

Principaux résultats floristiques des prospections des cours d'eau et des zones humides des vallées du Doubs et de la Loue

par Marc Vuillemenot

M. Vuillemenot, Conservatoire Botanique National de Franche-Comté, Porte Rivotte, 25000 Besançon.
Courriel : marc.vuillemenot.cbfc@orange.fr

Résumé – La prospection de 340 kilomètres de rivières et d'annexes hydrauliques sur la vallée du Doubs et quelques-uns de ses affluents, destinée principalement à établir la typologie phytosociologique des végétations aquatiques, amphibies et rivulaires, a permis simultanément de réaliser de nombreuses observations botaniques. Le présent article aborde ainsi la distribution et l'écologie de 80 taxons répertoriés sur ce territoire, dont 24 taxons de la liste rouge de Franche-Comté et 28 taxons considérés comme invasifs ou potentiellement invasifs dans la région.

Mots-clés : inventaire floristique, plantes patrimoniales, plantes invasives, Doubs, Loue.

Introduction

Cet article reprend les principaux résultats floristiques d'une étude réalisée en 2005 et 2006 par le Conservatoire Botanique National de Franche-Comté (CBNFC), dans le cadre du programme « Avenir du Territoire entre Saône et Rhin », financée par la Direction régionale de l'Environnement (DIREN) de Franche-Comté. La méconnaissance de la végétation des cours d'eau de Franche-Comté avait en effet incité la DIREN à commander une étude relative à la flore des cours d'eau et annexes de la vallée du Doubs, comprenant notamment une typologie phytosociologique exhaustive des groupements végétaux aquatiques, amphibies et rivulaires, ainsi qu'une recherche de la flore patrimoniale et invasive du territoire étudié. Le présent article ne traite que de cer-

taines observations botaniques réalisées durant cette étude. L'essentiel des descriptions est extrait du rapport de synthèse (VUILLEMENOT et HANS, 2007), mais certaines ont pu être complétées par de nouvelles données de la base TAXA[®]SBFC/CBFC et 24 taxons ont été nouvellement commentés.

Présentation des zones d'étude

Caractérisée par un profil adoptant successivement trois grandes directions, de sa source à Mouthe (945 mètres d'altitude) à sa confluence avec la Saône (180 mètres d'altitude), la rivière Doubs constitue le plus important cours d'eau du Centre-Est de la France avec la Saône dont il est l'affluent principal (DIREN F-C, 2004). Il s'écoule sur près de 430 kilomètres et draine un bassin

versant de 7 550 kilomètres carrés. Quatre grandes unités morphologiques sont classiquement définies de l'amont vers l'aval (CITTERIO, ROLLET et PIÉGAY, 2003) :

– le Doubs supérieur, ou Doubs de la Haute Chaîne, des sources à la confluence avec le Dessoubre (Saint-Hippolyte), représentant approximativement 160 kilomètres ;

– le Doubs amont, de Saint-Hippolyte à Montbéliard, représentant approximativement 30 kilomètres ;

– le Doubs moyen ou Doubs navigable, de Montbéliard à l'aval de Dole, représentant approximativement 170 kilomètres ;

– le Doubs aval, de Dole à la Saône, représentant une section alluviale de 70 kilomètres environ.

Seules les deux dernières unités sont concernées par cette présente synthèse. À sa sortie de la cluse du Lomont, en amont de Montbéliard, la vallée du Doubs prend sa direction définitive nord-est-sud-ouest. La rivière circule alors entre les plis du faisceau bisontin jusqu'à Osselle, à l'aval de Besançon, en décrivant des méandres au sein d'une vallée presque partout encaissée. Le cours d'eau traverse, sur cette section, aussi bien les roches du Jurassique moyen que les marnes du Lias ou de l'Oxfordien (VERNEAUX, 1973).

Longeant le massif de la forêt de Chaux par le nord-est, le Doubs rejoint ensuite la plaine doloise par une vallée très élargie, n'étant plus soumis qu'aux brefs contre-forts jurassiques de Saint-Vit et de Rochefort-sur-Nenon.

À partir de Dole, le Doubs quitte définitivement le massif jurassien et entre dans la plaine bressane. Il y reçoit la Loue et présente alors une large plaine d'inondation de plus de 2,5 kilomètres, s'élargissant vers l'aval et correspondant à un vaste cône de déjections s'étalant en plaine (CITTERIO, ROLLET et PRÉGAY, 2003). Cette basse vallée compte environ 60 kilomètres de linéaire de cours d'eau, les treize derniers kilomètres, de Navilly jusqu'à la confluence avec la Saône, étant entièrement endigués. A l'amont de Navilly, le Doubs sinue actuellement dans un espace contraint par un ensemble de digues réparties sur ses deux rives, parfois en contact direct avec la bande active, parfois plus éloignées sur la plaine. L'espace compris entre ces deux digues est dénommé localement « interdigue ». Le substrat de cette basse vallée est composé de sables, de graviers et de galets, ainsi que d'épais dépôts vaseux dans les nom-

breux bras morts bordant la rivière. La présence de ces annexes fluviales témoigne de l'intense dynamique de ce cours d'eau durant les derniers siècles, qui a progressivement connu le tressage, le méandrage, puis un style fluvial proche du tressage.

De Montbéliard à la confluence à la Saône, le débit moyen annuel du Doubs oscille entre 60 et 94 m³/s. Globalement, son régime hydrologique est de type pluvio-nival, caractérisé par la faiblesse des débits estivaux, les hautes eaux d'automne et de début de printemps. Durant les étiages de la fin de l'hiver et de l'été, où l'évaporation s'associe à l'arrêt de l'alimentation pluviale, les niveaux d'eau sont relativement bas et leur influence sur la dynamique de la végétation est considérable. Ces exondations permettent en effet le développement d'une flore originale, colonisant tardivement et fugacement les vases des mortes et les bancs de sables et de graviers du Doubs.

Parmi les sections du Doubs prospectées dans le cadre de cette étude (cf. carte n° 1), sont concernées de l'amont vers l'aval :

- la section de St-Maurice-Colombier (25) à Chaux-les-Clerval (25) : 26 kilomètres,
- la section de Baume-les-Dames (25) à Besançon Rivotte (25) : 37 kilomètres,
- la section de Montferrand-le-Château (25) à Roset-Fluans (25) : 18 kilomètres,
- la section de Rans (39) à Annoire (39), totalisant environ 135 kilomètres de cours d'eau compte tenu

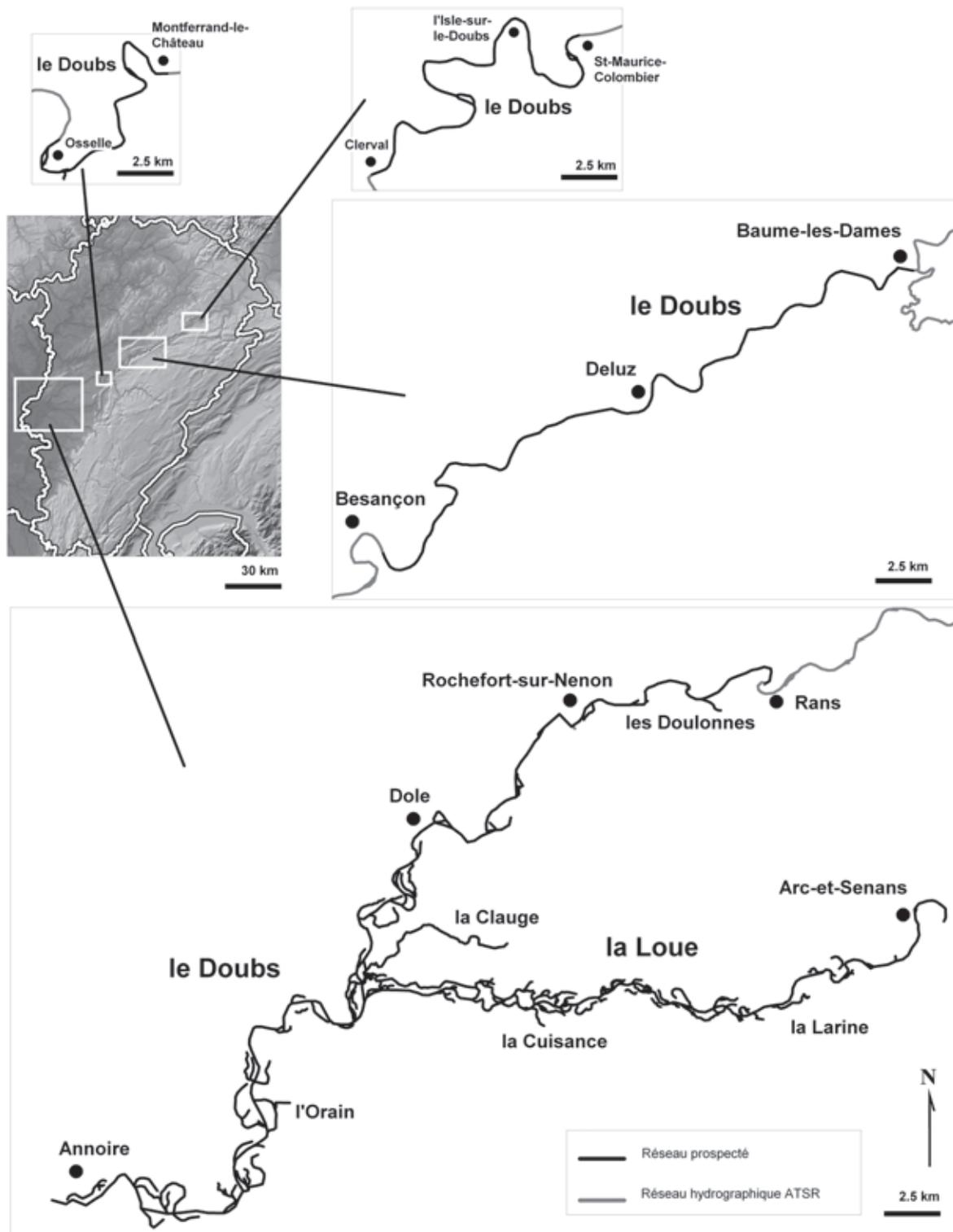
de l'abondance des annexes fluviales sur cette section aval.

À ces 216 kilomètres de section du Doubs s'ajoutent les basses vallées de quelques-uns des affluents du Doubs, dont :

- la Loue, d'Arc-et-Senans (25) à Parcey (39), correspondant à un lit mineur de 37 kilomètres, enrichi de 70 kilomètres d'annexes fluviales,
- la Clauge, de sa sortie de la forêt de Chaux à la Loye (39) à sa confluence avec le Doubs et la Loue à Parcey (39), soit 10 kilomètres,
- la Cuisance, affluent de la Loue, au niveau de Souvans (39) : 1,5 kilomètres,
- la Larine, petit affluent de la Loue, au niveau d'Ecleux (39) : 2,5 kilomètres,
- les Doulonnes, petit affluent du Doubs, s'y jetant au niveau d'Étrepigny : 1,5 kilomètres,
- et enfin l'Orain, petit affluent du Doubs, s'y jetant à Chaussin : 2,5 kilomètres.

C'est ainsi un linéaire total de 340 kilomètres de milieux aquatiques qui a été visité durant cette étude.

D'un point de vue géomorphologique, la basse vallée de la Loue est délimitée en amont par l'élargissement brutal du lit majeur au niveau de la plaine alluviale d'Arc-et-Senans et de Cramans. Il atteint alors une largeur de 3 à 4 kilomètres. Il est recouvert d'une couche épaisse d'alluvions, argileuses en surface et caillouteuses en profondeur. La Loue y développe ses méandres jusqu'à sa jonction avec le Doubs à Parcey à 193 mètres d'altitude



Carte 1 : réseau hydrographique prospecté en 2005 et 2006 pour l'étude de la végétation aquatique, amphibie et rivulaire de la vallée du Doubs

avec un débit moyen de 63 m³/s. À l'instar du Doubs, la Loue a subi jusque dans les années 1960 des travaux successifs destinés à chenaliser son parcours par une simplification de son tracé et un endiguement massif. Les conséquences de cette évolution se sont notamment traduites par une réduction de la richesse biologique de la basse vallée, liée à une disparition massive d'habitats (réduction des longeurs de rives, de la surface en eau et des faciès lenticules, abaissement du niveau d'eau dans le cours d'eau et la nappe contribuant à déconnecter les annexes fluviales de la rivière).

Les travaux de chenalisation ont également affecté le cours inférieur de la Cuisance, née de deux résurgences aux Planches-près-Arbois, à 375 mètres d'altitude, et celui de la Clauge, petite rivière essentiellement forestière, qui a vu son parcours redressé à la sortie du massif de Chauvignotte jusqu'à sa jonction avec le Doubs et la Loue. Selon VERNEAUX (1973), « *le lit de la Clauge, comme celui des Doulonnes, est dominé par la présence de dépôts humiques issus de la décomposition des feuilles et des bois morts : la granulométrie moyenne passe successivement des galets, d'origines vosgienne et alpine, aux gravelles puis aux sables et limons qui constituent, dans une zone de confluence complexe, des « barges » atteignant 1 mètre d'épaisseur* ».

