

LES BRYOPHYTES DU CORRIDOR ALLUVIAL DE LA VALLÉE DU RHÔNE : FLORE, VÉGÉTATION ET FONCTIONNALITÉ

Vincent HUGONNOT¹ & Jaoua CELLE¹

SUMMARY.— *Bryophytes of the Rhône alluvial complexes : flora, vegetation and functionality.*— Bryophytes are still too rarely used in ecological diagnostic, in particular in alluvial systems. The surveys carried out on a section of the Rhône, going from Jonage to Montélimar, allowed to draw up a first synthesis of the bryoflora and to describe the bryophyte vegetation of the Rhône alluvial complexes. The river dynamics (erosion, sedimentation, flooding) has fundamental consequences from floristic and vegetation points of view. The ecological constraints (hydric, nutrients), expressed from the main channel up to the flood plain, are responsible for a high floristic and vegetation richness. The anthropization, although a factor of enrichment, represents a major degradation of the typical bryoflora of the connected alluvial system. In highly artificialized systems, the disconnection allows the preservation of refugium habitats. The preservation of the bryophytic heritage rests on a subtle balance between re-energization of the river and management of the human pressure.

RÉSUMÉ.— Les bryophytes sont encore trop peu utilisées dans les diagnostics écologiques, notamment dans les systèmes alluviaux. Les inventaires effectués sur un tronçon du Rhône, allant de Jonage à Montélimar, ont permis de dresser une première synthèse de la bryoflore et de décrire la végétation bryophytique des complexes alluviaux rhodaniens. La dynamique fluviale (érosion, sédimentation, inondation, etc.) a des conséquences fondamentales sur la composition floristique et sur la végétation bryophytique. Les contraintes écologiques (hydriques, trophiques, etc.), exprimées depuis le chenal principal jusqu'à la plaine d'inondation, se traduisent par une grande richesse en bryophytes et en végétations bryophytiques. L'anthropisation, bien qu'elle soit plutôt facteur d'enrichissement bryofloristique, entraîne une dégradation majeure de la bryoflore typique du système alluvial connecté. Dans les systèmes hautement artificialisés, la déconnection permet le maintien d'habitats-refuges pour des espèces et des communautés spécialisées. La conservation du patrimoine bryophytique repose sur un équilibre subtil entre redynamisation du fleuve et gestion de la pression humaine.

Les bryophytes sont encore insuffisamment prises en compte lors des diagnostics écologiques, notamment dans les systèmes alluviaux. Alors que les inventaires floristiques des forêts alluviales et des milieux associés du Rhin sont assez nombreux (Philippi, 1974 ; De Zuttere *et al.*, 1995 ; Klein *et al.*, 1997a, b ; Klein & Vanderpoorten, 1998 ; Vanderpoorten *et al.*, 1995a, b, 1996), le couloir rhodanien souffre d'une très large méconnaissance de la bryoflore. Les données collectées ces dernières années par les auteurs dans la vallée du Rhône dressent un bilan statique d'une situation en cours de stabilisation à cause à l'amenuisement de la connexion fleuve-forêt. Une approche comparative diachronique est donc totalement exclue. Les principales données concernant la flore et la végétation bryophytiques des forêts alluviales (concernant surtout le Rhin) ont été collectées à la toute fin du XX^e siècle, après la période d'endigement et à une époque où la qualité de l'eau, quoiqu'en phase d'amélioration, était sans doute loin de la qualité qu'elle atteignait avant le développement massif des industries. Dans la vallée du Rhin, la régression des espèces typiques des systèmes dynamiques (*Hyophyla involuta*, *Fissidens grandifrons*, *F. rufulus*) et, parallèlement, la progression des strictes hydrophytes (*Fissidens fontanus*) et des espèces polluo-tolérantes sont bien établies (Vanderpoorten

¹ Pôle bryophytes, Conservatoire botanique national du Massif central, le Bourg, F-43230 Chavaniac-Lafayette.
E-mail : vincent.hugonnot@cbnmc.fr

& Klein, 2000). La profonde altération généralisée de l'hydrosystème rend impossible l'obtention d'un état de référence en l'absence de publications bryologiques, anciennes ou récentes. Il est aujourd'hui très difficile de distinguer la flore et la végétation bryophytiques directement héritées du système régulièrement inondé, avec des variations de nappes de grande amplitude de l'ensemble des cortèges exogènes arrivés suite aux modifications anthropiques.

L'étude de la végétation bryophytique des habitats alluviaux est également fort peu avancée dans le couloir rhodanien alors qu'elle a, au contraire, déjà fait l'objet de travaux nombreux pour le Rhin (Philippi, 1972, 1974, 1984 ; Vanderpoorten *et al.*, 1995a, b) et en Suisse (Werfeli, 2004). La principale association bryophytique strictement inféodée aux troncs subissant une alternance régulière d'immersions et d'émersions est le *Syntrichio latifoliae-Leskeetum polycarpae* v. Hübschm. 1952, aujourd'hui bien connu en France (Lecoite, 1976 ; Gillet, 1981 ; Bailly, 2008). Néanmoins, les gradients écologiques (hydriques, trophiques, etc.), exprimés depuis le chenal principal jusqu'à la plaine d'inondation, induisent une variation spatiale graduelle et complexe des végétations bryophytiques, qui sont souvent difficiles à caractériser. Bon nombre d'entre elles reflètent avec une grande fidélité l'importance relative des immersions/émersions et donnent des indications précises sur le plan trophique et les caractéristiques structurelles de la phytocénose d'accueil. Elles présentent donc un grand pouvoir diagnostique. De la même façon, le mode d'alimentation en eau (issu de la nappe ou circulant dans le fleuve) influence et conditionne de manière radicale la végétation bryophytique, depuis le pôle oligotrophe jusqu'à l'aile eutrophe, en passant par tous les intermédiaires.

Plusieurs espèces patrimoniales sont fortement liées aux hydrosystèmes alluviaux (*Ephemerum cohaerens* : Hugonnot *et al.* (2005) ; *Myrinia pulvinata* (inédit) ; *Dichelyma capillaceum* : Hugonnot (2010a) ; etc.). La concentration de certaines espèces de bryophytes sur les rives des cours d'eau trouve son origine dans l'histoire des habitats (habitats primaires et secondaires). Les températures très largement favorables, la richesse en éléments biogènes, les gradients écologiques exacerbés des rives aux secteurs éloignés et la richesse en micro-habitats sont également des facteurs de biodiversité. Ces caractéristiques sont largement dépendantes de la dynamique fluviale ainsi que de la complexité des structures boisées, qui sont souvent identifiées comme les principaux facteurs de richesse floristique dans les forêts alluviales (Vanderpoorten *et al.*, 1996 ; Klein *et al.*, 1997a).

Dans ce contexte, l'inventaire des bryophytes et des végétations bryophytiques du couloir rhodanien a été entrepris dans le but de mieux cerner ce pan négligé de la biodiversité et de contribuer à la connaissance de cet écosystème profondément original. Nous tentons de montrer dans les lignes qui suivent que la dynamique fluviale a des conséquences fondamentales sur les plans floristique, bryosociologique et fonctionnel. Sur ces bases, des mesures de gestion adaptées aux bryophytes et destinées à favoriser la conservation de cette diversité seront proposées.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

RECUEIL DES DONNÉES

Plus de 1000 relevés de la flore et des végétations bryophytiques ont été réalisés le long du couloir rhodanien, dans les systèmes alluviaux plus ou moins fonctionnels et plus ou moins bien conservés, depuis 2008 jusqu'à aujourd'hui. Les principaux habitats prospectés sont tous les types de forêts alluviales, les différents faciès de berges, les végétations aquatiques, les pelouses et prairies et les annexes hydrauliques. Les coordonnées géographiques des lieux inventoriés sont déterminées sur le terrain à l'aide d'un GPS Garmin eTrex Vista dont la précision est de l'ordre de 10 m. Les relevés floristiques sont effectués sur une surface correspondant à la précision du GPS (cercle d'environ 10 m de rayon) sauf lorsqu'un seul habitat est ciblé (chablis par exemple ou tronc vivant). L'ensemble des espèces est relevé ainsi que les données stationnelles classiques (habitat, végétation trachéophytique, micro-habitats, pentes, hygrométrie, exposition, etc.). Les relevés bryosociologiques, également géoréférencés, sont réalisés suivant la méthode suivie dans Hugonnot (2010a) sur des surfaces allant de 1 dm² à environ 1 m².

NOMENCLATURE

La nomenclature employée correspond essentiellement à celle de Hill *et al.* (2006) pour les mousses et celle de Ros *et al.* (2007) pour les hépatiques. Néanmoins, en ce qui concerne le genre *Racomitrium*, nous suivons Ochrya *et al.* (2003) et nous conservons l'autonomie du genre *Pottia*. En ce qui concerne les végétations trachéophytiques nous suivons le prodrome de Bardat *et al.* (2004). Pour les végétations bryophytiques, nous employons la synnomenclature de Marstaller (2006).

RECONSTITUTION DES VÉGÉTATIONS BRYOPHYTIQUES ORIGINELLES

L'absence d'état de référence des ripisylves dans la vallée du Rhône a déjà été soulignée précédemment (Dufour, 2007). En l'absence de publications scientifiques concernant les bryophytes du système alluvial non altéré de la vallée du Rhône, la reconstitution théorique d'un état de référence des végétations bryophytiques se base sur une approche synchronique. En effet, depuis le chenal principal jusqu'aux marges de la plaine d'inondation, une succession progressive de communautés bryophytiques s'échelonne selon un gradient d'alluvialité décroissant. Ce gradient spatial structurant les communautés bryophytiques peut être assimilé à un gradient temporel correspondant à l'altération de la fonctionnalité alluviale. Notre approche permet donc d'esquisser les grands traits de la végétation alluviale originelle théorique. Dans ce contexte seront considérés comme patrimoniaux les végétations et les taxons qui, outre leur rareté intrinsèque, dépendent fortement de la fonctionnalité de l'hydrosystème.

ZONE D'ÉTUDE

Les relevés ont été effectués sur un tronçon du Rhône, allant de Jonage à Montélimar (Fig. 1). Le tronçon étudié mesure environ 200 km ce qui représente la moitié de la longueur du Rhône en France. Les sites prospectés se répartissent de manière assez hétérogène le long du cours du fleuve. En effet, certains sites considérés comme « sites modèles » ont fait l'objet de relevés plus nombreux étant donné leur intérêt dans la reconstitution des végétations d'origine. Il s'agit essentiellement de la Réserve naturelle de l'île de la Platière et des îles et lônes du Rhône au sud de Lyon qui constituent des témoins de naturalité remarquable dans le contexte de la vallée du Rhône. Les secteurs très artificialisés n'ont en revanche été visités que plus ponctuellement dans la mesure où les bryophytes se sont révélées souvent inexistantes dans ce type d'habitats.

