultation novembre 2023.
- Royaud A & Dupain M, 2004. Nouvelles stations de *Dichelyma capillaceum* (Dicks.) Myr. (Bryophyte) en Gironde. *Bull. Soc. Linn. Bordeaux* **32** (2): 149-150.
- Sabovljević M, 2006. Genetic distances and phylogeography of selected disjunct moss populations in Europe. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat.) der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Rheinischen-Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn.
- Sabovljević M & Frahm J-P, 2009. Genetic diversity and phylogeography of the rare riparian moss *Dichelyma capillaceum* (With.) Mdr. inferred from TRNL-F plastid DNA sequences. *Archives of Biological Sciences, Belgrade* **61** (1): 85-91.
- Savier H-P, 2023. La Clauge: restauration d'un cours d'eau forestier et de ses affluents. *L'azuré* **35**: 14-15.
- Verneaux J, 1973. Cours d'eau de Franche-Comté (massif du Jura): Recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs: essai de biotypologie. Thèse d'État, Besançon.

Annexe I

Localisation et identification des relevés dans la base de données Taxa CBNFC-ORI SBFC

Dich030, id. base: 00300014750009678819, id. SIG: 398803, Gilles Bailly, 05/04/2023, Germigney, Forêt communale de Germigney, 235 m;

Dich101, id. base: 00300014806609749811, id. SIG: 417058, Gilles Bailly, 03/05/2023, Santans, Forêt domaniale de Chaux, 228 m;

Dich012, id. base: 00300014695709654674, id. SIG: 398757, Gilles Bailly, 21/03/2023, Chatelay, Forêt domaniale de Chaux, 237 m;

Dich016, id. base: 00300014695909654714, id. SIG: 398761, Gilles Bailly, 21/03/2023, Chatelay, Forêt domaniale de Chaux, 235 m;

Dich117, id. base: 00300014807009753703, id. SIG: 417091, Gilles Bailly, 30/05/2023, Montbarrey, Forêt domaniale de Chaux, 227 m;

Dich028, id. base: 00300014749709678796, id. SIG: 398801, Gilles Bailly, 05/04/2023, Germigney, Forêt communale de Germigney, 234 m;

Dich096, id. base: 00300014806409749723, id. SIG: 417053, Gilles Bailly, 03/05/2023, Santans, Forêt domaniale de Chaux, 229 m;

Dich071, id. base: 00300014805809748281, id. SIG: 417016, Gilles Bailly, 26/04/2023, Santans, Forêt domaniale de Chaux, 230 m;

Dich093, id. base: 00300014806209749690, id. SIG: 417049, Gilles Bailly, 03/05/2023, Santans, Forêt domaniale de Chaux, 229 m;

Dich075, id. base: 00300014806009748299, id. SIG: 417020, Gilles Bailly, 26/04/2023, Santans, Forêt domaniale de Chaux, 229 m;

Dich110, id. base: 00300014806809752628, id. SIG: 417084, Gilles Bailly, 30/05/2023, Montbarrey, Forêt domaniale de Chaux, 228 m;

Dich063, id. base: 00300014805609746968, id. SIG: 417000, Gilles Bailly, 25/04/2023, Santans, Forêt domaniale de Chaux, 231 m;

Dich029, id. base: 00300014749909678809, id. SIG: 398802, Gilles Bailly, 05/04/2023, Germigney, Forêt communale de Germigney, 234 m;

Dich035, id. base: 00300014769309687930, id. SIG: 398815, Gilles Bailly, 13/04/2023, Chatelay, Forêt domaniale de Chaux, 235 m;

Dich157, id. base: 00300014809909764155, id. SIG: 417139, Gilles Bailly, 07/06/2023, Augerans, Forêt domaniale de Chaux, 214 m;

Dich021, id. base: 00300014734409670646, id. SIG: 398790, Gilles Bailly, 03/04/2023, Belmont, Forêt domaniale de Chaux, 217 m;

Dich033, id. base: 00300014769109687910, id. SIG: 398813, Gilles Bailly, 13/04/2023, Chatelay, Forêt domaniale de Chaux, 236 m;