Méthodes

Les espèces d'intérêt patrimonial retenues sont protégées au niveau national ou régional (Franche-Comté) et/ou menacées au niveau national (liste rouge nationale) ou régional d'après FERREZ *et al.* (2001) et FERREZ (2005).

Les espèces invasives ou potentiellement invasives en Franche-Comté présentées dans cet article figurent sur la liste hiérarchisée de FERREZ (2006).

Toutes les stations de ces plantes à enjeu ont systématiquement fait l'objet d'un géoréférencement à l'aide d'un appareil GPS et les effectifs ont été comptés ou estimés.

Lors de la description des habitats aquatiques des hydrophytes, plusieurs paramètres physico-chimiques ont été renseignés sur le terrain, dont la température, la conductivité, le pH, la dureté et les concentrations en nitrates NO₃⁻, en azote ammoniacal NH₄⁺ et en ions phosphates PO₄³⁻. La présentation du matériel et des méthodes utilisées sont exposées dans le rapport de synthèse produit lors de cette étude (VUILLEMENOT et HANS, 2007).

Observations

Dans les lignes suivantes, les taxons sont cités par ordre alphabétique. Les espèces patrimoniales sont indiquées en caractères gras, et les espèces invasives sont soulignées. Les autres taxons correspondent à des espèces dont il paraissait intéressant de préciser la distribution dans le territoire étudié, compte tenu de leur rareté, de leur progression ou de leur régression, ou encore de l'opportunité de préciser leur écologie.

● *Acer negundo* L.

Malgré la puissance de son caractère invasif, l'Érable à feuilles de Frêne ne présente pas une distribution égale sur l'ensemble du territoire étudié. Sur le Doubs, cette

espèce est très peu fréquente en amont de Besançon. Elle devient plus courante entre Montferrand-le-Château et Roset-Fluans, mais surtout à partir d'Orchamps, où elle s'observe alors abondamment jusqu'à Asnans-Beauvoisin, avant de se raréfier légèrement en direction d'Annoire. La basse vallée du Doubs est donc la section la plus affectée par cette espèce développant parfois des peuplements très importants, comme à la Corne des Epissiers à Dole, à l'Île des Trêches à Choisey ou encore à l'Île du Girard à Molay.

Sur la Loue, cette espèce connaît la même fréquence sur toute la section étudiée, avec toutefois quelques secteurs particulièrement envahis, comme au Moulin Toussaint à Arc-et-Senans. Elle y semble encore plus abondante que sur la basse vallée du Doubs.

Typique des forêts alluviales, l'Érable à feuilles de Frêne se développe préférentiellement dans la saulaie blanche et, dans une bien moindre mesure, dans l'ormai-frênaie. Il peut s'agir de peuplements étendus spatialement ou de simples linéaires le long des berges. Cette préférence pour le premier groupement est très certainement liée à la plus grande quantité de matière organique présente dans le sol, davantage sujet à des dépôts lors des crues, et au caractère plus ouvert de cette formation de saules, favorable à cette essence héliophile.

Il se développe également seul dans les pâtures inondables des lits majeurs des cours d'eau.

Ce taxon nord-américain menace sérieusement les saulaies blanches, par ailleurs déjà gravement affectées par les modifications hydrauliques apportées aux cours d'eau étudiés. Il s'insère en effet dans ces peuplements, jusqu'à se substituer intégralement au Saule blanc. Le

développement de cette espèce influe donc sur la strate arborée, mais également sur la flore du sous-bois et sur la régénération naturelle. Elle tend en effet à appauvrir la strate herbacée par un ombrage plus fort que celui du Saule blanc et par une litière plus acidifiante.

● *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle

L'Ailante glanduleux est très rare dans le territoire étudié. Il s'observe pour l'heure dans certaines ripisylves du Doubs, à Chalezeule, Besançon, Rochefort, Choisey, Chaussin et Longwy-sur-le-Doubs.

Sur les bords du Doubs, cet arbre originaire de Chine et d'Australie se développe sur les hauts de berge, aux marges ou au sein de clairières dans les ormaies-frênaies. Son intolérance aux inondations ne lui permet pas de coloniser les saulaies blanches. Cette espèce est plutôt connue pour son affinité pour les milieux fortement perturbés et drainants, comme les bords de route et de voies ferrées, les friches industrielles et les coteaux secs.

Actuellement, l'impact de cette espèce est nul sur les bords de rivières étudiés, puisque les observations qui en ont été faites ne concernent que des individus isolés. Cependant, son écologie indique une capacité de colonisation des rives perturbées et des friches du lit majeur à l'abri des inondations prolongées. Ce développement peut ainsi réduire la diversité végétale de ces groupements rivulaires, grâce à une emprise excessive, facilitée par l'émission de substances allélopathiques supprimant les espèces environnantes (MULLER, 2004).

● *Amaranthus bouchonii* Thell.

Cette espèce des champs et des décombres trouve un habitat de choix sur les plages de cailloux

et de sables des berges du Doubs, riches en éléments azotés. Bien que paraissant beaucoup plus fréquente sur la section comprise entre Montferrand-le-Château et Roset-Fluans, l'Amarante de Bouchon est certainement présente sur toutes les sections de lit mineur aux berges peu dénaturées. La connaissance de sa distribution réelle a été compromise par des prospections trop précoces sur certains secteurs ou par des crues estivales tardives qui ont empêché la visite des plages du lit mineur. Cette espèce nord-américaine ne menace pas pour l'heure les groupements des *Bidentetea*, où elle ne fait que s'insérer dans les espaces vides.

● *Amaranthus hybridus* L.

L'Amarante hybride occupe les mêmes milieux que la précédente. Elle semble toutefois plus fréquente dans les basses vallées du Doubs et de la Loue, où elle ne constitue pas encore une menace.

● *Ambrosia artemisiifolia* L.

Cette espèce, disséminée et encore fugace en Franche-Comté, semble adopter un caractère envahissant dans la basse vallée du Doubs. Remontant probablement par la Saône, elle se retrouve ainsi, de manière abondante, le long du Doubs d'Annoire à Longwy-sur-le-Doubs, puis de manière plus discrète, jusqu'à Crissey. Aucune station n'a encore été découverte sur les grèves de la basse vallée de la Loue, malgré une forte potentialité d'accueil.

Cette plante annuelle affectionne tous les terrains dénudés. La dynamique fluviale active de la basse vallée du Doubs, génératrice de zones de dépôts d'alluvions régulièrement remaniées, fournit à cette espèce pionnière des substrats de choix en abondance. Elle colonise les grèves de sables et de graviers, mais également les hauts de berge sablo-limoneux décapés lors des crues.

La principale nuisance de cette espèce nord-américaine réside dans son pollen très allergisant, responsable d'importants problèmes de santé publique. Par ailleurs, son fort caractère compétiteur engendre des nuisances sur les espèces cultivées, lorsqu'elle se développe dans les champs, mais également auprès des communautés d'espèces annuelles des rivières, lorsqu'elle colonise les grèves du lit mineur.

● *Amorpha fruticosa* L.

Le Faux-indigo est un arbuste se retrouvant sur les berges du Doubs, d'amont en aval à Boussières, Osselle, Roset-Fluans, Rochefort-sur-Nenon, Dole, Gevry, Molay et Annoire. Cette espèce semble pour l'heure encore rare en Franche-Comté ; en effet, aucune autre donnée ne figure dans la base TAXA[®]SBFC/CBFC.

Cette espèce nord-américaine colonise les berges des cours d'eau, au sein de ripisylves dégradées, de saulaies arbustives ou de friches de grèves longuement exondées. Le substrat peut être limoneux à grossier.

Dans le territoire étudié, l'impact de cette espèce est encore nul, puisque nos observations ne concernent que des individus isolés. Dans la vallée rhodanienne, le développement massif et rapide de cette espèce porte atteinte à la diversité des groupements arbustifs et, elle est soupçonnée de perturber, à long terme, la régénération des forêts alluviales en limitant le développement des semis des essences arborées (PÉNELON, DINGER et MOIROUD in MULLER, 2004).

● *Armoracia rusticana* G. Gaertner, B. Mey. & Scherb.

Parfois cultivé dans les jardins, le Raifort se retrouve localement dans les décombres, comme l'indique DRUART (2004), dans diverses

situations rudérales à Mouthe. Sur les bords de la rivière Doubs, il se développe vigoureusement sur les substrats sablo-graveleux des berges érodées ou des plages temporairement exondées du lit mineur. Il est ainsi assez commun entre Saint-Maurice-Colombier et Clerval, puis s'observe de manière ponctuelle à Baume-les-Dames, Roche-lez-Beaupré et Besançon.

- *Aster novi-belgii* L., *Aster lanceolatus* Willd., *Aster laevis* L., *Aster x salignus* Willd., *Aster x versicolor* Willd. (*Symphiotrichum* sp. pl.)

Ces asters américains sont traités uniformément, puisque tous relèvent du groupe *novi-belgii* réunissant des espèces très proches génétiquement.

Le développement tardif de ces asters américains conduit probablement à une sous-estimation de leur réelle distribution sur les berges des cours d'eau étudiés. Ils sont toutefois communs sur les berges du Doubs entre Colombier-Châtelot et Clerval et entre Montferrand-le-Château et Roset-Fluans. Quelques données les localisent également aux environs d'Orchamps et de Molay.

Ces espèces se développent sur les berges ensoleillées des cours d'eau, généralement en substitution des mégaphorbiaies rivulaires. Il s'agit ainsi de lisières ou de clairières de groupements arbustifs ou de forêts alluviales, ou tout simplement de hauts de berges fauchés irrégulièrement.

Les asters forment des peuplements denses tendant à réduire radicalement la diversité des mégaphorbiaies rivulaires.

- *Bidens connata* Willd.

Le Bident à feuilles connées compte une population de plusieurs centaines d'individus sur les berges du port de plaisance du canal de Dole. Installée dans les années 1960 sur

les bords du canal du Rhône au Rhin, cette espèce nord-américaine était également mentionnée non loin de là à Damparis (PROST, 2000). Malgré le fort pouvoir colonisateur de cette espèce dû à sa production abondante de graines, sa répartition semble stable.

- *Bidens frondosa* L.

L'abondance et la répartition diffuse de cette espèce nord-américaine dans le territoire étudié n'ont pas permis d'enregistrer toutes ses stations. Sur la vallée du Doubs, le Bident feuillu s'observe de manière régulière entre Colombier-Châtelot et Clerval, se raréfie nettement entre Baume-les-Dames et Besançon, où il n'a été rencontré qu'à Ougney-les-Champs et Laissey, puis redevient très régulier entre Montferrand-le-Château et Roset-Fluans. Plus en aval, cette espèce se retrouve très fréquemment de Rans à Annoire, avec quelques grosses populations au niveau des Doulonnes à Etrepigny, au lieu-dit « Sur la Rivière » à Orchamps ou encore à l'Île des Trêches à Choisey. Sur la Loue, cette espèce est curieusement très rare ; elle n'y a été contactée que sur cinq stations.

Cette espèce annuelle colonise préférentiellement les substrats exondés des berges vaso-sableuses riches en azote du lit mineur et des annexes hydrauliques. Elle se retrouve également sur les plages de sables déposées dans les saulaies blanches et sur tous les embâcles accumulés sur les marges du lit mineur.

Le caractère compétitif et le feuillage abondant de cette espèce lui permettent de concurrencer sérieusement la flore pionnière des berges et des grèves exondées.

- *Brassica nigra* (L.) Koch

La répartition de cette Brassicacée annuelle des bords de rivières de plaine semble fortement liée aux

dates de prospection. Les sections de la vallée du Doubs visitées à partir de juillet l'accueillent en effet de manière très fréquente et abondante. En revanche, outre l'effet notable de la période de prospection, cette espèce semble toutefois curieusement beaucoup plus rare sur la basse vallée de la Loue, où elle n'a pas été contactée en amont de Nevy-lès-Dole.

Cette espèce se rencontre sur toutes les berges légèrement sableuses, qu'il s'agisse de hauts de berges abruptes ou de grèves exondées du lit mineur. Elle participe ainsi à des groupements des *Bidentetea* ou forme des peuplements importants en lisière de mégaphorbiaie eutrophe à Ortie et Liseron et de cultures.

- *Buddleja davidii* Franch.

L'Arbre aux papillons est encore rare dans le territoire étudié. Il a été contacté ponctuellement à Baume-les-Dames, Deluz, Besançon, Torpes, Osselle et Dole pour la vallée du Doubs. Sur la vallée de la Loue, il n'a été observé qu'à la Loye.

Cette espèce est typique des milieux perturbés et secs, comme les bords de route et de voies ferrées et les friches industrielles. En contexte alluvial, comme dans le territoire étudié, elle colonise les plages de graviers longuement exondées et les ourlets eutrophes des hauts de berge.

Actuellement, l'impact de cette espèce d'origine chinoise est nul sur les bords de rivières étudiés, puisque les observations qui en ont été faites ne concernent que des individus isolés. En revanche, cette espèce est connue pour sa capacité à former rapidement des peuplements monospécifiques en mesure d'empêcher la présence d'autres espèces. Parallèlement, l'aspect spectaculaire de cet arbuste tend à nuire à la qualité paysagère des milieux occupés.