HYDROLOGIE ACTUELLE DU RHÔNE

Depuis le XIX^e siècle, et suite aux grandes crues de 1840 et 1856, le Rhône a subi divers aménagements et travaux de protection (digues, quais, etc.). La correction du lit mineur et la régulation du courant (aménagement dits « Girardon » du nom de l'ingénieur à l'origine de ce programme) ont supprimé toutes les inondations de faible envergure (Vivian, 1989). Si le débit moyen du Rhône est de l'ordre de 1800 m³/s à l'embouchure, il présente un régime hydrologique complexe, par ses variations saisonnières liées à ces principaux affluents (l'Arve, l'Ain, la Saône, la Drôme, l'Ardèche et la Durance) qui proviennent de régions climatiques très différentes. Ainsi, le fleuve subit des apports alpins (en fin de printemps et début d'été), des apports océaniques de la Saône (hiver) et des apports cévenols et méditerranéens (automne). Du point de vue du transit sédimentaire, les divers aménagements du fleuve ont fortement limité le transport des sédiments par charriage (alluvions grossières de type graviers et galets) qui façonnait le cours du fleuve auparavant (Antonelli, 2002). Aujourd'hui, les apports de sédiments grossiers en provenance des différents affluents sont extrêmement faibles. De plus, une fois dans le Rhône leur transport est quasiment nul. Le transport en suspension des sédiments fins (sables et limons) joue un rôle secondaire sur les marges alluviales. Ces dépôts de limons ont lieu lors des crues et sont repris par le fleuve par érosion dans un fonctionnement naturel de l'hydrosystème. Aujourd'hui, la faible mobilité du Rhône restreint les processus d'érosion et engendre un exhaussement continu de ces marges par dépôts successifs. Des études thermiques globales sur le Rhône montrent que des changements ont également été observés sur la température moyenne annuelle des eaux du fleuve et de ses affluents avec une hausse de 1 à 2 °C au cours de ces trente dernières années (Lauters & Desaint, 2008).

AMÉNAGEMENTS ET ACTIVITÉS HUMAINES

Les pressions sur le Rhône sont multiples et s'exercent pour certaines depuis des siècles (Poinsard, 1992 ; Dufour, 2007). Depuis la chenalisation du Rhône, entamée au XIX^e siècle (endiguements Girardon), nombre d'activités se sont développées autour de cet axe alluvial. La navigation s'est développée en parallèle des différents aménagements, permettant aujourd'hui le transport des matières premières et produits pour toutes les industries de la pétrochimie rhodanienne. Ainsi, aux environs de Sablons, le court-circuitage du lit naturel du Rhône ne permet qu'à 1 ou 2 % du débit moyen de parvenir au vieux Rhône. En revanche, en période de crue, les débits non admissibles à l'usine-écluse sont délestés dans le vieux Rhône et engendrent d'importantes et brutales variations de niveau. Les extractions de granulats dans un but de valorisation économique ont également porté atteinte à la charge en matériaux grossiers du lit du fleuve, mais également sur les marges par la création de plans d'eau artificiels. L'alimentation en eau des nombreuses gravières dépend essentiellement de la nappe alluviale et sont donc qualifiées de systèmes déconnectés, contrairement aux habitats riverains soumis aux crues du Rhône. Il existe dans les plaines alluviales des habitats déconnectés des inondations de manière très naturelle, par leur situation écologique (terrasses hautes, déconnection naturelle par bouchons de sédiments ou d'arbres morts, etc.), habitats qui se reconnectent au hasard des grandes inondations. 19 barrages ont été construits progressivement au cours de ces dernières décennies sur le fleuve pour la production d'hydroélectricité. On recense également 7 centrales nucléaires le long du fleuve. Enfin, l'urbanisation, l'intensification de l'agriculture et le développement de la pisciculture ont des impacts forts sur l'ensemble des berges et de la qualité des eaux du fleuve.

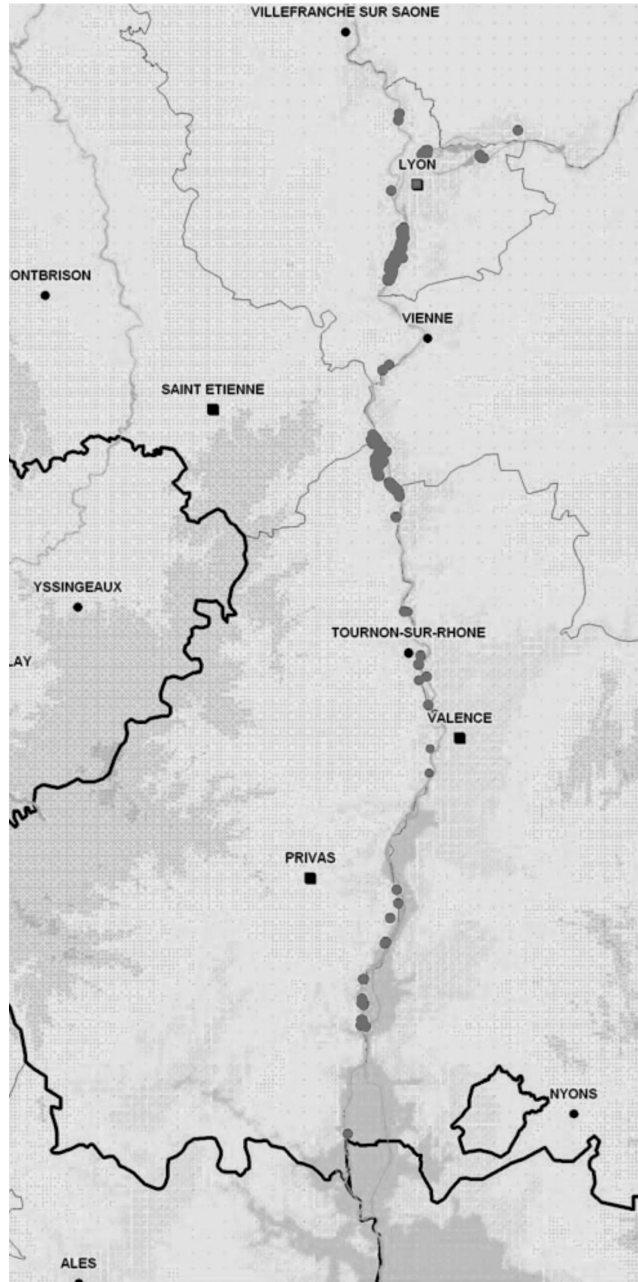


Figure 1.— Localisation des sites prospectés le long du Rhône.

VÉGÉTATIONS TRACHÉOPHYTIQUES

Les herbiers aquatiques relèvent du *Ranunculion aquatilis* Passarge 1964, du *Potamion pectinati* (Koch 1926) Libbert 1931 et du *Lemnion minoris* O. Bolòs & Masclans 1955 et ne représentent que des surfaces marginales. Les cariçaies (*Magnocaricion elatae* Koch 1926), les roselières (*Phragmition communis* Koch 1926) et les typhaies (*Phragmition communis* Koch 1926) s'observent ponctuellement le long du chenal principal ou dans les annexes

hydrauliques. Les grèves humides et certaines vasières portent une végétation temporaire du *Nanocyperion flavescens* Koch ex Libbert 1932 et du *Bidention tripartita* Nordhagen 1940. Les rares pelouses correspondent aux Brotteaux des Lyonnais et sont des zones inondables, alternativement asséchées et submergées par le fleuve où les animaux brouaient autrefois. Elles relèvent essentiellement du *Mesobromion erecti* (Br.-Bl. & Moor 1938) Oberdorfer 1957. Les pelouses les plus sèches se rattachent au *Xerobromion erecti* (Br.-Bl. & Moor 1938) Moravec in Holub, Hejny, Moravec & Neuhäusl 1967. Les pelouses mésohygrophiles se rattachent au *Colchico autumnalis-Arrhenatherenion elatioris* de Foucault 1989. Les bancs de graviers en bord du fleuve sont dominés par des prairies humides à rattacher à l'*Agropyro-Rumicion crispis* Nordhagen 1940 (alliance non retenue dans Bardat *et al.*, 2004). Sur les digues, dans les lônes asséchées et en bordure des casiers Girardon, les mégaphorbaies s'intègrent dans le *Convolvulion sepium* Tüxen in Oberdorfer 1957.

Les habitats forestiers alluviaux sont les formations naturelles les plus développées :

– Les formations pionnières des alluvions fines, dites « à bois tendre » du *Salicion albae* Soó 1930 sont dominées par *Salix alba* associé à *Populus nigra* et *P. alba*.

– Les formations pionnières à *Populus nigra*, installées sur sols à texture grossière, plus filtrant, sans les espèces hygrophiles, relèvent du *Rubio caesii-Populion nigrae* Passarge 1985.

– Les forêts naturelles post-pionnières méso-hygrophiles sur alluvions fines dominées par *Populus alba* relèvent du *Populion albae* Br.-Bl. ex Tchou 1948 et forment un groupement de transition à affinités méditerranéennes dans la succession végétale. Elles sont parfois dominées par *Acer negundo*, qui y forme faciès.

– Les formations « à bois dur » sont ici surtout rattachées au *Fraxino angustifoliae-Ulmenion minoris* Rivas-Martínez 1975. Ce sont des ormaies-frênaies dominées par *Fraxinus excelsior*. D'une manière générale les forêts alluviales à bois dur (*Quercus*, *Fraxinus*, *Acer*, etc.) ont été bien plus altérées le long du Rhône dans le secteur d'étude qu'elles ne le sont le long du Rhin supérieur. Il manque notamment les forêts alluviales à bois dur anciennes et spontanées.

– Certaines forêts de chêne présentes dans la plaine alluviale sont considérées comme de type zonal parce que soustraites aux inondations.

Des habitats agricoles et artificiels occupent une surface très importante de la zone notamment dans le lit majeur. Il s'agit surtout de cultures de maïs, mais aussi d'asperges, etc., de vergers, de routes, etc.

RÉSULTATS

FLORE BRYOPHYTIQUE

Un total de 190 taxons a pu être observé dans les systèmes alluviaux de la vallée du Rhône (Annexe). Les inventaires floristiques réalisés dans deux sites modèles de la basse vallée du Rhône (Réserve naturelle de l'île de la Platière et dans les Îles et lônes du Rhône au sud de Lyon) permettent de préciser la richesse de sites « modèles ». 158 taxons ont ainsi été observés à la Platière et 114 dans les Îles et lônes du Rhône. Le site de la Platière apparaît donc clairement comme un hot-spot au niveau de la vallée du Rhône. D'une manière générale, on relèvera la grande pauvreté des deux sites en hépatiques (environ 5 % du total à la Platière et 7 % dans les Îles et lônes du Rhône).