Dich017, id. base: 00300014723209664464, id. SIG: 398778, Gilles Bailly, 29/03/2023, Belmont, Forêt domaniale de Chaux, 217 m;

Dich203, id. base: 00300014825609802720, id. SIG: 417755, Gilles Bailly, 03/07/2023, La Loye, Forêt communale de la Loye, 208 m;

Dich025, id. base: 00300014749509677359, id. SIG: 398795, Gilles Bailly, 05/04/2023, Germigney, Forêt communale de Germigney, 234 m;

Dich149, id. base: 00300014809009760943, id. SIG: 417123, Gilles Bailly, 01/06/2023, Belmont, Forêt domaniale de Chaux, 219 m;

Dich139, id. base: 00300014807309756585, id. SIG: 417113, Gilles Bailly, 01/06/2023, Belmont, Forêt domaniale de Chaux, 218 m;

Dich191, id. base: 00300014814409777264, id. SIG: 417731, Gilles Bailly, 13/06/2023, La Loye, Forêt domaniale de Chaux, 212 m;

Dich022, id. base: 00300014734509670657, id. SIG: 398791, Gilles Bailly, 03/04/2023, Belmont, Forêt domaniale de Chaux, 215 m;

Dich024, id. base: 00300014734709670677, id. SIG: 398794, Gilles Bailly, 03/04/2023, Belmont, Forêt domaniale de Chaux, 215 m;

Dich209, id. base: 00300014834309825650, id. SIG: 417767, Gilles Bailly, 06/07/2023, La Loye, Forêt communale de la Loye, 207 m;

Dich018, id. base: 00300014728009664765, id. SIG: 398783, Gilles Bailly, 29/03/2023, Belmont, Forêt domaniale de Chaux, 216 m;

Dich202, id. base: 00300014820909788979, id. SIG: 417751, Gilles Bailly, 23/06/2023, La Loye, Forêt communale de la Loye, 208 m;

Dich207, id. base: 00300014825909802750, id. SIG: 417759, Gilles Bailly, 03/07/2023, La Loye, Forêt communale de la Loye, 208 m;

Dich206, id. base: 00300014825809802742, id. SIG: 417758, Gilles Bailly, 03/07/2023, La Loye, Forêt communale de la Loye, 208 m;

Dich215, id. base: 00300014834909825738, id. SIG: 417773, Gilles Bailly, 06/07/2023, La Loye, Forêt communale de la Loye, 205 m;

Dich159, id. base: 00300014810209764188, id. SIG: 417143, Gilles Bailly, 07/06/2023, Augerans, Forêt domaniale de Chaux, 214 m;

Dich041, id. base: 00300014769509688888, id. SIG: 398823, Gilles Bailly, 13/04/2023, Chatelay, Forêt domaniale de Chaux, 235 m;

Dich181, id. base: 00300014813009775363, id. SIG: 417720, Gilles Bailly, 13/06/2023, La Loye, Forêt domaniale de Chaux, 210 m;

Dich194, id. base: 00300014820509788768, id. SIG: 417741, Gilles Bailly, 23/06/2023, La Loye, Forêt communale de la Loye, 209 m;

Dich156, id. base: 00300014809709762307, id. SIG: 417131, Gilles Bailly, 05/06/2023, Belmont, Forêt domaniale de Chaux, 216 m;

Dich170, id. base: 00300014810709765218, id. SIG: 417154, Gilles Bailly, 07/06/2023, Augerans, Forêt domaniale de Chaux, 213 m;

Dich144, id. base: 00300014807709758560, id. SIG: 417118, Gilles Bailly, 01/06/2023, Belmont, Forêt domaniale de Chaux, 218 m;

Dich213, id. base: 00300014834709825697, id. SIG: 417771, Gilles Bailly, 06/07/2023, La Loye, Forêt communale de la Loye, 206 m;

Dich210, id. base: 00300014834509825671, id. SIG: 417768, Gilles Bailly, 06/07/2023, La Loye, Forêt communale de la Loye, 207 m;

Dich196, id. base: 00300014820709788781, id. SIG: 417743, Gilles Bailly, 23/06/2023, La Loye, Forêt communale de la Loye, 210 m;