● *Bunias orientalis* L.

Dans le territoire étudié, le *Bunias* d'Orient n'est mentionné qu'à proximité de Besançon, à Avanne-Aveney (in TAXA[®]SBFC/CBFC, P. MILLET, 2005), Thoraise et Boussières, où elle occupe des hauts de berge composés de graviers et de sables. Cette adventice du sud-est de l'Europe semble plus fréquente dans le sud du Jura. En conditions optimales, elle peut développer des populations de plusieurs centaines de pieds, aux rosettes densément imbriquées. Sa très faible répartition dans les vallées du Doubs et de la Loue et l'absence d'évolution de sa distribution selon les données historiques concourent à ne pas considérer cette espèce comme inquiétante actuellement.

● *Butomus umbellatus* L.

L'essentiel des stations connues de cette espèce se situe dans la vallée de la Saône et dans la vallée du Doubs. Cette étude a permis de confirmer sa fréquence régulière dans ce dernier territoire, où de nombreuses stations ont été retrouvées ou découvertes. Dans la moyenne vallée du Doubs, le Jonc fleuri s'observe de manière fugace, généralement dans le lit mineur, où il ne développe qu'un appareil végétatif restreint. En amont de Besançon, il a été rencontré à La Pretière, L'Isle-sur-le-Doubs, Appenans, Rang et Clerval, puis à Baume-les-Dames, Ougney-Douvot, Laissey et Deluz. En aval de Besançon, il devient plus commun entre Montferrand-le-Château et Osselle. Hormis quelques belles stations à Orchamps, cette espèce ne se retrouve ensuite guère avant la ville de Dole, à l'aval de laquelle elle devient assez fréquente jusqu'à Annoire.

En basse vallée de la Loue, où cette espèce n'était pas signalée précisément, de nombreuses stations ont pu être observées dans les beaux complexes de mortes de la Loye (Etrapeux) et à Ounans. Ces loca-

lités ne concernent cependant à chaque fois que quelques touffes, s'insérant dans des groupements sans former réellement de *Butometum umbellati*, groupement de parvoroselière caractérisé par cette espèce et bien développé dans la vallée du Doubs. Par ailleurs, il est surprenant, malgré la forte potentialité d'accueil de ce secteur, que cette espèce n'y soit pas plus régulière et plus abondante.

Le Jonc fleuri colonise les substrats vaso-limoneux, inondés une partie de l'année. Il se rencontre ainsi sur les berges graveleuses des cours d'eau, couvertes par une couche de vase, sur les berges envasées des mortes, des mares ou au fond de chenaux atterris dans des pâtures. Il s'agit toujours de biotopes ensoleillés soumis à des exondations prolongées, dans des contextes très eutrophes.

Malgré une distribution régulière dans le territoire étudié, cette espèce ne présente que trop rarement des populations étendues. Sa forte régression au niveau national doit inciter à sa préservation.

● *Callitriche obtusangula* Le Gall

Taxon jusqu'à présent ignoré en Franche-Comté, il paraît pourtant assez bien présent dans la vallée du Doubs, bien que moins fréquent que *C. platycarpa*. Il a été observé dans la moyenne vallée du Doubs à Ougney-Douvot et à Lavans-lès-Dole, puis assez communément dans la basse vallée du Doubs de Parcey à la limite bourguignonne. Bien que souvent observé dans des habitats semblables à ceux de *C. platycarpa*, *C. obtusangula* semble bien développé dans les bras morts peu profonds (0,2 à 1 mètre), connectés par l'aval au lit mineur et soumis parfois à un léger courant provenant de sources infra-aquatiques. Le substrat se compose globalement de vases mélangées pour moitié à des élé-

ments plus grossiers, de type sables, graviers et cailloux. L'eau est bien minéralisée, avec des conductivités souvent voisines de 550 µs/cm et des duretés atteignant les 24 °dH, assez fraîche, avec des températures parfois voisines de 12 °C. Ces valeurs témoignent sans doute des apports phréatiques prévalant dans ces milieux.

● *Callitriche platycarpa* Kutz.

Considérée comme très rare en Franche-Comté (PROST, 2000), il semble, d'après nos observations, que cette espèce soit en réalité plus fréquente que cela. Elle est ainsi commune dans les basses vallées du Doubs et de la Loue, qui recèlent de nombreux habitats favorables à cette espèce, notamment des bras morts plus ou moins envasés. Bien que parfois observée dans des eaux lentes et profondes ou dans des eaux vives, ses milieux de prédilection semblent correspondre à des pentes douces vaseuses de mortes ou de petits affluents, submergées par une lame d'eau de quelques centimètres la majeure partie de l'année.

● *Carex pseudocyperus* L.

Cette espèce, assez rare et protégée en Franche-Comté, a été retrouvée dans plusieurs localités déjà connues à Petit-Noir et découverte sur la basse vallée de la Loue à Ounans (« Le Truchet ») et à Montbarrey (morte « Champ des Creux »).

Cette belle laïche colonise des mortes ensoleillées, à l'écart des crues décapantes, soumises à des exondations estivales importantes. L'eau, très eutrophe (537 µs/cm), oscille entre 0 et 25 centimètres. Les vases noires, épaisses de plusieurs dizaines de centimètres, restent cependant toujours très molles du fait de leur forte humidité. À Ounans, cette espèce a toutefois été contactée dans des conditions pionnières atypiques, à savoir un trou d'eau creusé dans les allu-

vions grossières calcaires, laissant la nappe affleurer même en période d'étiage.

La grande rareté de cette espèce dans le territoire étudié et la faiblesse de ses effectifs dans chaque station la rendent très sensible aux modifications de ses habitats. Il convient toutefois de souligner le caractère exceptionnel de la morte « Champ des Creux » à Montbarrey, qui abrite plusieurs centaines de pieds.

● *Chenopodium rubrum* L.

Cette espèce, autrefois citée dans la basse vallée du Doubs à Longwy et à Petit-Noir (DIDIER, 1988), n'a été retrouvée que dans cette dernière localité. Une autre station intéressante a été découverte à Pompierre-sur-Doubs, en amont de Clerval. Dans la région, cette espèce se retrouve également au bord des étangs du Sundgau et de la Dombes, et plus fréquemment dans la vallée de la Saône (PROST, 2000).

Cette espèce nitrophile a été observée sur des vases exondées de mortes et sur une petite plage sablo-vaseuse en bordure du Doubs.

Bien qu'*a priori* peu exigeant sur le plan écologique, se satisfaisant de stations hypertrophiques, le Chénopode rouge reste une grande rareté dans la vallée du Doubs. À Petit-Noir, il semble bien préservé – il y est représenté par plusieurs centaines d'individus – alors qu'à Pompierre-sur-Doubs, sa présence se limite à deux individus.

● *Cinclidotus riparius* (Brid.) Arnott

Caractéristique de l'alliance du *Cinclidotion fontinaloidis*, cette bryophyte hygrophile a été rencontrée sur les bords du Doubs à Clerval, en face de Pompierre-sur-Doubs. Elle était immergée sous quelques centimètres d'eau, fixée sur une paroi calcaire. Le courant

était nul et l'ombrage fort. Cette observation est particulièrement intéressante, puisque cette espèce est plutôt caractéristique des têtes et des parties supérieures à médianes de bassins versants, aux eaux fraîches et oxygénées en contexte oligotrophe à mésotrophe (BAILLY, VADAM et VERGON, 2004).

● *Cuscuta europaea* L.

Toujours observée sur *Urtica dioica*, dans la dition, la Cuscute d'Europe bénéficie des vastes peuplements formés par cette espèce le long des berges peu aménagées des cours d'eau étudiés. Cette plante parasite est fréquente dans la moyenne vallée du Doubs de Lougres à Clerval, d'Avanne-Aveney à Roset-Fluans, puis au niveau d'Orchamps. Elle est ensuite assez commune dans la basse vallée du Doubs (Molay, Petit-Noir...), mais elle est curieusement absente de la basse vallée de la Loue. Cependant, les périodes de prospection influencent peut-être cette distribution, puisque cette espèce se repère moins aisément en début d'été.

● *Datura stramonium* L.

La Stramoine présente un caractère très fugace. Durant cette étude, deux stations ont été observées à Osselle, neuf stations entre Crissey et Molay et quatre entre Longwy-sur-le-Doubs et Annoire. Sur la Loue, trois stations ont été notées au niveau de Nevy-lès-Dole et de la Loye. Selon les années, cette thérophyte peut être contactée potentiellement sur toutes les plages de sables et de graviers du territoire étudié.

Plante de décombres, cette espèce américaine trouve un habitat de choix sur les grèves exondées enrichies en éléments azotés, qu'il s'agisse d'alluvions caillouteuses, sableuses ou très vaseuses.

La Stramoine ne semble pas constituer une menace pour la flore pionnière des milieux temporairement

exondés. Elle ne forme jamais de peuplements et sa distribution ne paraît pas s'accroître en Franche-Comté d'après les données historiques. Cependant, le développement végétatif luxuriant de cette espèce et sa résistance aux herbicides peuvent rendre cette espèce nuisible pour les cultures estivales (maïs, soja et productions maraîchères) (MAMAROT, 2002). Enfin, la richesse en alcaloïdes de toutes les parties de cette Solanacée la rend très vénéneuse. La fréquentation par les baigneurs des grèves exondées nécessite, par conséquent, une certaine vigilance à l'égard des enfants.

● *Diplotaxis muralis* (L.) DC. subsp. *muralis*

Cette espèce rare n'était connue en Franche-Comté que des gravières de la basse vallée du Doubs, où elle n'a pas été retrouvée. Découverte en 2005 à Besançon (*in* TAXA[®]SBFC/CBFC, M. CAILLET, 2005), cette espèce a été également trouvée à Thoraise (« Les Gravieres ») durant cette étude.

Cette espèce a été observée sur un quai du Doubs ensablé par les dépôts alluvionnaires, au sein d'un groupement annuel du *Chenopodion rubri*.

Elle est très sensible, dans le territoire étudié, de par son extrême rareté et la fugacité de ces milieux, perpétuellement remaniés par les crues.

● *Elodea canadensis* Michx.

L'Elodée du Canada est rare dans la vallée du Doubs. Elle a été contactée à Appenans, Baume-les-Dames, Ougney-Douvot, Falletans et dans plusieurs stations entre Longwy et Neublans-Abergement. En revanche, cette hydrophyte se retrouve quasiment dans toutes les mortes de la basse vallée de la Loue, entre Belmont et Parcey. Depuis là, elle

Principaux résultats floristiques des prospections des cours d'eau et des zones humides des vallées du Doubs et de la Loue. Marc Vuilleminot

Gaëlle Nauche



Amorpha fruticosa L.

Butomus umbellatus L.



Gaëlle Nauche

Datura stramonium L.



Gilles Bailly

Diplotaxis muralis (L.) DC.
subsp. *muralis*



Marc Vuilleminot

Helianthus tuberosus L.



Gaëlle Nauche

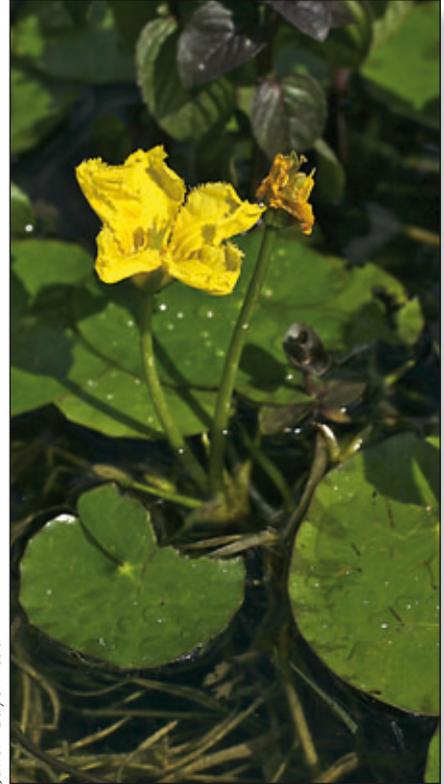
Principaux résultats floristiques des prospections des cours d'eau et des zones humides des vallées du Doubs et de la Loue. Marc Vuilleminot

Vallisneria spiralis L.



Julien Guyonneau

Nymphoides peltata (S.G.Gmel.) Kuntze



Julien Guyonneau

Potamogeton nodosus Poir.



Julien Guyonneau



Julien Guyonneau

◀ *Verbascum phlomoides* L. ▶



Julien Guyonneau

remonte quelque peu la vallée de la Clauge jusqu'à Choisey.

Elle colonise toutes les eaux calmes des mares, des mortes et des anses calmes du lit mineur. Elle possède une amplitude écologique très large, tolérant aussi bien des eaux propres et froides que des eaux très eutrophes et ensoleillées. Son abondance dans la vallée de la Loue et sa faible présence sur le Doubs s'expliquent probablement par son caractère moins concurrentiel que celui d'*Elodea nuttallii*, qui présente exactement la répartition contraire.

La capacité de prolifération de cette espèce conduit à la formation de vastes peuplements monospécifiques étouffant les autres hydrophytes en entraînant notamment des anoxies périodiques des pièces d'eau calme. La conséquence principale est donc une banalisation de la flore aquatique dans le territoire étudié.