Les 4 familles les plus riches en taxons de la vallée du Rhône sont les *Pottiaceae*, les *Orthotrichaceae*, les *Brachytheciaceae* et les *Bryaceae*. La plupart des espèces (environ 80 %) sont rares au sein même des sites inventoriés. 40 espèces n'ont été observées que dans une seule et unique localité. 68 % des taxons ont été observés moins de 10 fois. À l'inverse, seuls 9 taxons (*Leskea polycarpa*, *Orthotrichum diaphanum*, *Brachythecium rutabulum*, *Cinclidotus fontinaloides*, *Dialytrichia fragilifolia*, *Oxyrrhynchium hians*, *Orthotrichum affine*, *Hypnum cupressiforme* var. *cupressiforme* et *Amblystegium serpens*) ont été observés plus d'une centaine de fois (Fig. 2).

Les habitats les plus riches des deux sites « modèles » sont les habitats agricoles (cultures, zones anthropisées, etc.) qui recèlent près de la moitié des espèces (48 %). Les habitats forestiers sont également des habitats hébergeant une bryoflore diversifiée ; ils sont d'ailleurs susceptibles d'héberger la presque totalité des espèces des deux sites. Les autres communautés végétales (mare, vasière, cariçaies, roselières, typhaies, bancs de graviers, mégaphorbaies, etc.) apparaissent nettement moins riches en espèces. La flore bryophytique de sites alluviaux inventoriés est très majoritairement liée au sol (Fig. 3). Les écorces des arbres vivants et les rochers de tous types (souvent liés à l'activité humaine) sont également les réceptacles d'une flore bryophytique diversifiée. Le bois pourrissant ne représente en revanche qu'un support annexe. La totalité des espèces observées affectionne en outre des supports riches en nutriments, pouvant généralement être qualifiés d'eutrophes.

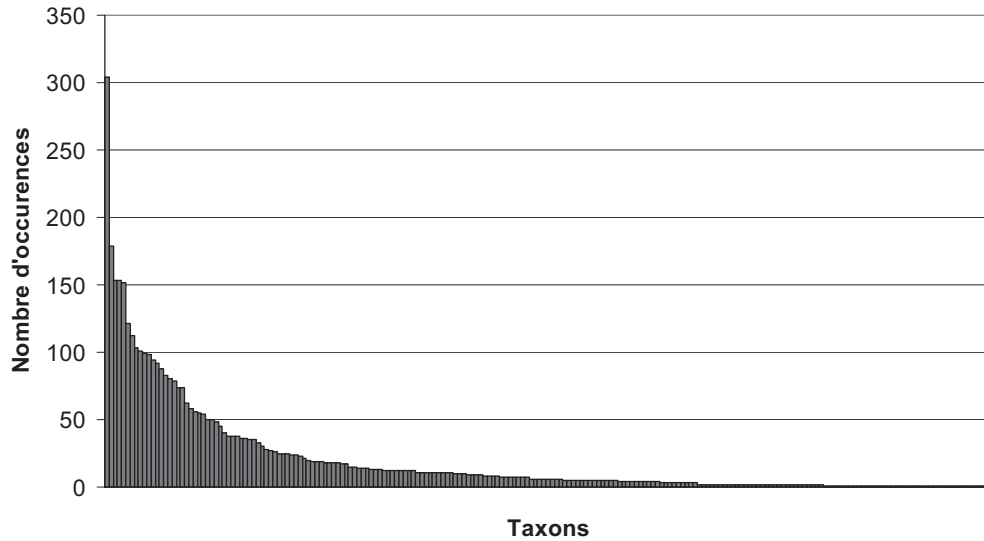


Figure 2.— Distribution des occurrences des taxons de bryophytes observés dans la vallée du Rhône.

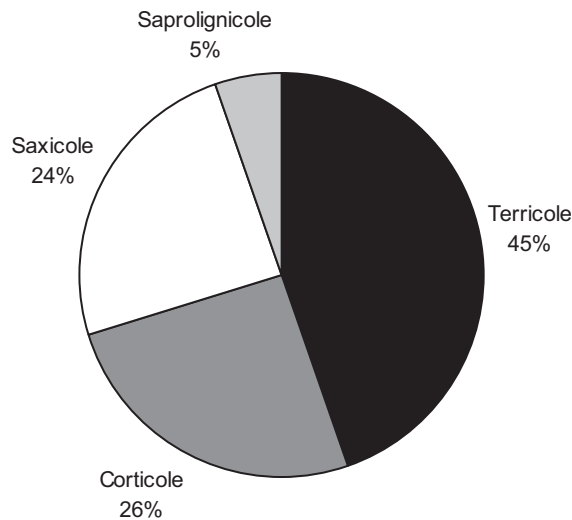


Figure 3.— Affinités écologiques de l'ensemble des bryophytes observées dans la vallée du Rhône.

En ce qui concerne la distribution des espèces au sein du corridor alluvial, plusieurs faits marquants sont à dégager. Certains taxons semblent assez ubiquistes (*Hypnum cupressiforme* var. *cupressiforme*, *Leskea polycarpa*) et constituent le fond de la flore alluviale. La bryoflore liée aux habitats agricoles et artificiels notamment est disséminée de manière assez homogène dans l'ensemble des sites inventoriés (*Grimmia pulvinata*, *Bryum dichotomum*, etc.). *Cinclidotus fontinaloides* (Fig. 4) présente une large distribution tout le long du chenal principal. Certaines espèces n'apparaissent qu'en de rares sites de la vallée du Rhône (*Aphanorrhagma patens*, *Cinclidotus danubicus*, *Fissidens monguillonii*, *Fontinalis antipyretica*, *Homalothecium aureum*). Les espèces liées aux forêts alluviales à bois blanc (*Syntrichia latifolia*, Fig. 5) sont presque strictement cantonnées à un linéaire le long du chenal principal du Rhône et ne s'en éloignent qu'à la faveur de dépressions et de lônes.



Figure 4.— Répartition de *Cinclidotus fontinaloides* (Hedw.) P.Beauv. dans le couloir rhodanien.

VÉGÉTATIONS BRYOPHYTIQUES

Seules les communautés bryophytiques les plus remarquables, dépendantes d'un fonctionnement alluvial et présentant un intérêt dans le diagnostic écologique, sont présentées succinctement ci-dessous (Fig. 6).

– *L'association amphibie fixée sur les rochers dans des secteurs très agités* (*Cinclidotetum danubici* Empain 1973) est très fréquemment liée à des constructions humaines (buses, enrochements dans le lit mineur, seuil, etc.). La rhéophilie est strictement conditionnée par les flux maîtrisés (lâchers de barrage, augmentation des débits sur les seuils artificiels, etc.). Cette végétation est totalement indépendante de la végétation trachéophytique. Elle est dominée par l'espèce caractéristique, *Cinclidotus danubicus* (Tab. I). Des passages vers le *Cinclidotetum fontinaloidis* peuvent être observés dans les faciès moins rhéophiles. Cette communauté est très stable dans le temps si les conditions hydrologiques sont maintenues.

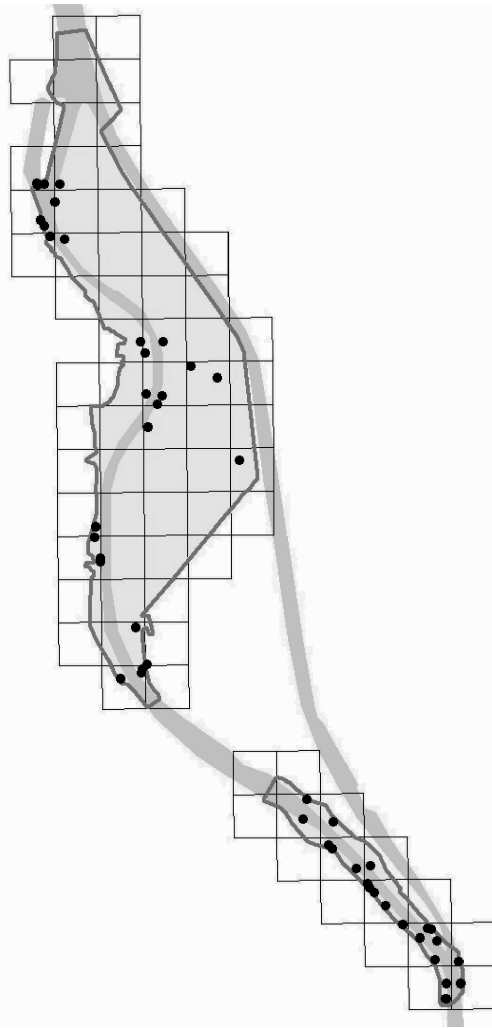


Figure 5.— Répartition de *Syntrichia latifolia* (Bruch ex Hartm.) Huebener dans la Réserve naturelle de l'Île de la Platière (maillage de 500 m x 500 m).

— *L'association corticole alluviale à *Syntrichia latifolia* et *Leskea polycarpa* (*Syntrichio latifoliae-Leskeetum polycarpae* v. Hübschm. 1952) signalée notamment par *Syntrichia latifolia*, *Leskea polycarpa*, *Dialytrichia mucronata*, *D. fragilifolia*, *Cinclidotus fontinaloides* (Tab. I) se développe principalement sur les troncs soumis à immersion périodique dans les boisements alluviaux fonctionnels (*Salicion albae*). Toutefois, la variabilité de cette association illustre la dérive d'un statut exclusivement alluvial vers un statut plus mésophile, typique des situations moins fréquemment et moins fortement inondées, qui se traduisent notamment par l'apparition d'espèces telles qu'*Orthotrichum diaphanum*, *Syntrichia laevipila*, *Hypnum cupressiforme*, etc. La communauté à *Dialytrichia mucronata* ou *D. fragilifolia* (ne figurant pas dans le Tab. I) semble correspondre à une sous-association des troncs subissant une immersion relativement fréquente. *Syntrichia latifolia* est la meilleure caractéristique du *Syntrichio latifoliae-Leskeetum polycarpae*. Cette espèce n'est cependant pas constante et fréquemment peu abondante, ce qui traduit vraisemblablement, par comparaison avec des relevés plus typiques, une diminution de la dynamique alluviale.*

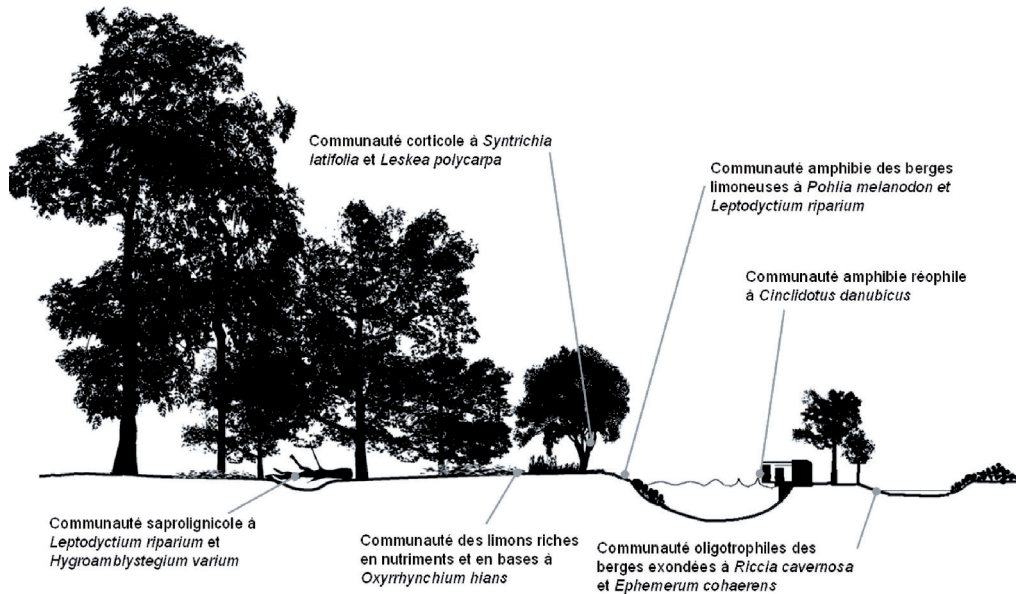


Figure 6.— Communautés bryophytiques alluviales replacées sur un transect théorique perpendiculaire à la direction de l'écoulement de l'eau dans la vallée du Rhône.

– La communauté des bois blancs (saules) pourrissants dans des conditions eutrophiques s'est révélée très originale et nouvelle. Il s'agit d'une association inféodée aux habitats forestiers alluviaux à *Salix alba* et *Populus nigra* surtout, et typiquement aux secteurs les plus fonctionnels relevant du *Salicion albae* Soó 1930. Cette association est relativement riche en robustes pleurocarpes, telles que *Leptodictyum riparium*, *Brachythecium rutabulum*, *Hygroamblystegium varium*, etc. La connaissance de cette association reste encore fragmentaire à l'heure actuelle et sa variabilité est donc à étudier. Cette communauté peut provisoirement être intégrée au sein du *Bryo capillaris-Brachythecion rutabuli* Lec. 1975. La perte du statut alluvial conduit à l'apparition de groupements moins spécialisés et à la disparition du cortège caractéristique.

– La communauté amphibie des berges limoneuses à *Pohlia melanodon* et *Leptodictyum riparium* (*Physcomitrellion patentis* v. Hübschm. 1957) reste assez mal caractérisée dans la vallée du Rhône et apparemment très fragmentaire. Elle a été observée ponctuellement sur les berges légèrement exondées de canaux soumises à un clapotis régulier dû au passage des embarcations. Les espèces s'y rattachant sont : *Pohlia melanodon*, *Leptodictyum riparium* (Tab. I), mais également *Physcomitrium pyriforme* et *Pohlia wahlenbergii*.

– L'association terricole des substrats limoneux riches en nutriments et en bases dans des conditions d'humidité assez importantes (*Eurhynchietum swartzii* Waldh. 1944) est typiquement liée à l'aile la plus hygrophile des végétations relevant du *Fraxino angustifoliae-Ulmenion minoris* Rivas-Martínez 1975. Cette association est signalée par la présence d'*Oxyrrhynchium hians*, l'absence d'*Eurhynchium striatum*, la présence de *Fissidens taxifolius* et de *Leptodictyum riparium* (Tab. I). Elle est assez variable dans le détail en fonction notamment des trouées du couvert pleurocarpique qui permettent la pénétration d'espèces acrocarpes nombreuses et variées. Cette communauté apparaît stable dans le temps si les conditions hydrologiques se maintiennent mais peut facilement glisser vers des communautés plus mésophiles à *Eurhynchium striatum* en cas d'abaissement de la nappe ou de faiblesse des inondations.

– D'autres communautés relevant du *Physcomitrellion patentis* v. Hübschm. 1957 sont également connues mais rares dans la vallée du Rhône. Il s'agit de végétations strictement inféodées aux berges exondées de pièces d'eau alimentées par la nappe alluviale (donc plus oligotrophe

TABLEAU I

Tableau synthétique des communautés alluviales de la vallée du Rhône

	<i>Cinclidotetum danubici</i> Empain 1973 <i>Syntrichia latifoliae-Leskeetum polycarpae</i> v. Hübschm. 1952 <i>Physcomitrelion patentis</i> v. Hübschm. 1957 Cté. à <i>Hygroamblystegium varium</i> et <i>Leptodictyum riparium</i> <i>Eurhynchietum swartzii</i> Waldh. 1944				
Nombre de relevés effectués	38	153	10	35	20
<i>Cinclidotus danubicus</i> Schiffn. & Baumgartner	V				
<i>Cinclidotus fontinaloides</i> (Hedw.) P.Beauv.	I	II			
<i>Cinclidotus riparius</i> (Host ex Brid.) Arn.	I				
<i>Leskea polycarpa</i> Hedw.		V		III	
<i>Syntrichia latifolia</i> (Bruch ex Hartm.) Huebener		III			
<i>Dialytrichia fragilifolia</i> (Bizot & J.Roux) F.Lara		II			
<i>Orthotrichum diaphanum</i> Schrad. ex Brid.		II			
<i>Aphanorrhagma patens</i> (Hedw.) Lindb.			V		
<i>Pohlia melanodon</i> (Brid.) A.J.Shaw			V		I
<i>Leptodictyum riparium</i> (Hedw.) Warnst.	I		V	IV	II
<i>Brachythecium rutabulum</i> (Hedw.) Schimp.		II		V	III
<i>Hygroamblystegium varium</i> (Hedw.) Mönk.				III	I
<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw. var. <i>cupressiforme</i>		I		III	
<i>Lophocolea heterophylla</i> (Schrad.) Dumort.				II	
<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) Schimp.				II	
<i>Oxyrrhynchium hians</i> (Hedw.) Loeske				I	IV
<i>Fissidens taxifolius</i> Hedw.subsp. <i>taxifolius</i>					III
<i>Barbula unguiculata</i> Hedw.					I
<i>Bryum capillare</i> Hedw.		I			
<i>Dialytrichia mucronata</i> (Brid.) Broth.		I			
<i>Didymodon luridus</i> Hornsch.	I				
<i>Grimmia pulvinata</i> (Hedw.) Sm.	I				
<i>Hygroamblystegium fluviatile</i> (Hedw.) Loeske	I				
<i>Orthotrichum affine</i> Brid.		I			
<i>Syntrichia laevipila</i> Brid.		I			
<i>Tortula muralis</i> Hedw.	I				
Nombre de taxons de fréq.< I	2	35	5	7	33

et de pH plus bas que les eaux du fleuve), sur un substrat limono-argileux. Ces végétations forment la strate bryophytique éphémère de communautés relevant du *Bidention tripartitae* Nordhagen 1940 et du *Nanocyperion flavescens* Koch ex Libbert 1932. Ces ensembles restent néanmoins mal caractérisés. *Pseudophemerum nitidum*, *Riccia cavernosa*, *Ephemerum cohaerens* et *Aphanorrhagma patens* sont les espèces physionomiquement les plus marquantes. Cette communauté représente un stade transitoire dans le peuplement végétal des berges d'étang exondées. Ce voile éphémère tend à disparaître rapidement au profit des communautés vasculaires tardi-estivales mais réapparaît chaque année favorable tant que des berges nues s'exondent.

Les habitats trachéophytiques les plus riches en bryophytes (Fig. 7) sont les habitats agricoles et artificiels (murs, pistes, poteaux, décombres, etc.), totalisant 90 taxons. L'ensemble des habitats forestiers accueille un total de 77 bryophytes (*Fraxino-Ulmenion* : 56 taxons potentiels ; *Populion albae* : 46 ; *Salicion albae* : 26 ; *Rubo-Populion* : 25). Les pelouses basiphiles de différents types sont également des habitats riches (*Mesobromion* : 36 ; *Xerobromion* : 28). L'ensemble des autres habitats, bien que représentant une grande diversité de situations mésologiques, ne compte qu'un nombre de taxons largement plus réduit.

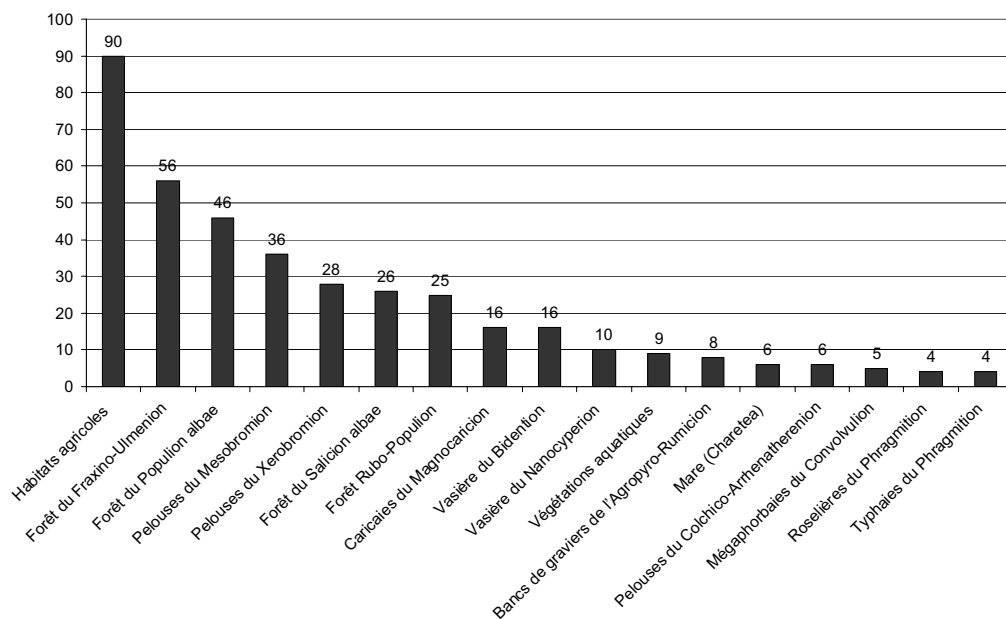


Figure 7.— Richesse en taxons de bryophytes des différentes communautés trachéophytiques de la vallée du Rhône.

DISCUSSION

La dynamique fluviale (érosion, sédimentation, inondation, etc.) a des conséquences fondamentales sur la *composition floristique* et sur la *végétation bryophytique*.