● *Elodea nuttallii* (Planch.) H.St. John

L'Élodée de Nuttall est assez commune dans la moyenne vallée du Doubs, où elle se rencontre dans les pièces d'eau calme de Pretière, Rang, Baume-les-Dames, Ougney-Douvot, Deluz, Osselle, Roset-Fluans, Ranchot, Etrepigny, Orchamps, Lavans-lès-Dole, Rochefort, Falletans, Dole, Crissey et Choisey, puis quasiment dans toutes les annexes hydrauliques de la basse vallée du Doubs. Au niveau de la confluence Doubs-Loue, elle remonte un peu le long de la Clauge. Dans la basse vallée de la Loue, cette espèce est *a priori* absente, remplacée par *Elodea canadensis*. Toutefois, certaines mortes de la Loue contiennent des individus étranges d'Élodée, présentant des rameaux proches de *canadensis* et d'autres proches de *nuttallii*.

Comme l'Élodée précédente, cette espèce se rencontre dans tous les milieux aquatiques hormis les zones de courant. Son impact sur l'environnement est également le même. Notons qu'en 2006, la chaleur de début d'été a semble-t-il été favorable à cette hydrophyte, qui a souvent été observée en fleurs.

● *Galinsoga ciliata* (Rafin.) S. F. Blake

Le Galinsoga velu s'observe dans tout le territoire étudié, mais toujours sous la forme de quelques individus au maximum. Il colonise les plages caillouteuses ou sableuses des lits mineurs et plus généralement les cultures rivulaires. Son impact sur les groupements des *Bidentetea* est actuellement très marginal, puisque cette espèce ne fait qu'occuper les espaces vides caractéristiques de ces milieux.

● *Groenlandia densa* (L.) Fourr.

Ce beau potamot, « *disséminé dans la plaine du Jura et en montagne* » selon PROST (2000), est assez commun dans les basses vallées des cours d'eau étudiés. Dans la vallée de la Loue, il s'observe régulièrement d'Arc-et-Senans à Parcey alors que dans la vallée du Doubs, il est surtout présent entre Falletans et Molay. À l'aval de ce village jusqu'à la limite bourguignonne, sa nette raréfaction (Asnans-Beauvoisin et Neublans-Abergement) est curieuse compte tenu de l'abondance des habitats lui étant favorables. Il s'agit souvent de mares ou de mortes à faible lame d'eau, comprise entre 0,15 et 0,6 mètre, propices à des groupements du *Ranunculion aquatilis*. Le substrat s'apparente à un lit de cailloux et de graviers couvert d'une fine couche de vases.

● *Helianthus tuberosus* L.

Le Topinambour est très fréquent sur tous les bords du Doubs et de la Loue. Il est régulier et parfois abon-

dant entre Colombier-Châtelot et Clerval, il se raréfie un peu entre Baume-les-Dames et Besançon, et il devient très abondant entre Montferrand-le-Château et Roset-Fluans, avec d'énormes populations au niveau de Boussières. Hormis quelques grosses stations à Orchamps, Dole et Crissey, cette espèce redevient très rare entre Rans et Choisey. À partir de ce dernier village jusqu'à Annoire, elle se retrouve partout et sur des surfaces de plus en plus conséquentes. Sur la Loue, le Topinambour est surtout fréquent et abondant entre Ecleux et Parcey.

Cette espèce nitrophile affectionne toutes les berges et les substrats composés de sables et de limons. Elle se développe ainsi dans tous les milieux régulièrement balayés par les crues, soumis à un assez bon ensoleillement. Il peut s'agir de la partie supérieure des grèves comme des terrains proches du lit mineur ayant été soumis à un labour.

Cette Astéragée nord-américaine forme des peuplements monospécifiques dépassant les deux mètres de haut, très denses et rigides, pouvant couvrir plusieurs centaines de mètres carrés (Ile Cholet à Molay, Raie de Neublans à Fretterans). Ces communautés tendent toujours à éliminer très rapidement les espèces autochtones et à bloquer la dynamique naturelle des milieux envahis. Les milieux les plus affectés sont les mégaphorbiaies eutrophes à Ortie dioïque et Liseron des haies, les sous-bois de saulaie blanche et les groupements des bancs de graviers longuement exondés.

● *Hippuris vulgaris* L.

Connue de manière contemporaine de la haute vallée du Doubs et des lacs d'altitude (SCHAEFER, 2005 ; BAILLY *et al.*, 2007), la Pesse d'eau n'a été observée qu'à l'aval de la vallée du Doubs, assez régulière-

ment entre Rochefort-sur-Nenon et Annoire. Pourtant citée par PROST (2000) « *au bord de la Loue dans le Val d'Amour* », aucune station n'a été retrouvée au cours de cette étude sur ce secteur.

Ce taxon se rencontre sous deux formes, à savoir une forme fluviale et une forme amphibie. Dans le premier cas, il présente une physionomie se rapprochant de celle d'une grande prêle submergée, à l'origine d'une variante du *Myriophyllo verticillati* - *Nupharetum luteae* Koch 1926. Ce groupement se développe dans des mortes parfois profondes, jusqu'à 2,3 mètres, souvent ombragées. Le substrat peut être complètement vaseux ou n'être constitué que de cailloux et de graviers, lorsque des échanges phréatiques réguliers se produisent avec le bras mort. Une eau particulièrement fraîche (13°C) semble bien tolérée, tandis que la minéralité est moyenne (263 µs/cm) à forte (584 µs/cm). La productivité, parfois particulièrement faible (7 °dH), est plus généralement moyenne (11 à 15 °dH). Enfin, une pollution modérée à l'ammonium et aux nitrates semble se répéter dans les milieux de cette variante à *Hippuris vulgaris*. L'ensemble de ces données ne concorde pas avec les observations de BORNETTE et AMOROS (1993) et de KLEIN et CARBIENER (1989), qui considèrent la Pesse d'eau comme indicatrice des eaux propres, oligotrophes à mésotrophes.

Sur les berges douces envasées des mortes et des anses calmes du lit mineur du Doubs, l'accommodat terrestre d'*Hippuris vulgaris* forme des tiges en « queue de renard » de 20 à 50 centimètres de hauteur. Il forme alors d'une parvoroselière, voisine de l'*Oenanthion aquatica*e Heijn ex Neuhäusl 1959 et du *Phragmition communis* W. Kock 1926.

● *Hottonia palustris* L.

L'essentiel des stations franc-comtoises de cette hydrophyte est situé dans les vallées de la Saône, du Doubs et de la Loue. Dans le territoire étudié, le cantonnement de cette espèce aux basses vallées du Doubs et de la Loue a été confirmé. Elle ne se rencontre en effet qu'à partir de Falletans, Choisey, puis devient de plus en plus fréquente à partir de Chaussin jusqu'à Annoire. Sur la basse Loue, elle se rencontre dans quelques mortes entre Chissey et Ounans, elle devient régulière entre Augerans et la Loye, puis elle ne se retrouve plus à l'aval de Nevy-lès-Dole.

L'*Hottonie* des marais constitue l'espèce caractéristique de l'*Hottonietum palustris* Tüxen 1937. Cette association s'observe dans des mortes déconnectées du lit mineur, bien abritées du vent en raison de leur situation sous des aulnaies ou des peupleraies. L'ombrage est ainsi toujours important. La profondeur est toujours faible (0,1 à 1 mètre) et le substrat est variable. Il peut être très minéral, composé uniquement de sables, complètement vaseux, ou encore composé d'un lit de cailloux couvert d'une fine couche de vases. L'eau, translucide, est toujours fortement minéralisée. La conductivité dépasse fréquemment les 500 µs/cm (avec une valeur minimale de 336 et une valeur maximale de 1011) et la dureté est presque toujours supérieure à 20°dH. Seules de légères pollutions à l'ammonium semblent récurrentes, ce qui peut s'expliquer par l'abondance de la matière organique accumulée dans ces pièces d'eau. Nos observations corroborent ainsi celles des auteurs qui se sont intéressés à l'écologie de cette association dans d'autres régions (MÉRIAUX, 1984). Certains la situent toutefois dans les eaux les moins minéralisées, mais leur conclusion semble tirée d'une seule observation. Il est également mentionné qu'*Hottonia palustris* apprécie les

eaux riches en CO₂, pauvres en azote et en phosphates, ayant une alcalinité faible, un pH peu élevé. Ces eaux sont considérées comme propres et ombragées, moyennement à fortement hydrogénéocarbonatées.

L'abondance des populations de cette espèce dans les basses vallées du Doubs et de la Loue permet de conclure à un excellent état de conservation. Toutefois, il serait important de connaître l'impact d'*Elodea canadensis* et d'*Elodea nuttallii*, deux hydrophytes invasives, sur les populations d'*Hottonia palustris*.

● *Hydrocharis morsus-ranae* L.

Fortement concentrée dans la vallée de la Saône, cette espèce est également historiquement connue dans les vallées du Doubs et de la Loue. Elle semble pourtant avoir régressé, puisqu'elle n'a été retrouvée qu'à Dole (« Morte aux Canons ») et à Petit-Noir (Vieux Doubs), alors qu'elle était citée notamment à Falletans, Choisey, Parcey, Souvans, etc.

La Morène des grenouilles a été observée dans des mortes très peu profondes (10 à 20 centimètres d'eau), au substrat très vaseux. L'ombrage semble lui être indifférent : elle colonise aussi bien des plans d'eau très ensoleillés que très ombragés. L'eau est dure (12 et 18 °dH), bien minéralisée (501 et 531 µs/cm) et subit des pollutions marquées en ammonium et en orthophosphates, comme dans la « Morte aux Canons » à Dole, où une forte mortalité piscicole a été observée. Le pH est toujours légèrement basique (7,4).

La réduction du nombre de stations et la faiblesse des effectifs de cette espèce rendent son statut très précaire dans le territoire étudié.

● *Impatiens glandulifera* Royle

Sur le Doubs, la Balsamine géante est très abondante de Colombier-Châtelot jusqu'à Roset-Fluans. De Rans à Annoire, elle devient rare, hormis quelques populations conséquentes comme à Orchamps, au lieu-dit « Sur la Rivière », et à Rahon (« Gratte-Panse »). En revanche, cette espèce est très fréquente sur toute la basse vallée de la Loue.

Il est intéressant de constater que cette espèce asiatique était considérée, encore récemment comme en début d'implantation en Franche-Comté (PROST, 2000) sur les bords du Doubs dans le pays de Montbéliard. Par ailleurs, B. DIDIER ne signalait pas cette espèce dans la basse vallée du Doubs en 1988. Ces observations indiqueraient ainsi une colonisation fulgurante de la partie aval de la vallée du Doubs et de la vallée de la Loue en quelques années. Malgré le redoutable pouvoir colonisateur de cette espèce, il est toutefois plausible que cette invasion du territoire étudié n'ait pas été aussi rapide que cela. Le suivi de l'expansion territoriale de cette espèce a peut-être souffert d'un manque de données, justifié par le désintérêt des botanistes pour cette espèce des jardins. Le témoignage de personnes âgées aux environs de l'Isle-sur-le-Doubs va dans ce sens, puisque ces personnes se souviennent des jeux d'enfant dans les années 1920 qui consistaient à aller presser les fruits « explosifs » des balsamines. Par ailleurs, ces personnes sont surprises à l'idée du caractère invasif de cette plante, sachant qu'elles considèrent ne pas avoir observé d'augmentation de l'emprise de cette espèce sur les bords du Doubs depuis le début du 20^e siècle.

Cette espèce convoite les berges fraîches des cours d'eau, soumises à un léger ombrage. Le substrat est généralement limoneux. Toutefois,

son système racinaire superficiel lui permet de se développer facilement et abondamment sur tous les embâcles déposés par les crues, dans les branchages des saulaies blanches et plus rarement sur les grèves caillouteuses.

Elle s'insère dans tous les ourlets eutrophes, dans les sous-bois des saulaies blanches et des peupleraies artificielles et au sein des cultures rivulaires. Cette espèce annuelle induit des conséquences moins dommageables aux groupements alluviaux que le Topinambour. Toutefois, elle parvient à former des peuplements monospécifiques fournissant un ombrage défavorable aux espèces d'ourlets ensoleillés des berges et réduit la diversité de certains sous-bois de saulaie blanche ou d'ormaie-frênaie lorsqu'elle forme des communautés denses et dépassant les trois mètres de hauteur. Enfin, les colonies de Balsamine géante peuvent constituer un obstacle à l'écoulement lors des crues estivales et favoriser l'érosion des berges et des terrasses en hiver lorsqu'elles disparaissent.

● *Impatiens parviflora* DC.

La Balsamine à petites fleurs est beaucoup plus rare que l'espèce précédente. Sur la vallée du Doubs, elle n'a été observée qu'à partir de Dole (« Le Pâtier »), puis à Choisey (Ile des Trêches), dans quelques stations entre Gevry et Molay, puis à Peseux et enfin à Petit-Noir. Sur la basse vallée de la Loue, elle se rencontre de manière abondante dans quelques stations à Augerans et Souvans (confluence avec la Cuisance, la Charoupe), Nevy-lès-Dole et Parcey.