APPROCHE FLORISTIQUE

Avec près de 200 taxons de bryophytes, on peut affirmer que les complexes alluviaux sont riches en bryophytes. À titre de comparaison Werffeli (2004) a observé 133 espèces de bryophytes dans les vallées alluviales de la Sarine et de l'Aar (Suisse), parmi lesquelles près de 80 sont communes à nos inventaires, tandis que Philippi (1972) a observé également 133 espèces dans les systèmes alluviaux du Rhin entre Bâle et Mannheim. Dans notre inventaire, les

4 familles les plus richement représentées sont les *Pottiaceae*, les *Orthotrichaceae*, les *Brachytheciaceae* et les *Fissidentaceae*. Il s'agit des mêmes familles que dans des sites de Provence et du sud de l'Ardèche (Hébrard *et al.*, 1982 ; Hugonnot, 2010b), ce qui confirme une certaine similitude floristique, dont le principal facteur explicatif est la contrainte de la disponibilité en eau. Si Kimmerer & Allen (1982) ont montré que la zonation des bryophytes dans le corridor alluvial repose sur leur tolérance à la fréquence et l'intensité de submersion, il n'en reste pas moins que les bryophytes se trouvent généralement dans les zones subissant une période sèche suffisamment longue. L'extrême pauvreté des complexes alluviaux en hépatiques (environ 5 % d'hépatiques) est sans doute à relier au manque de micro-habitats forestiers constamment humides et à la relative « aridité » des habitats ouverts. La richesse en représentants du genre *Orthotrichum* (15 taxons) reflète fidèlement la disponibilité des supports (troncs et rochers) dans des conditions variées (ambiances humides ou sèches). D'autre part, l'importance des substrats terreux au sens large (limons, argiles, etc.), dominant dans l'ensemble des sites inventoriés, se traduit par une grande richesse en espèces des genres *Bryum* et *Didymodon*. D'un point de vue floristique et numérique, la bryoflore alluviale actuelle ne présente pas une grande originalité. Si l'on excepte les espèces, peu nombreuses, strictement inféodées aux compartiments inondables (*Syntrichia latifolia*, *Fissidens monguillonii*, *Dialytrichia fragilifolia*, etc.), il reste un vaste ensemble d'espèces, hygroclines à xéroclines, qui se retrouvent également dans les forêts zonales.

DYNAMIQUE FLUVIALE

Les espèces aquatiques sont rares à absentes dans la vallée du Rhône, aussi bien au plan qualitatif (seules quelques espèces, comme *Cinclidotus danubicus* ou *Fontinalis antipyretica*, peuvent être considérées comme aquatiques) que quantitatif. Les espèces aquatiques sont pourtant potentiellement très nombreuses. D'une manière générale, les communautés sont mal structurées et seul le *Cinclidotetum danubici* peut être considéré comme typique. Cette communauté est d'ailleurs presque strictement cantonnée aux abords des barrages, dans la zone de remous, alors qu'elle n'est plus observable en situation naturelle dans la vallée du Rhône de nos jours (ou de façon exceptionnelle vers l'embouchure Ain-Rhône, sur des pierres et des embâcles). D'autres espèces aquatiques et rhéophiles (*Cinclidotus riparius*, *Platyhypnidium riparioides*, etc.) ont adopté ce type d'habitats de substitution. Par comparaison avec des systèmes alluviaux non, peu ou moins dégradés (Loire, Ardèche, etc.), où les communautés aquatiques sont très bien représentées, la rareté de ces dernières (ou leur confinement à des habitats de substitution) peut être interprétée comme le résultat d'une dégradation de la fonctionnalité de l'hydrosystème. L'absence des supports potentiels (pierres de gros diamètre, galets, embâcles, etc.), pourtant extrêmement nombreux dans des systèmes naturels font défaut dans la plupart des habitats de la vallée du Rhône. D'autre part, la mauvaise qualité des eaux du fleuve et l'apport permanent de sédiments fins (conduisant à un étouffement des bryophytes) limitent fortement le développement de la végétation bryophytique aquatique.

Les zones de vasières dégagées durant les basses eaux dans la vallée du Rhône peuvent héberger quelques communautés fragmentaires, pauvres en espèces (communauté à *Pohlia melanodon*). La sédimentation fine, encore active de nos jours, n'est plus couplée à une remobilisation régulière des sédiments permettant une érosion des surfaces. Au contraire, l'ensevelissement continu auquel sont soumises les bryophytes est extrêmement préjudiciable à l'expression de communautés bien différenciées. D'autre part, la faible mobilité latérale du fleuve (crues peu importantes) ne favorise pas les dépôts dans l'ensemble des secteurs inondables. Les dépôts de sédiments se trouvent ainsi cantonnés à une étroite frange linéaire, le long du lit mineur. Le groupement pionnier des berges limono-argileuses, très mal caractérisé, à *Fissidens monguillonii*, observé uniquement dans l'Île de la Platière, représente peut-être les reliques de communautés « primitives » aujourd'hui complètement disparues. Le pouvoir érosif des crues (effet de « chasse d'eau » des crues morphogènes) et les dépôts de sédiments permettent pourtant, en conditions optimales, le développement d'une flore riche en éphémérophytes à haute valeur patrimoniale (Klein & Vanderpoorten, 1997) qui semble faire défaut dans la quasi totalité du système connecté de la vallée du Rhône. De plus, la qualité des sédiments (eutro-

phisation, présence de toxiques, etc.) joue certainement un rôle dans la régression des cortèges limicoles. D'autre part, les trachéophytes nitrophiles à forte croissance prennent rapidement le pas sur les bryophytes trop peu dynamiques dans ce type d'habitats.

D'un point de vue auto-écologique, l'immense majorité des taxons sont inféodés à des habitats eutrophes et terricoles ce qui traduit la connectivité (même faible ou passée) des habitats. La richesse nutritionnelle des sols en milieu alluvial, grâce aux apports allogènes et à l'efficacité des cycles biogéochimiques, est bien documentée (Cristofor *et al.*, 1993 ; Takakert *et al.*, 1999 ; Ellenberg, 1988). L'azote et le phosphore ne sont jamais limitants dans les forêts alluviales du chenal principal. En conséquence, la quasi-totalité des espèces et des communautés recensées affectionnent des habitats riches en minéraux biogènes. Le *Syntrichio latifoliae-Leskeetum polycarpae*, presque strictement cantonné à un linéaire boisé, étroit, s'étirant le long du Rhône, en est l'exemple le plus représentatif. La communauté à *Hygroamblystegium varium* et *Leptodictyum riparium* représente également un remarquable exemple d'une communauté saprologénicole eutrophile inféodée à des substrats soumis à immersion périodique.

La bryoflore semble réagir plus rapidement que la flore vasculaire à la perte d'inondabilité, notamment plus rapidement que les espèces d'arbres et d'arbustes. Ainsi observe-t-on fréquemment des cortèges bryophytiques à base d'*Anomodon attenuatus*, d'*A. viticulosus* et de *Homalia trichomanoides* dans des saulaies blanches typiques du *Salicion albae* qui hébergent théoriquement des communautés relevant du *Syntrichio latifoliae-Leskeetum polycarpae*. Cette dérive fonctionnelle mise en évidence de manière précoce par les bryophytes s'explique par leur absence d'enracinement et leur durée de vie très réduite (Glime, 2007) par rapport à la plupart des végétaux trachéophytiques caractérisant et structurant ce type d'habitat. Dans un même ordre d'idée, l'inertie différente des synusies trachéophytiques face à la dynamique alluviale a déjà été soulignée par Roulier (1998) et pour certaines communautés bryophytiques par Werffeli (2004).

D'une manière générale, dans les communautés les plus nettement soumises à la dynamique alluviale (*Salicion albae* notamment), l'absence de litière et la rareté des humus (en raison de l'accélération des cycles biogéochimiques) peuvent expliquer l'absence de bryophytes humicoles et la prédominance absolue d'espèces terricoles, affectionnant les substrats limoneux. Le glissement des communautés des substrats sédimentaires très eutrophes et frais, dominées par *Brachythecium rutabulum*, *Plagiomnium undulatum* et *Oxyrrhynchium hians* (*Eurhynchietum swartzii*) vers des communautés des substrats plus mésotrophes, dominées par des espèces sylvatiques mésophiles (*Eurhynchium striatum*, *Pseudoscleropodium purum*, etc.) moins spécialisées, inféodées à des substrats plus filtrants, est manifeste mais localisé dans la vallée du Rhône. Ce phénomène est également rapporté dans certaines réserves rhénanes (Klein & Vanderpoorten, 1997) et dans certaines vallées de Suisse (Werffeli, 2004).

Les communautés épiphytes présentent un déterminisme bimodal, répondant d'une part à la physico-chimie des écorces (structure, pH et niveau trophique) et d'autre part à l'agencement le long du tronc (gradient d'hygrométrie) (Barkman, 1958). Les communautés corticoles inféodées aux habitats forestiers à bois dur sont globalement pauvres en espèces des microclimats frais (extrême rareté d'*Orthotrichum pallens*, d'*O. stramineum*, etc. dans la vallée du Rhône) et montrent une nette dominance d'espèces xérophiles telles qu'*Orthotrichum affine*, *O. tenellum* (Dierssen, 2001). Le cortège typique de la vallée du Rhône (dominé par *Syntrichia laevipila*, *Orthotrichum affine*, *O. diaphanum*, *O. tenellum*, etc.) est banal dans les forêts zonales du domaine tempéré, et franchement xéro-thermophile (Marstaller, 1985). Bien que les communautés positionnées en hauteur soient relativement indépendantes des processus alluviaux (Werffeli, 2004), les communautés aérohygrophiles des troncs sont néanmoins favorisées par une inondation périodique (Vanderpoorten *et al.*, 1995a), qui provoque une élévation sensible et durable de l'humidité atmosphérique même au niveau des communautés non directement immergées. L'absence de ces dernières dans la vallée du Rhône peut être interprétée comme une conséquence de la dégradation de l'hydrosystème. Il est toutefois difficile de distinguer l'effet des inondations de celui d'une structure forestière complexe sur les cortèges aérohygrophiles. Klein *et al.* (1997a) soulignent ainsi l'importance de la pluristratification dans les habitats sylvatiques pour l'accueil de groupements moyennement hygrophiles

finalement peu influencés par les inondations. Les structures forestières de l'ensemble des forêts du corridor alluvial du Rhône ont en effet subi une simplification extrême (bistratification généralisée : une strate haute + une strate d'arbustes bas) très défavorable au cortège bryophytique aérohygrophile.

CONSÉQUENCE DE LA DÉCONNECTION

Dans les systèmes hautement artificialisés, la déconnection permet le maintien d'habitats refuges pour des espèces et des communautés oligotrophiles spécialisées (Bornette & Amoros, 1991). Les mares, les canaux latéraux alimentés principalement par la nappe alluviale abritent des espèces spécialisées qui représentent peut-être les témoins d'une flore plus oligo-mésotrophe presque totalement disparue de nos jours (communauté à *Ephemerum cohaerens*, *Riccia cavernosa*, *Pseudephemerum nitidum*, etc. du *Physcomitrellion patentis*). Le fonctionnement de l'hydrosystème, majoritairement connecté (même faiblement), empêche néanmoins le développement d'espèces à affinités montagnardes et acidiphiles, notamment dans les cortèges saproli-goniques et corticoles, à l'inverse de la situation observée dans certains sites de la vallée du Rhin (Vanderpoorten *et al.*, 1995b). Dans cette vallée, les secteurs totalement déconnectés, peuvent héberger une bryoflore très originale (avec des espèces comme *Riccardia palmata*, *Hypnum pallescens*, etc.) grâce à la permanence d'une alimentation en eau phréatique froide (Klein & Vanderpoorten, 1997). De plus, l'examen des herbiers d'Issler (Bick comm. pers.) ont montré que des espèces oligotrophiles et basiphiles telles que *Calliergon giganteum*, *Campyliadelphus elodes*, *Campylium stellatum*, *Scorpidium cossonii*, *Pseudocalliergon lycopodioides*, *Scorpidium scorpioides* ont existé dans la première moitié du XX^e siècle dans des bas-marais de la plaine d'Alsace. Les travaux d'inventaires les plus récents montrent que ces espèces ont aujourd'hui totalement disparu de cette région. Il n'est pas exclu que de telles espèces aient pu trouver des conditions favorables à leur développement dans des bas-marais alimentés par la nappe dans la vallée du Rhône. Quelques reliques de communautés de bas-marais sont néanmoins observables dans les rares cladiaies se maintenant dans des îlots (avec notamment *Fissidens adianthoides* et *Campylium stellatum* comme seules espèces typiques). Notons également que *Campylium protensum*, espèce inféodée aux bas-marais alcalins, a pu être observée une fois dans des habitats prairiaux mais relativement secs dans la vallée du Rhône.