Cette petite balsamine affectionne les sous-bois frais et ombragés des ormaies-frênaies. Elle se rencontre également en ourlet sciaphile au bord des chemins et des boisements alluviaux.

Cette espèce d'Asie centrale possède un fort pouvoir envahissant. Ses vastes peuplements monospécifiques peuvent ainsi affecter la diversité de la flore autochtone des sous-bois des ormaies-frênaies et des végétations d'ourlet.

● *Inula britannica* L. subsp. *britannica*

Considérée comme abondante sur les bords de la Saône dans l'Ain puis dans la Saône-et-Loire, cette espèce remonte les bords des rivières de la plaine du Jura et de la Bresse en devenant de plus en plus rare vers l'est : Doubs, Loue, Orain, Brenne, Seille (PROST, 2000). Dans le territoire étudié, elle n'a été retrouvée que dans une seule station à Asnans-Beauvoisin, dans la basse vallée du Doubs (39). Bien qu'il soit fort possible qu'elle ait régressé dans ce secteur, il semble toutefois que le nombre de stations actuelles ait pu être sous-estimé. Cette espèce à floraison tardive est en effet peut-être passée inaperçue lors des prospections précoces de ce secteur de la vallée du Doubs. De nouvelles recherches permettraient de préciser son statut dans la basse vallée du Doubs.

Elle se développe dans les prairies ou les pâturages humides, en bord de fossés ou dans les ceintures de végétation (cariçaie, phragmitaie) des berges de rivières ou des bras morts.

Bien qu'à confirmer, sa situation dans le territoire étudié est préoccupante. Davantage de stations étaient en effet connues dans la basse vallée du Doubs, en 1988, notamment (DIDIER, 1988).

● *Leersia oryzoides* (L.) Sw.

En plaine, et en l'occurrence dans les vallées étudiées, elle est commune sur tout le linéaire parcouru, dont les petits affluents. Elle colonise, avec d'autres espèces des *Bidentetea*, les plages graveleuses couvertes d'une fine couche

de limons et de vases et soumises à exondation estivale, tels que les pieds de berge abrupts du lit mineur, les vasières, les berges douces de mortes, voire tout le fond de certaines mortes lorsque celles-ci s'assèchent complètement.

Malgré tout, les milieux favorables à cette espèce demeurent fragiles. Les enrochements constituent une cause sévère de réduction de la surface occupée par ce type de végétation ainsi que la stabilisation du niveau de l'eau. Ces milieux pionniers sont enfin très sensibles à la colonisation des espèces invasives. *Bidens frondosa*, espèce nord-américaine, constitue la principale menace puisqu'elle peut former d'importants faciès dans tous les milieux favorables au développement de ces végétations fugaces. Il a été montré que le caractère compétitif de ce *Bidens* pouvait conduire à un appauvrissement de la flore de ces communautés pionnières (MULLER, 2004).

● *Lemna gibba* L.

En Franche-Comté, la Lentille d'eau bossue semble cantonnée à l'étage planitiaire (basses vallées du Doubs, de la Saône et de l'Ognon). Au cours de cette étude, elle n'a été observée qu'à l'aval de Dole, à Gevry, Molay, Longwy-sur-le-Doubs et Petit-Noir. Elle n'a toutefois pas été revue à l'Île du Girard, comme l'indiquait LHOÏTE (1985), ni à Champdivers (ANDRÉ, 2004).

Cette hydrophyte, toujours très recouvrante dans ses stations, est caractéristique du *Lemnetum gibbae* (Koch 1954) Miy. J. Tx. 1960. Ce groupement est considéré par de nombreux auteurs comme l'aile hypertrophe des végétations flottantes, indiquant des eaux sales, riches en phosphates, en azote et surtout en ammonium (WIEGLEB, 1978 ; OBERDORFER, 1967 ; MIYAWAKI et TÜXEN, 1960). Dans le nord-ouest de la France, MÉRIAUX (1984) a obtenu pour le *Lemnetum gibbae spirode-*

letosum polyrhizae des valeurs de conductivité oscillant entre 970 et 1 090 $\mu\text{s}/\text{cm}$, donc des eaux eutrophes très fortement minéralisées, « aux taux de calcium et de sodium généralement élevés, pouvant être également très riches en sulfates et en chlorures ». Les données de Landolt (1975) sur l'écologie de *Lemna gibba* en Amérique du Nord confirment ces observations et montrent que des valeurs inférieures signifient que les prélèvements ont été effectués au niveau de la sous-association à *Lemna trisulca* ou à *Spirodela polyrhiza*.

Sur la vallée du Doubs, les données enregistrées dans les milieux du *Lemnetum gibbae* ne corroborent pas exactement les observations des auteurs précédents. Hormis le type d'habitat, qui correspond comme ailleurs, la plupart du temps, à des mares prairiales bien ensoleillées, la qualité d'eau diffère. Le niveau de minéralisation est bien en deçà, avec des eaux mésotrophes (250 $\mu\text{s}/\text{cm}$) à légèrement eutrophes (420 et 421 $\mu\text{s}/\text{cm}$) et moyennement productives (8-9-11 °dH). Aucune pollution par les nitrates n'y a été observée. En revanche, le *Lemnetum gibbae* semble bien tolérer une pollution nette aux phosphates (0,7 et 0,9 mg/l) et une pollution nette à importante à l'ammonium (0,2 à 2 mg/l), indicatrice d'une mauvaise minéralisation de la matière organique.

● *Lemna trisulca* L.

Dans la moyenne vallée du Doubs, cette espèce ne se rencontre que très ponctuellement dans des pièces d'eau calme à La Pretière et Blussangeaux (dans d'anciennes sablières), puis à Ougney-Douvot, Chalèze et Orchamps. À partir de Dole, elle devient en revanche plus fréquente, tout en restant peu commune (Dole, Gevry, Asnans-Beauvoisin, Chaussin, Longwy-sur-le-Doubs, Petit-Noir). Sur la basse vallée de la Loue, la Lentille

d'eau à trois lobes est plus fréquente. Son bastion est situé dans les nombreuses mortes de la Loyer. En Franche-Comté, elle reste rare et connue essentiellement de la plaine jurassienne entre le Doubs et la Saône.

Cette Lentille d'eau constitue l'espèce caractéristique du *Lemnetum trisulcae* (Kehl 1915) Knapp et Stof. 1962. Elle forme, dans cette association, des feutrages parfois épais de 10 centimètres, couvrant intégralement la surface de l'eau ou formant des peuplements plus ou moins lâches. Ce groupement se rencontre dans les eaux calmes de mortes ou de mares ombragées par une dense ripisylve, de hautes hélopytes (*Phragmites australis*, *Sparganium erectum*, *Schoenoplectus lacustris*) ou par un voile de lentilles en superposition. L'eau est toujours claire et peu profonde, avec des tapis de feuilles de saules ou de peupliers non décomposées sur le fond. Selon MÉRIAUX (1984), la décomposition de ce type de végétation attribue à la matière organique un pouvoir de rétention cationique élevé, entraînant une « purification » des eaux favorable à la sous-association typique. Malgré des valeurs extrêmes de conductivité (249 et 1 011 $\mu\text{s}/\text{cm}$), la plupart des relevés sont situés dans des eaux eutrophes oscillant autour de 420 $\mu\text{s}/\text{cm}$. Il s'agit globalement de milieux productifs (15° dH), souvent confrontés à une pollution nette à importante par les phosphates et à une pollution modérée par l'ammonium et par les nitrates. L'optimum de cette association est fréquemment décrit comme un milieu à lumière faible, dans des eaux froides très riches en gaz carbonique dissous et bien oxygénées, mésotrophes à eutrophes (MÉRIAUX, 1984). Bien que nous n'ayons pas mesuré tous ces paramètres, cela correspond relativement bien à nos observations.

L'abondance et la diversité des annexes hydrauliques des basses vallées du Doubs et de la Loue permettent à cette espèce de présenter de belles populations sur ce secteur. En revanche, la réduction des zones humides et la faiblesse naturelle du nombre d'annexes hydrauliques en moyenne vallée du Doubs rendent cette espèce sensible sur cette longue section du Doubs.

● ***Leucojum aestivum* L.**

Présente dans quatre localités seulement en Franche-Comté, cette espèce en compte deux dans la basse vallée de la Loue. Seule la station de Villers-Farlay a été retrouvée durant cette étude. Cette espèce se développe ici dans son habitat typique, une prairie hygrophile, proche de la Loue. L'isolement de cette station et la nature même de son habitat la rendent très vulnérable aux modifications des pratiques agricoles. Elle présente toutefois actuellement de beaux effectifs, avec plusieurs centaines de pieds.

● ***Ludwigia palustris* (L.) Elliott**

Cette espèce est une découverte pour le territoire étudié où elle a été observée dans le Vieux-Doubs à Petit-Noir. Son caractère thermophile et plutôt acidophile la cantonne plutôt en Franche-Comté en Bresse, dans le Val de Saône et dans le Territoire de Belfort.

À Petit-Noir, elle colonise les vases exondées d'une morte, sur la limite entre un groupement à Nénuphar jaune et une phragmitaie. L'extrême rareté de cette espèce et la faiblesse de ses effectifs la rendent très sensible dans son unique localité.

● ***Lythrum hyssopifolia* L.**

Cette espèce discrète, surtout disséminée sur les sols argileux ou siliceux de la Bresse, du Val de Saône et du Territoire de Belfort, a été observée à Dole, au bord de la

Clauge. Des vases temporairement exondées l'accueillaient en compagnie d'espèces des *Bidentetea* (*Polygonum hydropiper*, *Echinochloa crus-galli*, *Digitaria sanguinalis*, *Chenopodium polyspermum*...) et d'espèces des *Isoeto-Juncetea* (*Cyperus fuscus*, *Juncus articulatus*, *Juncus bufonius*, *Gnaphalium uliginosum*...).

● ***Myriophyllum verticillatum* L.**

Ce myriophylle, formant de belles colonnes plumeuses, se retrouve en France-Comté disséminé dans les rivières, les étangs et les lacs d'altitude (PROST, 2000). Dans le territoire étudié, il peut être considéré comme rare dans la moyenne vallée du Doubs (une seule observation à Santoche) et comme assez rare dans la basse vallée du Doubs (Molay, Neublans-Abergement, Annoire). En revanche, il est assez fréquent en basse Loue où presque toutes les communes riveraines à l'aval de Chamblay l'abritent.

Cette espèce, dont la tendance est à la régression en Europe de l'Ouest (SCHAEFER, 2005), participe à des groupements du *Nymphaeion albae* et à des groupements du *Potamion pectinati*. Dans le premier cas, elle intervient dans des herbiers cantonnés à des bras morts, à la profondeur variable (0,5 à 2 mètres) et plutôt ensoleillés. À la différence des observations de SCHAEFER (2005) sur le Lac des Rousses qui situaient ce groupement à *Myriophyllum verticillatum* dans les dépôts de vase épais, les données de la vallée du Doubs montrent plutôt une présence constante de graviers et de cailloux en complément des vases, voire des substrats intégralement caillouteux. Le niveau trophique de l'eau varie de mésotrophe à eutrophe, mais reste moyennement productif. Une pollution modérée à l'ammonium, aux nitrates et aux phosphates semble tolérée. D'après KLEIN et CARBIENER (1989), la présence de *Myriophyllum verticilla-*

tum indique des eaux pauvres à très pauvres en acides organiques. Enfin, nos données de conductivité et de dureté ne rejoignent pas exactement celles de WATTEZ (1968) qui situait le faciès à *Myriophyllum verticillatum* dans les eaux claires plus profondes et riches en sels calcaires, avec une conductivité de 916 µs/cm.

Dans la basse Loue, ce taxon accompagne fréquemment *Potamogeton berchtoldii* dans des mortes et des mares ombragées, présentant une lame d'eau inférieure à 0,6 mètre. Le substrat se compose assez équitablement de vases, de sables, de graviers et de cailloux. L'eau est toujours fortement minéralisée (conductivité supérieure à 600 µs/cm et dureté voisine de 22 °dH). La température n'est jamais très élevée (20 °C en moyenne) et l'eau est toujours translucide.

● ***Najas marina* L. subsp. *marina***

Cette hydrophyte est connue dans la région en Bresse, dans la vallée de la Saône et dans une moindre mesure dans la basse vallée du Doubs. Si les prospections menées durant cette étude ont permis de préciser son caractère commun dans le lit mineur du Doubs entre Rochefort-sur-Nenon et Crissey, puis sa distribution plus lâche entre Choisey et Annoire, elles n'ont pas permis de découvrir de stations en amont dans la vallée du Doubs et en basse vallée de la Loue.

Plutôt connue des eaux calmes, cette espèce pionnière a souvent été contactée dans le lit mineur du Doubs, sur des berges gravelo-vaseuses submergées par quelques dizaines de centimètres d'eau maximum. Elle s'intègre dans les herbiers du *Potamion pectinati* subissant un courant léger, tel que le *Potametum pectinati*.

La répartition de cette hydrophyte semble conforme aux observations

historiques. Cette situation satisfaisante est certainement due à la faiblesse de ses exigences écologiques, puisqu'elle est connue pour tolérer facilement des eaux chaudes et eutrophes.

● *Nymphaea alba* L. subsp. *alba*

Davantage présente dans les étangs et dans les lacs, cette espèce est assez rare dans le territoire alluvial étudié. Elle n'a été observée que dans les annexes jurassiennes du Doubs, à Audelange, Lavans-lès-Dole, Rochefort-sur-Nenon, Dole, Choisey et Petit-Noir. Son habitat correspond à des eaux calmes de bras morts connectés par l'aval au lit mineur, à des mortes déconnectées ou encore à des carrières en eau contiguës à la rivière. La luminosité peut être réduite par une ripisylve abondante et la profondeur variant de 0,25 à 2,3 mètres. Le substrat est essentiellement vaseux. La conductivité indique une eau mésotrophe (310 µs/cm) à eutrophe (537 µs/cm) et la dureté témoigne de milieux plutôt productifs (12 à 17°dH).

● *Nymphoides peltata* (S.G.Gmel.) Kuntze

En Franche-Comté, le cœur des stations de ce faux nénuphar se trouve dans les étangs de la Bresse et, dans une moindre mesure, dans les mares et les bras morts de la vallée de la Saône et de la basse vallée du Doubs. Durant cette étude, cette espèce n'a pas été retrouvée à Longwy-sur-le-Doubs, localité connue jusqu'en 1988 (DIDIER, 1988), mais a été redécouverte dans plusieurs mortes à Petit-Noir, et découverte dans deux stations atypiques, à savoir le lit mineur du Doubs, à Rochefort-sur-Nenon et à Abbans-Dessous. À noter qu'en dehors de cette dernière localité, le département du Doubs ne compte que deux autres indications de cette espèce (in TAXA[®]SBFC/CBFC), qui n'ont pas été revues lors de cette étude. Elles se situent toutes

deux dans la moyenne vallée du Doubs, l'une à Besançon (L. HILLIER, 1909) et l'autre à Hyèvre-Paroisse (F. PINET, 1997).

Le Petit nénuphar a été observé dans des herbiers du *Myriophyllo verticillati* - *Nupharetum luteae* Koch 1926, dans des mortes peu profondes (0,1 à 0,2 mètre) au substrat très vaseux, et à deux reprises en continu le long des berges du Doubs, à une profondeur d'1,1 mètre sur des dépôts fortement caillouteux. L'ensoleillement était toujours optimal et les conditions physico-chimiques étaient très variables, avec une conductivité comprise entre 310 et 501 µs/cm et une dureté variant de 8 et 18 °dH.

● *Oenanthe fistulosa* L. subsp. *fistulosa*

En Franche-Comté, cette espèce se cantonne essentiellement à la Bresse, aux vallées de la Saône et de l'Ognon et aux basses vallées du Doubs et de la Loue. Dans ces deux derniers territoires prospectés, la fréquence et le caractère diffus de cette espèce dans les complexes de mortes n'ont pas permis de cartographier systématiquement ses stations. En revanche, elle n'a été retrouvée qu'à partir de Molay dans la basse vallée du Doubs, alors qu'elle était mentionnée jusqu'à Dole et Falletans (PROST, 2000). Dans la basse vallée de la Loue, cette espèce n'est abondante qu'entre Belmont et Parcey.

L'*Oenanthe* fistuleuse se développe dans les dépressions prairiales humides, dans les parvoselières des berges vaseuses des mares et des mortes ou encore sur les substrats très organiques des cariçaies et des phragmitaies longuement submergées.

● *Parthenocissus inserta* (A. Kerner) Frisch

La Vigne-vierge commune est régulière dans les ripisylves de la moyenne vallée du Doubs où elle

forme des draperies accrochées jusqu'à quinze mètres de hauteur dans les frênes. Elle peut également prendre appui sur des fourrés ou se développer à même le sol dans les prairies rivulaires. Cette liane est absente de la basse vallée de la Loue. Si l'impact de cette espèce est généralement nul, il convient toutefois d'éviter d'accroître sa répartition par la condamnation des zones de dépôts de gravats et de déchets verts en bordure des cours d'eau.

● *Parthenocissus tricuspidata* (Siebold & Zucc.) Planch.

La Vigne-vierge tricuspidée est beaucoup plus rare que l'espèce précédente. Elle n'a été contactée qu'à Besançon, Choisey, Dole et Parcey. Elle occupe potentiellement les mêmes milieux que la Vigne-vierge commune, mais semble éprouver davantage de difficultés à se naturaliser.

● *Panicum capillare* L.

Le Panic capillaire n'a été observé que sur la vallée du Doubs. Il est fréquent entre Montferrand-le-Château et Osselle et se rencontre ensuite localement à Orchamps, Choisey, Gevry, Molay, Longwy-sur-le-Doubs, Neublans-Abergement et Annoire.

Cette répartition coïncide avec les observations de PROST (2000), qui considérait cette espèce comme rare dans la plaine du Jura sur les alluvions du Doubs en aval de Dole et qui indiquait un début d'implantation à Besançon.

Cette graminée annuelle colonise les berges exondées du lit mineur restant humides, constituées de dépôts sablo-vaseux enrichis en éléments azotés.

Bien que cette espèce nord-américaine se retrouve dans les groupements du *Bidention* et du *Chenopodion*, elle ne semble pas actuellement affecter la flore de ces

végétations fugaces. Ces milieux pionniers sont généralement relativement clairsemés.

● *Panicum dichotomiflorum* Michx.

Le Panic à inflorescence dichotome n'a été observé qu'au Moulin de l'Arcore à Crissey, sur les bords de la Clauge. Pourtant, cette espèce était signalée par PROST (2000) dans la plaine du Jura à Parcey et Gevry, ainsi que sur les bords du Doubs à Besançon et Osselle.

Comme l'espèce précédente, cette graminée annuelle nord-américaine colonise les bancs de graviers exondés, couverts d'une fine couche de vases et demeurant humides, sans constituer une menace à l'heure actuelle.

● *Populus nigra* L. var. *nigra*

Cette espèce typique des forêts alluviales à bois tendre connaît actuellement un déclin en Europe lié à la fragmentation des zones favorables à sa régénération, à la disparition des ripisylves sur certains cours d'eau et à son hybridation avec les peupliers cultivés (BENSETTITI *et al.*, 2001). Dans le territoire étudié, cette espèce a été rencontrée à plusieurs reprises en basse vallée du Doubs et rarement en basse vallée de la Loue. La difficulté d'identification de cette sous-espèce, sujette aux hybridations, ne semble pas se poser à Osselle, dans les saulaies blanches de l'île de la Froidière, des Ingles à Asnans-Beauvoisin et de la Recorde à La Loye.

● *Potamogeton berchtoldii* Fieber

Dans la vallée du Doubs, ce petit potamot se rencontre assez régulièrement entre Besançon et Petit-Noir. Il affectionne particulièrement les zones peu perturbées, telles que les berges douces des bras morts ou des anses du lit mineur. Il y côtoie *Potamogeton pectina-*

tus, *P. nodosus*, *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum*, *Ranunculus circinatus*...

Ce taxon est par contre nettement plus commun dans la basse vallée de la Loue. Il y occupe les mortes et les mares ombragées, peu profondes (0,1 à 0,4 mètre), relativement bien épargnées par l'envasement. Le substrat est plutôt composé de sables, de graviers ou de cailloux. L'eau est très bien minéralisée, avec des valeurs de conductivité globalement comprises entre 400 et 500 µs/cm et une dureté oscillant entre 15 et 25 °dH. Il y est souvent accompagné de *Ranunculus trichophyllus* et surtout d'*Elodea canadensis*, dont le développement excessif est problématique.

● *Potamogeton friesii* Rupr.

Connu de quelques lacs de la Haute-Chaîne du Jura, ce petit potamot a été découvert dans la basse vallée du Doubs au niveau de Longwy-sur-le-Doubs et de Fretterans, mais surtout de manière très régulière dans la moyenne vallée du Doubs entre Baume-les-Dames et Vaire-Arcier.

Cette espèce a été contactée dans le lit mineur du Doubs, dans des eaux peu profondes et sur un substrat sablo-vaseux. Elle s'intègre dans des communautés du *Potamion pectinati*. En Alsace, KLEIN et CARBIENER (1989) attribue cette hydrophyte aux eaux claires et non polluées, modérément eutrophisées.

La répartition de cette espèce dans le territoire étudié est étonnante et pour le moins fragmentée. Sans écarter l'influence des variations environnementales, cette curieuse distribution peut être expliquée par deux autres phénomènes. D'une part, les dates d'observation de cette espèce se concentrent en début d'été (juin), ce qui pourrait signifier que ce potamot des eaux dormantes tolère mal les crues

estivales et qu'il disparaisse précocement. D'autre part, un éventuel « effet observateur » n'est pas à exclure.

● *Potamogeton lucens* L.

Ce grand potamot est assez commun dans le territoire étudié. Dans la vallée du Doubs, il n'a été rencontré qu'à partir de Deluz, puis Chalèze, Besançon, Audelange, Dole, Molay et Pesieux. La vallée de la Loue ne compte pour sa part que trois localités : Arc-et-Senans, Ounans et Chamblay.

● *Potamogeton natans* L.

Cette espèce, souvent considérée par les floristes anciens comme commune sur tout le territoire, n'est pas si fréquente que cela dans le territoire étudié. Comme l'explique ANDRÉ (2005), sa distribution historique demeure pour le moins douteuse en raison de la confusion qui a longtemps régné avec *P. nodosus*.

Sur le cours du Doubs, le Potamot nageant a seulement été contacté à Besançon et Thoraise pour la moyenne vallée, et à Rochefort-sur-Nenon, Falletans, Gevry, Molay, Asnans-Beauvoisin, Neublans-Abergement et Annoire pour la basse vallée. Sur la Loue, trois stations ont été recensées : Chamblay, Belmont et La Loye.

Toutes ces localités ne comptent que de petites populations, développées dans de petites mares ou dans des queues de mortes envasées.

● *Potamogeton nodosus* Poir.

Cette espèce, restée longtemps méconnue par les anciens botanistes (voir ANDRÉ, 2005), a souvent été ignorée, confondue avec *P. natans* ou encore considérée comme très rare dans les rivières de plaine du Jura (PROST, 2000).

Actuellement, cette espèce est très commune dans la vallée du Doubs et ses petits affluents, mais curieusement très rare dans la basse Loue. D'amplitude écologique très large, sa tolérance au courant lui permet même de former de beaux herbiers dans les zones de radier et de seuil.

● ***Potamogeton obtusifolius*** Mert. & Koch

Toutes les stations de ce petit potamot observées dans le territoire étudié sont des découvertes, puisque cette espèce n'était plus connue que dans les étangs de la Bresse, à Pont-sur-l'Ognon pour la Haute-Saône (ANDRÉ, 2005) et en altitude dans la chaîne jurassienne. D'amont en aval, cette espèce a ainsi été contactée dans le Doubs à Ougney-Douvot, Laissey, Vaire-Arcier, Chalèze, Étrepigny (confluence des Doulonnes et du Doubs), Rochefort-sur-Nenon, Falletans, Rahon, Champdivers et Petit-Noir. En basse vallée de la Loue, cette espèce a été observée dans une morte à Nevy-lès-Dole.

Elle se développe sur des berges douces du lit mineur du Doubs et dans des bras morts. Le substrat est souvent un mélange de graviers et de vases et l'eau est généralement claire, moyennement productive (8 à 16 °dH), mésotrophe à eutrophe (269 à 561 µs/cm) et le pH est généralement à peine supérieur à 7. L'enregistrement de pollutions à l'ammonium, aux nitrates ou aux orthophosphates témoigne d'une certaine tolérance de cette espèce à ces facteurs. Les groupements l'accueillant relèvent du *Nymphaeion* et du *Potamion pectinatus*.

Bien que restant rare, cette espèce est bien implantée dans le territoire étudié, avec de beaux effectifs. En dépit de nos observations ponctuelles, cette espèce est connue pour sa grande sensibilité aux pollutions, signifiant probablement que sa répartition

pourrait être plus vaste si la qualité globale des eaux du bassin du Doubs était meilleure.

● ***Potamogeton perfoliatus*** L.

Ce potamot, commun dans la vallée du Doubs et moins fréquent dans la basse Loue, est cantonné au lit mineur. Il peut se mêler aux herbiers à feuilles flottantes du *Nymphaeion* des berges douces (0,4 à 1,2 mètres), soumises à un courant faible à nul, mais aussi participer en bonne proportion à des herbiers du *Potamion*, composés d'hydrophytes tolérantes aux débits du lit mineur telles que *Potamogeton pectinatus*, *Vallisneria spiralis*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton nodosus*.... Ces herbiers peuvent s'étendre sur des linéaires de plusieurs dizaines de mètres, sur les berges ou au centre du cours d'eau, dans les sections de mouille. Dans toutes ces situations, malgré la présence constante de vases, le substrat est toujours composé d'une forte proportion d'éléments grossiers, allant des cailloux aux blocs des enrochements affaissés.

En outre, *Potamogeton perfoliatus* intervient parfois dans les groupements rhéophiles du *Batrachion*, développés dans les zones de radier et de seuil. Il semble très bien s'accommoder d'une mince lame d'eau et d'un substrat caillouteux, où il y développe de longs filaments.