Dans les canaux de navigation parallèles au Rhône, le trafic des barges entraîne un incessant « clapotis » qui vient humecter les berges. *Pohlia wahlenbergii* (accompagné d'un cortège d'espèces telles que *Fissidens viridulus*, *Leptodyctium riparium*, etc.) a été observé dans la zone de mouillage correspondant à la zone où viennent constamment frapper les vaguelettes. Cette communauté est très originale dans la mesure où elle est déconnectée du fonctionnement du Rhône dans son chenal principal (absence d'inondations) mais cependant tributaire des apports de l'eau du Rhône. Cette déconnection fonctionnelle est sans doute à l'origine de l'apparition de cortèges muscinaux originaux qu'il conviendra de rechercher activement à l'avenir.

L'ANTHROPISATION DES HABITATS

Les atteintes portées à la flore et à la végétation muscinale par l'anthropisation de l'hydrosystème ont déjà été discutées ci-dessus. L'anthropisation apparaît comme un facteur d'enrichissement floristique, les habitats artificiels étant identifiés dans notre synthèse comme susceptibles d'héberger une large gamme de taxons. Cette artificialisation représente néanmoins une dégradation majeure de la bryoflore typique du système alluvial connecté.

L'anthropisation provoque l'apparition d'espèces ubiquistes, plastiques d'un point de vue écologique et capables d'investir à peu près tous les types de supports disponibles. L'omniprésence de *Brachythecium rutabulum*, *Bryum argenteum*, *B. dichotomum*, etc. dans le lit majeur, témoigne du degré extrême de perturbation de la plupart des habitats.

La présence de supports artificiels ne gêne en rien l'implantation de taxons typiques de la dynamique alluviale. *Leskea polycarpa*, *Syntrichia latifolia*, *Anomodon viticulosus* ou *Cinclidotus fontinaloides*, s'installent fréquemment sur les enrochements artificiels des berges de diverses natures géologiques, leur apparition restant en fait strictement conditionnée à la fonc-

tionnalité de l'hydrosystème (régime d'inondations) ou aux ambiances créées par la couverture forestière. Ce constat permet de rendre compte de la fréquence très élevée de ces taxons dans le couloir rhodanien.

La forte accidentalité de la bryoflore (forte richesse en taxons peu fréquents) s'explique notamment par la présence de supports artificiels très variés (murs en béton, murs cimentés, enrochements de diverses natures lithologiques, poteaux, décombres, etc.). Cette diversité de supports d'origine anthropique peut même être considérée comme un facteur d'enrichissement local (en taxons banals) car elle entraîne une diversification de la flore dans de nombreux habitats, notamment les habitats forestiers. Cet enrichissement en taxons ubiquistes entraîne néanmoins une grande homogénéisation de la bryoflore des habitats alluviaux, homogénéisation d'autant plus marquée que les taxons ubiquistes sont plus nombreux que les taxons typiquement inféodés à la dynamique alluviale, surtout dans des systèmes perturbés.

ORIENTATIONS CONSERVATOIRES

La prise en compte de la flore et des communautés bryophytiques permet de confirmer l'« assouplissement » généralisé de l'hydrosystème. L'affaiblissement du caractère inondable et la mollesse des processus d'érosion et de sédimentation ne permettent vraisemblablement plus l'épanouissement des cortèges pionniers hautement spécialisés ni le développement généralisé de communautés corticoles liées à la dualité inondation prolongée – dessèchement estival. Au contraire, la dérive vers des communautés plus mésophiles, voire xérophiles, abondantes dans les habitats forestiers zonaux est largement amorcée dans l'ensemble de la vallée du Rhône.

La conservation du patrimoine bryophytique repose sur un équilibre subtil entre redynamisation du fleuve et gestion de la pression humaine. Le retour à une dynamique de référence (*sensu* Dufour, 2007) est l'objectif théorique à atteindre. Le retour à un état fonctionnel optimal (état initial) et global reste cependant illusoire et correspond d'ailleurs à diverses composantes (connectivité hydrologique, mobilité latérale du fleuve, dynamique de la végétation, etc.) (Dufour, 2007). Redonner localement un espace de liberté au fleuve est néanmoins une priorité de nature à permettre le retour à un fonctionnement plus naturel. Des expériences récentes menées en Suisse ont montré que la redynamisation de zones alluviales était possible à l'échelon local, sans augmentation de la surface du milieu alluvial (Cosandey & Rats, 2007).

Dans la Réserve naturelle de l'Île de la Platière, les objectifs de renaturation de l'hydrosystème à dynamique fluviale (Pont *et al.*, 2008 ; Michelot, 1995) apparaissent cruciaux pour la conservation de la flore et de la végétation bryophytiques. La réduction drastique des surfaces vouées aux stades pionniers des successions (Pautou *in* Piégay *et al.*, 2003) est responsable en grande partie de la perte d'originalité bryophytique des milieux alluviaux. Un hydrosystème plus fonctionnel serait hautement favorable aux espèces et aux communautés bryophytiques terricoles pionnières (par remobilisation des alluvions), aux espèces hygrophiles des habitats forestiers (espèces liées aux inondations et espèces aérohygrophiles dépendantes de l'humidité atmosphérique) et aux espèces rhéophiles du chenal. Ces cortèges spécialisés sont à l'heure actuelle soit strictement cantonnés à un fin linéaire le long du chenal principal, soit présents très ponctuellement. La remise en eau des lônes est importante pour les bryophytes dans la mesure où cette action favorise d'une part les communautés alluviales corticoles en situation éloignée du chenal et d'autre part les communautés aquatiques et amphibies (par redynamisation des berges) sur le moyen terme.

L'absence totale de gestion dans les parcelles forestières est un objectif de nature à restaurer des dynamiques sylvatiques endogènes favorables au maintien des espèces des phases de sénescence (vieux arbres, volis, bois mort, etc.) autant que des phases de régénération spontanée (cicatrisation des trouées). D'une manière générale, les perturbations sont à l'origine d'une forte hétérogénéité spatiale et temporelle dans les forêts alluviales (Nakamura & Inahara, 2007), elle-même très favorable à l'expression de communautés bryophytiques spécialisées à forte valeur patrimoniale. D'autre part, l'amélioration de la qualité de l'eau (baisse du niveau trophique, des charges en polluants, etc.) est un objectif à considérer de manière globale sur l'ensemble des bassins versants.

La gestion des mares phréatiques doit faire l'objet d'une réflexion indépendante dans la mesure où ces habitats dépendent strictement d'une alimentation en eau de la nappe alluviale. Plusieurs espèces patrimoniales exploitent cet habitat de substitution (*Riccia cavernosa*, *Ephemerum cohaerens*, *Aphanorhagma patens*, *Pohlia melanodon*). En ce qui concerne les berges, leur (re)profilage en pente douce permet de maximiser les surfaces potentielles d'accueil pour les communautés bryophytiques, et un décapage de surface favorise progressivement le retour à des conditions plus oligotrophes. La dynamique ligneuse (installation de saulaies pionnières) sur les berges est défavorable au maintien des cortèges bryophytiques pionniers et participe à l'enrichissement en matière organique. Des mesures de gestion visant à limiter le développement d'une strate ligneuse pourraient donc être envisagées dans ce cas.

La conservation du patrimoine bryophytique passe donc avant tout par la renaturation de l'hydrosystème. L'amélioration du statut alluvial du site, avec un véritable espace de divagation du fleuve, impliquant la migration des chenaux et la non-intervention dans les parcelles forestières sont les deux axes à privilégier. Les annexes hydrauliques, à alimentation phréatique, pourraient faire l'objet de mesures de conservation basées sur un interventionnisme. C'est donc une gestion plurimodale qu'il convient de mettre en œuvre pour conserver ce qu'il reste du capital bryophytique de la vallée du Rhône.

REMERCIEMENTS

Thierry Vergne a réalisé les cartes illustrant cet article. Francis Bick nous a communiqué divers travaux réalisés dans la plaine d'Alsace et nous a fait part de remarques critiques. Annick Schnitzler et Jacques Bardat nous ont fait bénéficier de remarques critiques qui ont largement permis d'améliorer notre travail. Merci également à Daniel Nardin pour son aide sur le terrain.

RÉFÉRENCES

- ANTONELLI, C. (2002).— *Flux sédimentaires et morphogénèse récente dans le chenal du Rhône aval*. Thèse de doctorat, Université Aix-Marseille 1.
- BAILLY G. (2008).— *Dialytrichia fragilifolia* (Bizot & Roux) F. Lara, taxon nouveau pour la bryoflore comtoise. *Les Nouvelles Archives de la Flore jurassienne*, 6:37-45.
- BARDAT, J., BIRET, F., BOTINEAU, M., BOULLET, V., DELPECH, R., GÉHU, J.-M., HAURY, J., LACOSTE, A., RAMEAU, J.-C., ROYER, J.-M., ROUX, G., TOUFFET, J. (2004).— *Prodrome des végétations de France*. Patrimoines Naturels 61. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- BARKMAN, J.J. (1958).— *Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes*. Van Gorcum & Comp. N.V.
- BORNETTE, G. & AMOROS, C. (1991).— Aquatic vegetation and hydrology of a braided river floodplain. *J. Veget. Sci.*, 2 : 497-512.
- COSANDEY, A.-C. & RATS, S. (2007).— *État des revitalisations dans les zones alluviales d'importance nationale. Évaluation de l'enquête de 2006 auprès des cantons*. Programme des Inventaires de biotopes. Offices fédéral de l'environnement (OFEV), Bern.
- CRISTOFOR, S., VADINEANU, S.A. & IGNAT, G. (1993).— Importance of flood zones for nitrogen and phosphorus dynamics in the Danube delta. *Hydrobiologia*, 251 : 143-148.
- DE ZUTTERE, P., KLEIN, J.P. & VANDERPOORTEN, A. (1995).— La bryoflore d'une forêt alluviale rhénane déconnectée : la réserve naturelle d'Erstein (Bas-Rhin, France). *Nowellia bryologica*, 8-9 : 51-55.
- DIERSSEN, K. (2001).— Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes. *Bryophyt. Biblioth.*, 56 : 1-289.
- DUFOUR, S. (2007).— Contrôles hydro-morphologiques et activités anthropiques dans les forêts alluviales du bassin rhodanien. *Ann. Géogr.*, 654 : 126-146.
- ELLENBERG, H. (1988).— *Vegetation ecology of central Europe*. Cambridge University Press, fourth edition, Cambridge.
- GILLET, F. (1981).— Premières observations sur le *Tortuletum latifoliae* dans la vallée du Doubs. *Bull. Soc. Hist. Nat. Pays Montbéliard*, 1981 : 8-13.
- GLIME, J.M. (2007).— *Bryophyte ecology. Volume 1. Physiological Ecology*. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Consulté le 26 avril 2011 at < <http://www.bryoecol.mtu.edu/> >.
- HÉBRARD, J.-P., LECOINTE, A., PIERROT, R.B., & SCHUMACKER, R. (1982).— Bryophytes observées pendant la huitième session extraordinaire de la Société botanique du Centre-Ouest en Provence occidentale. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, N.S.*, 13 : 182-209.