● ***Potamogeton trichoides*** Cham. & Schltr.

Essentiellement mentionnée des étangs de la Bresse et du Sundgau et d'une station d'altitude pour le département du Doubs, cette espèce a été contactée en basse vallée du Doubs à Molay, Longwy, Petit-Noir et Neublans-Abergement.

Ce petit potamot a été observé dans des mortes, connectées ou non au lit mineur, et dans une mare. Le substrat était généralement sablo-

vaseux et l'eau normalement eutrophe (410 µs/cm).

La faiblesse des effectifs de ce potamot et sa répartition réduite le rendent vulnérable dans le territoire étudié.

● ***Potamogeton x zizii*** Koch ex Roth

Connu de quelques lacs montagnards jurassiens, cette espèce hybride n'était pas citée en plaine, à la différence de ses espèces parentes qui étaient connues de la basse vallée du Doubs (MAGNIN et HÉTIER, 1897). Ce potamot a été observé dans deux mortes à Ounans en basse Loue, sous deux formes très différentes.

Cette espèce a été contactée dans une morte profonde (1,5 mètre), aux eaux claires et au fond graveleux. Elle formait de grands herbiers proches de *Potamogeton lucens*, l'une de ses espèces parentes. Dans le second cas, il s'agissait d'une berge douce de morte vaseuse (0,2 mètre) et l'espèce présentait davantage d'affinités avec *P. gramineus*, l'autre espèce parente.

Cette espèce est rarissime dans le territoire étudié et demeure donc très fragile.

● ***Ranunculus penicillatus*** (Dumort.) Bab.

L'identification certaine et tardive de cette espèce, réalisée avec l'aide de J.-M. TISON, dans le Doubs à Roset-Fluans incite à remettre en cause la présence même de *Ranunculus fluitans* dans cette rivière. Les éléments déterminants pour cette dernière espèce ne sont en effet jamais typiques sur les cours d'eau étudiés (la faible pilosité du réceptacle notamment, le rapport longueur des feuilles submergées/entre-noeuds) et la possible absence de feuilles flottantes chez *R. penicillatus* rendent ainsi les déterminations de *R. fluitans* douteuses. Considérée comme un hybride très polymor-

phe, avec pour espèces parentes *Ranunculus fluitans* et *R. peltatus*, *R. penicillatus* est souvent stérile (TISON, comm. pers.). Elle est actuellement répandue en France et semble en expansion en Europe, probablement favorisée par l'eutrophisation qui lui permet de supplanter les espèces parentes en eau courante (TISON, comm. pers.).

● *Reynoutria japonica* Hoult.

La Renouée du Japon est présente dans tout le territoire étudié. Sur la vallée du Doubs, elle est abondante entre Colombier-Châtelot et Clerval et entre Baume-les-Dames et Besançon, avec des populations un peu plus étoffées au niveau des anciens sites industriels (Isle-sur-le-Doubs, Laissey/Deluz, Novillars). Elle se retrouve également fréquemment entre Montferrand-le-Château et Boussières, mais elle devient plus irrégulière entre Rans et Dole, où elle développe des populations extrêmement abondantes à Orchamps (lieu-dit « Sur la Rivière »). Elle devient ensuite assez commune de Dole à Choisey, avant de se raréfier sur toute la basse vallée du Doubs. Sur la Loue, cette espèce se retrouve systématiquement sur les berges et dans les milieux annexes d'Arc-et-Senans à Parcey.

Cette espèce colonise tous les milieux perturbés, artificiellement (berges enrochées, terrains retournés pour la culture ou pour des plantations arborées, friches, digues) ou naturellement (groupements alluviaux soumis à des crues violentes : saulaie blanche, mégaphorbiaies).

La Renouée du Japon est bien connue pour ses hauts et vastes peuplements monospécifiques, responsables d'une disparition totale de toutes les espèces autochtones des milieux envahis. Par ailleurs, la densité de ces peuplements bloque la dynamique naturelle, interdisant ainsi la colonisation des berges par

les ligneux, pourtant nécessaire à leur fixation.

● *Reynoutria sachalinensis* (F. Schmidt) Nakai

Cette espèce n'a été trouvée qu'une fois de manière certaine sur les berges du Doubs à Montferrand-le-Château.

L'écologie et l'impact sur l'environnement de cette espèce sont semblables à ceux engendrés par la Renouée du Japon, sachant que ces effets sont accrus du fait de l'augmentation de la taille du feuillage et de la hauteur des tiges.

● *Reynoutria x bohémica* Chrték & Chrtkova

La répartition de la Renouée de Bohême, espèce de distinction très difficile avec la Renouée du Japon en dehors de la période de floraison, est difficilement évaluable. Sur la vallée du Doubs, cette espèce a été observée assez communément entre Colombier-Châtelot et Clerval de manière certaine, tandis qu'une seule station est soupçonnée entre Baume-les-Dames et Besançon. Retrouvée de manière explosive sur Boussières, cette espèce n'est ensuite mentionnée que dans quelques stations en basse vallée : Dole, Choisey, Rahon, Molay, Champdivers, Peseux. Sur la vallée de la Loue, la présence de cette espèce n'est soupçonnée qu'à Chamblay.

L'écologie et l'impact sur l'environnement de cette espèce sont les mêmes que pour la Renouée du Japon.

● *Riccia fluitans* L.

Cette hépatiche à thalle a été observée à Blussangeaux, dans la moyenne vallée du Doubs.

Elle s'y développait abondamment dans une ancienne carrière en eau, formant un feutrage épais et dense, qui intégrait des filaments

d'*Utricularia australis* et des individus de *Lemna trisulca*. En superposition, une couverture abondante de *Spirodela polyrhiza* privait la pièce d'eau de lumière. Le groupement se maintenait sur les berges vaseuses exondées.

La pièce d'eau était très peu profonde (10 centimètres) et très ombragée. L'eau était translucide, froide (11,5 °C), mésotrophe (306 µs/cm) et moyennement productive (12 °dH). Une pollution nette à l'ammonium (1,4 mg/L) indiquait une mauvaise dégradation de la matière organique, caractérisée par l'abondance du feuillage en décomposition au fond de la pièce d'eau. Nos observations coïncident bien avec celles de MÉRIAUX (1984) dans le nord-ouest de la France, qui situe ce groupement dans les « eaux peu profondes, ombragées et froides, oligotrophes ou mésotrophes, subissant un apport en matières humiques ».

Extrêmement rare dans le territoire étudié, *Riccia fluitans* peut en revanche être considérée comme assez commune en Franche-Comté. Elle est notamment dispersée dans les mortes de la vallée de la Saône, dans les étangs de Bresse ou encore en forêt de Chauv (BAILLY et FERREZ, comm. pers.). Par ailleurs, notons que la distribution primaire de ce taxon peut être faussée par son utilisation en aquariophilie et par son rejet potentiel dans les milieux naturels.

● *Rumex hydrolapathum* Huds.

Très fréquente aux environs de l'Isle-sur-le-Doubs, cette espèce est ensuite commune de Clerval jusqu'à la limite bourguignonne de la vallée du Doubs. En revanche, elle est absente de la basse Loue.

● *Scrophularia umbrosa* Dumort.

Dans le territoire étudié, cette espèce n'a fait l'objet que d'une

observation, à Deluz sur les rives du Doubs (in TAXA[®]SBFC/CBFC, J.-F. VIEILLE, 2005).

● *Scrophularia auriculata* Loeffl. ex L.

Cette espèce, initialement inscrite sur la liste rouge de la flore menacée de Franche-Comté, a finalement été retirée du fait de sa situation favorable sur le plan national (FERREZ, 2005). Dans le territoire étudié, elle a très peu été contactée sur le Doubs (Chalèze, Longwy-sur-le-Doubs), alors qu'elle est très régulière en basse vallée de la Loue entre Montbarrey et La Loye. Elle se rencontre aussi bien dans des mégaphorbiaies mésotrophes sur limons que sur des grèves caillouteuses, ou encore dans des communautés du *Glycerio-Sparganium*.

● *Senecio inaequidens* DC.

Une quinzaine de pieds de Sénéçon du Cap ont été observés au Moulin Vermoret à Baume-les-Dames. Cette espèce est encore très rare dans la région où elle semble pourtant en phase d'expansion.

Cette espèce a été rencontrée dans son milieu typique : une zone rudéralisée. Dans d'autres régions, elle peut en revanche également coloniser des milieux naturels ou semi-naturels, tels que des lits de rivière en assec estival, des pelouses et des pâtures.

Cette espèce est connue pour la puissance de son caractère compétiteur, qui lui permet de concurrencer fortement les espèces occupant initialement les milieux colonisés.

● *Sium latifolium* L.

Cette Apiacée, plus fréquente dans la basse vallée de la Saône bourguignonne, remonte dans le territoire étudié jusqu'à Longwy-sur-le-Doubs. Elle n'a toutefois pas été retrouvée à l'Île du Girard à Gevry, qui constituait jusqu'à pré-

sent la station comtoise la plus septentrionale.

Elle colonise les ceintures de végétation des mortes, sur des berges submergées une partie de l'année. Ce peut être des groupements relevant de *Oenanthion aquaticae*, très souvent du *Phragmition communis* et parfois des sous-bois du *Salicion triandrae* inondés momentanément.

Les plus belles populations de cette espèce sont situées à Fretterans (71). Les localités jurassiennes, bien que non menacées, sont moins développées et se cantonnent aux mortes les moins artificialisées.

● *Solidago canadensis* L.

Le Solidage du Canada est rarissime dans le territoire étudié. Il n'a été rencontré que sur les berges du Doubs, dans quelques stations au niveau de l'Isle-sur-le-Doubs et Appenans, puis très ponctuellement à Ougney-Douvot, Laissey et Deluz.

Cette Astéracée occupe généralement des milieux ensoleillés et bien drainés, tels que des hauts de berge, des coupes forestières et de jeunes plantations de peupliers.

Cette espèce forme rapidement des peuplements monospécifiques envahissants, portant préjudice à la diversité floristique des milieux colonisés.

● *Solidago gigantea* Aiton

Bien que beaucoup plus fréquent que l'espèce précédente, le Solidage glabre demeure toutefois irrégulièrement réparti dans le territoire étudié. Sur la vallée du Doubs, il est fréquent entre Colombier-Châtelot et Clerval, sous forme de petites populations, et couvre plusieurs ares au niveau de Pretière. Il ne s'observe ensuite qu'au Moulin de Deluz, à travers une grosse population, puis de manière plus discrète à Vaire-le-Petit. Plus en aval, cette

espèce est présente et abondante sur toutes les berges entre Montferrand-le-Château et Roset-Fluans. Elle tend ensuite à se raréfier nettement, puisqu'elle n'a été observée que ponctuellement à Ranchot, La Barre, Orchamps, Lavans-lès-Dole, Rochefort-sur-Nenon, Dole, Petit-Noir et Annoire. En basse vallée de la Loue, le Solidage glabre est encore très peu implanté. Il a été rencontré à Montbarrey, Augerans et la Loye.

L'écologie de cette espèce diffère seulement de la précédente par une meilleure tolérance aux milieux plus frais. Elle se rencontre ainsi jusque dans des dépressions mésohygrophiles et dans des clairières de saulaie blanche. Son habitat de prédilection correspond également à des alluvions grossières couvertes d'une fine couche de limons ou de vases fraîches, comme cela est le cas sur certaines pentes du Doubs ou plus généralement sur tous les pourtours des anciennes sablières, où elle couvre alors intégralement des surfaces considérables.

Cette espèce porte atteinte aux communautés des bords des cours d'eau liées aux inondations, telles que la mégaphorbiaie eutrophe à Ortie et Liseron des haies, et aux friches nitratophiles à Saponaire, où elle tend à se substituer à ces végétations.

● *Sparganium minimum* Wallr.

L'unique station de cette espèce, déjà citée par DIDIER (1988), a été retrouvée. Elle se situe dans le Vieux-Doubs à Petit-Noir. Cette mention est particulièrement intéressante, puisque ce rubanier n'est connu en Franche-Comté que dans des lacs, étangs et exutoires de tourbières au-dessus de 800 mètres, pour les départements du Doubs et du Jura ; elle est présente à partir de 350 m d'altitude pour la Haute-Saône. Bien que le considérant comme très rare dans le Jura, MICHALET

(1864) mentionnait quand même sa présence en plaine, « *dans les marécages spongieux du bois de Champvans près Dole* ».

Cette espèce se développe dans cette station planitiaire au sein d'un *Myriophyllo-Nupharetum* vaseux, milieu atypique pour cette espèce caractéristique des eaux oligotrophes à mésotrophes des tourbières.

L'unique station dans le territoire étudié de cette espèce protégée en Franche-Comté est extrêmement précieuse. Elle s'inscrit au sein d'une vaste mosaïque de groupements aquatiques et amphibies d'une grande valeur.

● *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid.