- HILL, M.O., BELL, N., BRUGGEMAN-NANNENGA, M.A., BRUGUÉS, M., CANO, M.J., ENROTH, J., FLATBERG, K.I., FRAHM, J.-P., GALLEGO, M.T., GARILLETI, R., GUERRA, J., HEDENÄS, L., HOLYOAK, D.T., HYVÖNEN, J., IGNATOV, M.S., LARA, F., MAZIMPAKA, V., MUÑOZ, J. & SÖDERSTRÖM, L. (2006).— Bryological monograph - An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia. *J. Bryol.*, 28 : 198-267.
- HUGONNOT, V. (2010a).— The *Fissidento adianthoidis-Dichelymetum capillacei* Ass. Nov. in the Leyre valley (Gironde, south-western France). *Nova Hedwigia, Beiheft* 138 : 285-296.
- HUGONNOT, V. (2010b).— Mousses et hépatiques de Païolive (Ardèche et Gard, France). *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, N.S.*, 34 : 1-293.
- HUGONNOT, V., BOUDIER, P. & CHAVOUTIER, J. (2005).— *Ephemerum cohaerens* (Hedw.) Hampe, répartition et écologie en France. *Cryptog. Bryol.*, 28 (3) : 267-279.
- KIMMERER, R.W. & ALLEN, T.F.H. (1982).— The role of disturbance in the pattern of a riparian bryophyte community. *Amer. Midl. Naturalist*, 107 : 370-383.
- KLEIN, J.P., SIEBEL, H. & VANDERPOORTEN, A. (1997a).— La bryoflore d'une forêt alluviale fonctionnelle : la réserve naturelle rhénane de l'Île de Rhinau (Bas-Rhin, France). *Mitt. Bad. Landesvereins Naturk. Naturschutz Freiburg*, 16 (3-4) : 541-548.
- KLEIN, J.P. & VANDERPOORTEN, A. (1997).— Bryophytic vegetation in riparian forests: their use in the ecological assessment of the connectivity between the Rhine and its floodplain (Alsace, France). *Global Ecol. Biogeogr.*, 6 : 257-265.
- KLEIN, J.P. & VANDERPOORTEN, A. (1998).— Étude floristique et écologique des prairies alluviales en forêts rhénanes domaniales d'Offendorf et de Daubensand (Bas-Rhin, France). Application à leur gestion conservatoire. *Lejeunia*, 156 : 1-24.
- KLEIN, J.P., VANDERPOORTEN, A., SANCHEZ-PEREZ, J.M. & MAIRE, G. (1997b).— La cartographie des hydrophytes appliquée à l'étude des écosystèmes fluviaux : un outil d'analyse pour la restauration des anciens chenaux rhénans. *Lejeunia*, 153 : 1-33.
- LAUTERS, F. & DESAINT, B. (2008).— 1977-2006 : Trente années de mesures des températures de l'eau dans le Bassin du Rhône. *Hydroécol. Appl.*, 16 : 191-213.
- LECOINTE, A. (1976).— Un groupement bryo-épiphytique subordonné aux zones inondables : le *Tortuletum latifoliae*. Pp 141-151 in : *La végétation des prairies inondables, Lille 1976*. Colloques Phytosociologiques, 5.
- MARSTALLER, R. (1985).— Die Moosgesellschaften der Ordnung *Orthotrichetalia* Hadac in Klika & Hadac 1944. 19. Beitrag zur Moosvegetation Thüringens. *Gleditschia*, 18 : 311-355.
- MARSTALLER, R. (2006).— *Syntaxonomischer Konspekt der Moosgesellschaften Europas und angrenzender Gebiete*. Haussknechtia Beiheft 13, Jena.
- MICHELOT, J.L. (1995).— *Gestion patrimoniale des milieux naturels fluviaux. Guide technique*. Réserves naturelles de France.
- NAKUMARA, F. & INAHARA, S. (2007).— Fluvial geomorphic disturbances and life history traits of riparian tree species. Pp 283-310 in : E.A. Johnson & K. Miyanishi (eds), *Plant disturbance ecology, the process and the response*. Elsevier, Paris.
- OCHYRA, R., ŻARNOWIEC, J. & BEDNAREK-OCHYRA, H. (2003).— *Census catalogue of Polish mosses*. Polish Academy of Sciences, Institute of Botany, Krakow.
- PHILIPPI, G. (1972).— Die Moosvegetation der Wälder in der Rheinaue zwischen Basel und Mannheim. *Beitr. Naturk. Forsch. Südwestdeutschland*, 31 : 5-64.
- PHILIPPI, G. (1974).— Die Moosvegetation des Schutzgebietes Taubergiessen bei Kappel-Oberhausen. *Das Taubergiesengebiet, Die Natur- und Landschaftsschutzgebiete. Baden-Württembergs*, 7 : 193-208.
- PHILIPPI, G. (1984).— Moosvegetation der Auenwälder am Oberrhein. Pp 447-474 in : *La végétation des forêts alluviales, Strasbourg 1980*. Colloques Phytosociologiques, 9.
- PIÉGAY, H., PAUTOU, G. & RUFFINONI, C. (2003).— *Les forêts riveraines des cours d'eau : écologie, fonctions et gestion*. Institut pour le développement forestier, Paris.
- POINSARD, D. (1992).— *Effets des aménagements fluviaux sur les débits liquides et solides. L'exemple du Rhône dans les plaines de Miribel-Jonage et de Donzère-Mondragon*. Thèse de Doctorat, Université Jean Moulin, Lyon 3.
- PONT, B., MATHIEU, M., BAZIN, N., AGUIARD, C. & PILLARD, A.S. (2008).— *Plan de gestion 2008-2017 de la réserve naturelle de l'Île de la Platière - Réserve de l'Île de la Platière, Sablons*.
- ROS, R.M., MAZIMPAKA, V., ABOU-SALAMA, U., ALEFFI, M., BLOCKEEL, T.L., BRUGUÉS, M., CANO, M.J., CROS, R.M., DIA, M.G., DIRKSE, G.M., EL SAADAWI, W., ERDAČ, A., GANEVA, A., GONZÁLEZ-MANCEBO, J.M., HERRNSTADT, I., KHALIL, K., KÜRSCHNER, H., LANFRANCO, E., LOSADA-LIMA, A., REFAI, M.S., RODRÍGUEZ-NUÑEZ, S., SABOVJLEVIĆ, M., SÉRGIO, C., SHABBARA, H., SIM-SIM, M., SÖDERSTRÖM, L. (2007).— Hepatics and Anthocerotales of the Mediterranean, an annotated checklist. *Cryptog. Bryol.*, 28 (4) : 351-437.
- ROULIER, C. (1998).— Typologie et dynamique de la végétation des zones alluviales de Suisse. *Geobotanica Helvetica*, 72 : 1-138.
- TAKAKERT, N., SANCHEZ-PEREZ, J.M. & TRÉMOLIÈRES, M. (1999).— Spatial and temporal variation of nutrient concentration in the groundwater of a floodplain: effect of hydrology, vegetation and substrate. *Hydrological processes*, 13 : 1511-1526.

- VANDERPOORTEN, A. & KLEIN, J.-P. (1999).— A comparative study of the hydrophyte flora from the Alpine Rhine to the Middle Rhine. Application to the conservation of the upper Rhine aquatic ecosystems. *Biol. Conserv.*, 87 : 163-172.
- VANDERPOORTEN, A. & KLEIN, J.-P. (2000).— Aquatic bryophyte assemblages along a gradient of regulation in the river Rhine. *Hydrobiologia*, 410 : 11-16.
- VANDERPOORTEN, A., KLEIN, J.-P. & DE ZUTTERE, P. (1995a).— Caractéristiques bryologiques d'un système forestier alluvial partiellement déconnecté du Rhin : la réserve naturelle d'Offendorf (Alsace, France). *Écologie*, 26 : 215-224.
- VANDERPOORTEN, A., KLEIN, J.-P. & DE ZUTTERE, P. (1995b).— Évaluation bryologique d'un projet de réinondation par les crues du Rhin : l'exemple de la Réserve naturelle d'Erstein (Alsace, France). *Belg. J. Bot.*, 128 : 139-150.
- VANDERPOORTEN, A., KLEIN, J.-P., JAEGLY, E. & KNIBIELY, P. (1996).— La bryoflore d'une mosaïque alluviale rhénane : la réserve naturelle de la Petite Camargue Alsacienne (Haut-Rhin). *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, N.S.*, 27 : 545-555.
- VIVIAN, H. (1989).— *Hydrological changes of the Rhône River*. Pp 57-77 in : G.E. Petts, H. Möller & A.L. Roux (eds). *Historical change of large alluvial rivers, Western Europe*. J. Wiley and Sons, Chichester.
- WERFFELI, B. (2004).— *La végétation muscinale des zones alluviales de la Sarine et de l'Aar (Suisse)*. Université de Neuchâtel, Laboratoire d'Ecologie végétale et de phytosociologie.