Cette lentille, commune dans la vallée du Doubs, est curieusement beaucoup plus rare dans la basse Loue, en dépit de la capacité d'accueil de ce secteur. Elle prospère dans les bras morts et les mares aux eaux mésotrophes peu productives, mais tolère cependant des eaux plus minéralisées, soumises à des pollutions au phosphore notamment. Souvent accompagnée par la très commune *Lemna minor*, elle connaît aussi un fort développement dans les mares à *Lemna gibba*.

Enfin, notons que le développement de cette espèce varie avec le cycle saisonnier et que son caractère pionnier rend sa présence variable d'une année sur l'autre. Certaines mortes, couvertes de *Spirodela polyrhiza* en 2005, en étaient quasiment dépourvues en 2006.

● *Teucrium scordium* L. subsp. *scordium*

En Franche-Comté, cette Lamiacée est essentiellement connue en plaine, dans la basse vallée du Doubs et de manière plus disséminée dans la vallée de la Saône.

Cette étude a permis de constater une régression de sa distribution dans ce secteur, puisqu'elle n'a été rencontrée qu'entre Chaussin et Annoire (où ses effectifs et sa fréquence vont en croissant de l'amont vers l'aval) et n'a pas été revue dans d'anciennes localités situées plus en amont (Choisey, Gevry, Molay, Parcey, Champdivers et Peseux). En revanche, elle a été observée sous une forme aquatique originale dans le plan d'eau artificiel de la « Fin d'Aran » à Dole et a été découverte sur les rives des Doulonnes à Étrepigny. En basse vallée de la Loue, sa présence a pu être confirmée et précisée dans les complexes de mortes de la Loye (Étrapeux).

La Germandrée d'eau se développe sur des sols limoneux inondés, au sein d'anciens chenaux piétinés par le bétail ou dans des ceintures hélrophytiques de *Oenanthion aquatica* et du *Phragmition communis*.

Malgré des effectifs encore importants à la frontière bourguignonne de la vallée du Doubs, cette espèce a un statut très précaire dans le territoire étudié. Ses habitats traditionnels sont dégradés par l'intensification de l'agriculture, qui est certainement la cause du déclin constaté de cette espèce en amont de Chaussin.

● *Typha angustifolia* L.

La Massette à feuilles étroites est assez rare en Franche-Comté où elle n'était connue jusqu'à peu qu'en Bresse et dans le Territoire de Belfort. Dans le territoire étudié, elle a été observée à Petit-Noir. Elle y forme un peuplement développé sur une pente douce limono-vaseuse de morte submergée par 20 centimètres d'eau eutrophe (464 µs/cm).

Citée par GRENIER en 1843 à l'Isle-sur-le-Doubs, cette espèce semble encore présente sur ce secteur

de la moyenne vallée du Doubs, puisqu'elle a été observée en 2005 près de Clerval à Voillans (*in* TAXA[®]SBFC/CBFC, P. CHAILLET) et en 2007 près de l'Isle-sur-le-Doubs à Blussangeaux, Bretigney et Ecot (*in* TAXA[®]SBFC/CBFC, J. MICHAUX).

● *Ulmus laevis* Pall.

Cet arbre des vallées alluviales a beaucoup régressé, souffrant de la graphiose et de la réduction des zones humides. Dans le territoire étudié, il n'a été observé qu'une fois sur les bords du Doubs à Chalèze (25).

Habituellement caractéristique des forêts alluviales matures (*Ulmion minoris*), cette espèce a été rencontrée dans une saulaie arbustive à osiers sur une berge douce du lit mineur, composée de limons et d'un peu de cailloux.

La quasi absence de cette espèce dans le territoire étudié est préoccupante, mettant en avant la grande rareté des forêts alluviales à bois durs matures.

● *Vallisneria spiralis* L.

Selon les mêmes observations qu'ANDRÉ (2005), qui considérait que la grande rareté de cette espèce (PROST, 2000) dans les vallées de la Saône et du Doubs n'était plus d'actualité, les résultats de la présente étude confirment la vaste expansion de l'espèce.

Les prairies aquatiques sombres formées par cette espèce se rencontrent en effet de manière abondante dans la moyenne vallée du Doubs, à partir de Baumes-Dames, avec une fréquence maximale entre Thoraise et Dole. Elle se développe surtout dans le lit mineur, sur les berges ou au centre du cours d'eau, dans les sections de mouille et sous une lame d'eau d'1,2 mètres environ. Ces éléments, ajoutés au fait que l'espèce soit totalement absente

de la basse Loue (non navigable), concourent à faire valoir le rôle important du tourisme fluvial dans la dissémination végétative de la Vallisnérie.

Cette hydrophyte subtropicale cosmopolite, signalée en France depuis 1787 et beaucoup utilisée pour l'aquariophilie, n'est donc ni rare ni en régression dans la vallée du Doubs. Par ailleurs, le fait qu'elle semble profiter du réchauffement généralisé des eaux rend peu adapté le statut de patrimonialité qui lui est parfois attribué, voire sa protection légale (Lorraine, Provence-Alpes-Côte d'Azur).

● *Verbasicum phlomoides* L.

Ce taxon, considéré par PROST (2000) comme « *disséminé dans les graviers, les décombres, au bord des rivières de la plaine du Jura, de la Bresse, du Vignoble, du Revermont et du Bas-Bugey ; rare sur les plateaux inférieurs jusqu'à Fontenu et Champagnole et sur le plateau de Crémieu [...] ; très rare dans le Sundgau* », ne comptait qu'une donnée dans la base TAXA^{SBFC/CBFC}, à Fontenu (J.-F. PROST, 1983). Deux nouvelles localités ont été découvertes sur les rives caillouteuses du Doubs lors de cette étude, l'une à Blussangeaux et l'autre à Petit-Noir.

● *Zannichellia palustris* L.

Cette espèce est peu commune dans le territoire étudié. Elle a été observée dans la moyenne vallée du Doubs (Ougney-Douvot, Chalèze), dans la basse vallée du Doubs (Rocheft-sur-Nenon, Falletans, Molay, Petit-Noir, Annoire) et dans la basse Loue (Arc-et-Senans, Ounans, Souvans).

Elle est parfois considérée comme une espèce des pièces d'eau eutrophes au fond vaseux ; nos observations ne corroborent pas toujours cette appréciation. De beaux peuplements de Zannichellie ont en

effet été observés dans de petits bras secondaires de la Loue, très peu ensoleillés. L'eau y était froide (15,7 °C), issue d'une alimentation phréatique, limpide, faiblement courante et de profondeur réduite (< 0,1 mètre). Elle était également eutrophe (467 µs/cm) et enrichie en sels calcaires (20 °dH).

● *Wolffia arrhiza* (L.) Horkel ex Wimm.

Jusqu'à présent cantonnée au Val de Saône (ANDRÉ, 2004 ; PROST, 2000), cette petite lentille a été observée au cours de cette étude à Prétière, dans un ancien site d'extraction d'alluvions bordant le Doubs. Elle y forme une nappe dense en compagnie de *Spirodela polyrhiza* et de *Lemna minor*, surmontant un feutrage de *Lemna trisulca* et d'*Utricularia australis*. Depuis, cette hydrophyte a été contactée dans une commune voisine, à Blussangeaux (in TAXA^{SBFC/CBFC}, J. MICHAUX, 2007).

● *Xanthium strumarium* L.

Cette espèce des friches et des alluvions des rivières méditerranéennes est rarissime dans le territoire étudié. Anciennement connue à Petit-Noir, elle n'y pas été revue, mais a été observée sur une grève caillouteuse du Doubs à Crissey.

Bibliographie

ANDRÉ M., 2004. Contributions à la connaissance de la flore du massif jurassien et du département de la Haute-Saône ; année 2003. *Les Nouvelles Archives de la Flore jurassienne*, Besançon, 2, p. 127-130.

ANDRÉ M., 2005. Contributions à la connaissance de la flore de la Haute-Saône et plus particulièrement des hydrophytes. *Les Nouvelles Archives de la Flore jurassienne*, Besançon, 3, p. 127-141.

BAILLY G., FERREZ Y. GUYONNEAU J. et SCHAEFER O., 2007. *Étude et cartographie de la flore et de la végétation de neuf lacs du massif jurassien. Lac de Malpas (Doubs), lac de Saint-Point (Doubs), lacs de Bellefontaine et des Mortes (Jura et Doubs), Petit et Grand lacs de Clairvaux (Jura), lac du Fioget (Jura), lac du Vernois (Jura) et lac des Rousses (Jura)*. Conservatoire Botanique de Franche-Comté, 132 p. + annexes.

BAILLY G., VADAM J.-C. et VERGON J.-P., 2004. *Guide pratique d'identification des bryophytes aquatiques*. Ministère de l'écologie et du développement durable, Direction régionale de l'environnement de Franche-Comté, 158 p.

BENSETTITI F. (SOUS LA COORD. DE), 2001. *Cahiers d'habitats Natura 2000 : connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire, t. 1 : habitats forestiers*. La documentation française, Paris, 339 p.

BORNETTE B. et AMOROS C., 1993. *Le Vieux-Doubs (Réserve du Girard). Diagnostic sur ses potentialités évolutives et propositions de restauration*. Laboratoire d'écologie des eaux douces et des grands fleuves, Univ. Claude Bernard (Lyon I), Villeurbanne, 22 p.

CITTERIO A., ROLLET A.J. et PIÉGAY H., 2003. *Analyse géomorphologique pour évaluer la diversité physique, l'état de dégradation et le fonctionnement hydro-sédimentaire des bras morts du Doubs à l'aval de Dole*. CNRS UMR Environnement-ville-société, DIREN FC, 63 p.

DIDIER D., 1988. *Étude botanique. La basse vallée du Doubs de Dole à Petit-Noir*. Association de sauvegarde du Doubs, 56 p. + annexes.

DIREN F-C, 2004. *Natura 2000 : la basse vallée du Doubs*. Direction régionale de l'environnement de Franche-Comté, Besançon, 4 p.

DRUART P., 2004. *Notes de floristique jurassienne II. Les Nouvelles Archives de la Flore jurassienne*, Besançon, 2, p. 135-142.

FERREZ Y., 2005. Liste rouge de la flore vasculaire menacée ou rare de Franche-Comté ; proposition.

- Les Nouvelles Archives de la Flore jurassienne*, Besançon, 3, p. 217-229.
- FERREZ Y., 2006. *Définition d'une stratégie de lutte contre les espèces invasives en Franche-Comté ; proposition d'une liste hiérarchisée*. Conservatoire Botanique de Franche-Comté, 6 p.
- GRENIER C., 1843. *Catalogue des plantes phanérogames du Doubs*. 72 p.
- KLEIN J.-P. et CARBIENER R., 1989. Intérêt et application de la cartographie écologique à l'étude d'écosystèmes dulcaquicoles : l'exemple de deux rivières phréatiques du champ d'inondation de l'Ill. *Bull. Assoc. Phil. Alsace-Lorraine* 25, p. 33-61
- LHOTE P., 1985. *Les groupements végétaux de l'île du Girard*. *Les Cahiers de l'environnement, Etudes et recherches en écologie comtoise*, n° 1. Conseil régional de Franche-Comté. p. 2-33 + 1 carte.
- MAGNIN A. et HÉTIER F., 1894-1897. *Observations sur la flore du Jura et du Lyonnais*. Imprimerie Dodivers, Besançon, 282 p.
- MAMAROT J., 2002 (2^e édition). *Mauvaises herbes des cultures*. Association de coordination technique agricole, Paris, 540 p.
- MÉRIAUX J.-L., 1984. *Contribution à l'étude sociologique et écologique de la végétation aquatique et subaquatique du Nord ouest de la France*. Thèses univ. Metz. 4 volumes
- MICHALET E., 1864. *Histoire naturelle du Jura et des départements voisins ; t. II : Botanique*. Éd. Masson, Paris, 397 p.
- MULLER S. (sous la dir. de), 2004. *Plantes invasives en France*. Muséum National d'Histoire naturelle collection Patrimoine naturel, Paris, 168 p.
- PROST J.-F., 2000. *Catalogue des plantes vasculaires de la chaîne jurassienne*. Société Linnéenne de Lyon, 428 p.
- SCHAEFER O., 2005. *Cartographie des groupements végétaux aquatiques et des zones humides adjacentes des lacs jurassiens, lacs de Clairvaux et lac des Rousses (39)*. Conservatoire Botanique de Franche-Comté, 120 p.
- VERNEAUX J., 1973. *Cours d'eau de Franche-Comté, recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs, essai de biotypologie*. Université de Franche-Comté, Besançon, 257 p.
- VUILLEMENOT M. et HANS E., 2006. *La flore et les groupements végétaux liés aux cours d'eau et aux zones humides dans les vallées du Doubs et de quelques-uns de ses affluents*. Conservatoire Botanique de Franche-Comté, DIREN Franche-Comté, 245 p. + annexes.

☛ Remerciements

Que soient remerciés tous les membres de l'équipe du CBFC qui ont participé à ce programme, à savoir Julien Guyonneau, Emmanuelle Hans, Céline Houde, Gaëlle Nauche et Janick Sanson. Nous exprimons également notre gratitude à Gilles Bailly, Yorick Ferrez, Otto Schaefer et Jean-Marc Tison, pour les renseignements qu'ils nous ont fournis et leur aide précieuse pour la détermination de certains échantillons.