ANNEXE

Liste des bryophytes des systèmes alluviaux de la vallée du Rhône

- A : Végétations aquatiques
 B : Mare phréatique *Charetea fragilis* F. Fukarek ex Krausch 1964
 C : Vasière du *Nanocyperion flavescens* Koch ex Libbert 1932
 D : Vasière du *Bidention tripartitae* Nordhagen 1940
 E : Caricaies du *Magnocaricion elatae* Koch 1926
 F : Roselières du *Phragmition communis* Koch 1926
 G : Typhaies du *Phragmition communis* Koch 1926
 H : Pelouses du *Mesobromion erecti* (Br.-Bl. & Moor 1938) Oberdorfer 1957
 I : Pelouses du *Xerobromion erecti* (Br.-Bl. & Moor 1938) Moravec in Holub, Hejny, Moravec & Neuhäusl 1967
 J : Pelouses mésohygrophiles du *Colchico autumnalis-Arrhenatherenion elatioris* de Foucault 1989
 K : Bancs de graviers de l'*Agropyro-rumicion crispi* Nordhagen 1940
 L : Mégaphorbaies du *Convolvulion sepium* Tüxen in Oberdorfer 1957
 M : Forêt pionnière du *Salicion albae* Soó 1930
 N : Forêt pionnière du *Rubo caesii-Populion nigrae* Passarge 1985
 O : Forêt méso-hygrophile du *Populion albae* Br.-Bl. ex Tchou 1948
 P : Forêt du *Fraxino angustifoliae-Ulmenion minoris* Rivas-Martínez 1975
 Q : Habitats agricoles et artificiels
- Abietinella abietina* (Hedw.) M.Fleisch. var. *abietina* [H I Q]
Acaulon triquetrum (Spruce) Müll.Hal. [Q]
Aloina aloides (Koch ex Schultz) Kindb. [H I K]
Amblystegium serpens (Hedw.) Schimp. [M O P]
Aneura pinguis (L.) Dumort. [B]
Anomodon attenuatus (Hedw.) Huebener [O P]
Anomodon viticulosus (Hedw.) Hook. & Taylor [O P]
Aphanorrhagma patens (Hedw.) Lindb. [B]
Barbula convoluta Hedw. var. *convoluta* [H I Q]
Barbula unguiculata Hedw. [H I Q]
Brachytheciastrum velutinum (Hedw.) Ignatov & Huttunen var. *velutinum* [H]
Brachythecium albicans (Hedw.) Schimp. [H Q]
Brachythecium mildeanum (Schimp.) Schimp. [J]
Brachythecium rivulare Schimp. [A]
Brachythecium rutabulum (Hedw.) Schimp. var. *rutabulum* [E F G J K L M N O P Q]
Brachythecium salebrosum (Hoffm. ex F.Weber & D.Mohr) Schimp. [P]
Bryoerythrophyllum recurvirostrum (Hedw.) P.C.Chen [O P Q]
Bryum argenteum Hedw. [C D E F G H I J K L Q]
Bryum caespiticium Hedw. [H K Q]
Bryum capillare Hedw. [K M N O P]
Bryum dichotomum Hedw. [C D E F G H J L Q]
Bryum gemmiferum R.Wilczek & Demaret [C D]
Bryum gemmiparum De Not. [Q]
Bryum klinggraeffii Schimp. [C D Q]
Bryum moravicum Podp. [O P]
Bryum pseudotriquetrum (Hedw.) P.Gaertn. et al. [E]
Bryum radiculosum Brid. [H I]
Bryum rubens Mitt. [C D Q]
Bryum ruderale Crundw. & Nyholm [H I]
Bryum subapiculatum Hampe [H I Q]
Bryum torquescens Bruch & Schimp. [H I K Q]
Calliergonella cuspidata (Hedw.) Loeske [A B C D E F G]
Campylium protensum (Brid.) Kindb. [H]
Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. subsp. *purpureus* [Q]
Cinclidotus danubicus Schiffn. & Baumgartner [A Q]
Cinclidotus fontinaloides (Hedw.) P.Beauv. [A M N Q]
Cinclidotus riparius (Host ex Brid.) Arn. [A Q]
Cirriphyllum crassinervium (Taylor) Loeske & M.Fleisch. [O P Q]
Cirriphyllum piliferum (Hedw.) Grout [P]
Conocephalum conicum (L.) Dumort. [D E L]
Cratoneuron filicinum (Hedw.) Spruce [E]
Cryphaea heteromalla (Hedw.) D.Mohr [M O P]
Dialytrichia fragilifolia (Bizot & J.Roux) F.Lara [M N Q]
Dialytrichia mucronata (Brid.) Broth. [M N Q]
Dicranella schreberiana (Hedw.) Dixon [B]
Dicranella staphylina H.Whitehouse [C Q]
Didymodon acutus (Brid.) K.Saito [H I]
Didymodon cordatus Jur. [Q]

Didymodon fallax (Hedw.) R.H.Zander [H I]
Didymodon insulanus (De Not.) M.O.Hill [M N O P Q]
Didymodon luridus Hornsch. [Q]
Didymodon nicholsonii Culm. [Q]
Didymodon rigidulus Hedw. [Q]
Didymodon sinuosus (Mitt.) Delogne [M Q]
Didymodon tophaceus (Brid.) Lisa [Q]
Didymodon vinealis (Brid.) R.H.Zander [Q]
Ditrichum flexicaule (Schwägr.) Hampe [I]
Drepanocladus aduncus (Hedw.) Warnst. [B E]
Encalypta streptocarpa Hedw. [Q]
Encalypta vulgaris Hedw. [I]
Entodon concinnus (De Not.) Paris [H I]
Entosthodon fascicularis (Hedw.) Müll.Hal. [D]
Ephemerum cohaerens (Hedw.) Hampe [B C]
Ephemerum crassinervium (Schwägr.) subsp. *rutheanum* (Schimp.) Holyoak [I]
Eurhynchium striatum (Hedw.) Schimp. [P]
Fabronia pusilla Raddi [N Q]
Fissidens adianthoides Hedw. [M P]
Fissidens bryoides Hedw. [P]
Fissidens dubius P.Beauv. [O]
Fissidens monguillonii Thér. [D E]
Fissidens taxifolius Hedw. subsp. *taxifolius* [O P]
Fissidens viridulus (Sw. ex anon.) Wahlenb. var. *incurvus* (Starke ex Röhl.) Waldh. [I]
Fissidens viridulus (Sw. ex anon.) Wahlenb. var. *viridulus* [D E O]
Fontinalis antipyretica Hedw. [A]
Frullania dilatata (L.) Dumort. [M N O P Q]
Funaria hygrometrica Hedw. [Q]
Grimmia crinita Brid. [Q]
Grimmia orbicularis Bruch ex Wilson [Q]
Grimmia ovalis (Hedw.) Lindb. [Q]
Grimmia pulvinata (Hedw.) Sm. [N Q]
Habrodon perpusillus (De Not.) Lindb. [M]
Hedwigia ciliata (Hedw.) P.Beauv. var. *ciliata* [Q]
Hedwigia ciliata (Hedw.) P.Beauv. var. *leucophaea* Bruch & [Q]
Homalia trichomanoides (Hedw.) Brid. [O P]
Homalothecium aureum (Spruce) H.Rob. [Q]
Homalothecium lutescens (Hedw.) H.Rob. [H I P]
Homalothecium sericeum (Hedw.) Schimp. [N O P Q]
Homomallium incurvatum (Schrad. ex Brid.) Loeske [Q]
Hygroamblystegium fluviatile (Hedw.) Loeske [A Q]
Hygroamblystegium tenax (Hedw.) Jenn. [A Q]
Hygroamblystegium varium (Hedw.) Mönk. [M O Q]
Hygrohypnum luridum (Hedw.) Jenn.
Hypnum cupressiforme Hedw. var. *cupressiforme* [M N O P Q]
Hypnum cupressiforme Hedw. var. *filiforme* Brid. [P]
Hypnum cupressiforme Hedw. var. *lacunosum* Brid. [H I]
Isothecium alopecuroides (Lam. ex Dubois) Isov. [P]
Kindbergia praelonga (Hedw.) Ochyra [M O P]
Lejeunea cavifolia (Ehrh.) Lindb. [M]
Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wilson [B C]
Leptodictyum riparium (Hedw.) Warnst. [M O Q]
Leskea polycarpa Hedw. [M N O P Q]
Leucodon sciuroides (Hedw.) Schwägr var. *sciuroides* [P Q]
Lophocolea bidentata (L.) Dumort. [P]
Lophocolea heterophylla (Schrad.) Dumort. [O P]
Lunularia cruciata (L.) Lindb. [D E]
Metzgeria furcata (L.) Dumort. [M N O P Q]
Microbryum curvicollum (Hedw.) R.H.Zander [I]
Microbryum davallianum (Sm.) R.H.Zander [I]
Neckera complanata (Hedw.) Huebener [P]
Neckera crispa Hedw. [P]
Niphotrichum canescens (Hedw.) Bednarek-Ochyra & Ochyra [Q]
Orthotrichum acuminatum H.Philib. [N Q]
Orthotrichum affine Brid. [M N O P Q]
Orthotrichum anomalum Hedw. [Q]
Orthotrichum cupulatum Hoffm. ex Brid. var. *cupulatum* [Q]
Orthotrichum cupulatum Hoffm. ex Brid. var. *riparium* Huebener [Q]
Orthotrichum diaphanum Schrad. ex Brid. [M N O P Q]
Orthotrichum lyellii Hook. & Taylor [N P Q]

Orthotrichum obtusifolium Brid. [N Q]
Orthotrichum pallens Bruch ex Brid. [O]
Orthotrichum pumilum Sw. ex anon. [N]
Orthotrichum schimperii Hammar [M N P Q]
Orthotrichum speciosum Nees var. *speciosum* [O]
Orthotrichum stramineum Hornsch. ex Brid. [O P]
Orthotrichum striatum Hedw. [O P]
Orthotrichum tenellum Bruch ex Brid. [M N O P Q]
Oxyrrhynchium hians (Hedw.) Loeske [H N P Q]
Oxyrrhynchium pumilum (Wilson) Loeske [O P]
Oxyrrhynchium speciosum (Brid.) Warnst. [E]
Palustriella commutata (Hedw.) Ochyra [D L]
Pellia endiviifolia (Dicks.) Dumort. [D E]
Phascum cuspidatum Hedw. var. *cuspidatum* [H Q]
Physcomitrium pyriforme (Hedw.) Bruch & Schimp. [B]
Plagiomnium affine (Blandow ex Funck) T.J.Kop. [O P]
Plagiomnium cuspidatum (Hedw.) T.J.Kop. [O P]
Plagiomnium rostratum (Schrad.) T.J.Kop. [D E]
Plagiomnium undulatum (Hedw.) T.J.Kop. var. *undulatum* [O P]
Platygyrium repens (Brid.) Schimp. [O]
Platyhypnidium riparioides (Hedw.) Dixon [A]
Pleuridium sp. [Q]
Pleurochaete squarrosa (Brid.) Lindb. [H I]
Pohlia melanodon (Brid.) A.J.Shaw [C D E]
Pohlia wahlenbergii (F.Weber & D.Mohr) A.L.Andrews [Q]
Polytrichum piliferum Hedw. [Q]
Porella platyphylla (L.) Pfeiff. [O P]
Pottia intermedia (Turner) Fűrnr. [H J]
Pottia lanceolata (Hedw.) Müll.Hal. [H J]
Pottia truncata (Hedw.) Bruch & Schimp. [D E Q]
Pseudocrossidium hornschiianum (Schultz) R.H.Zander [Q]
Pseudocrossidium revolutum (Brid.) R.H.Zander [Q]
Pseudoscleropodium purum (Hedw.) M.Fleisch. [H P Q]
Pylaisia polyantha (Hedw.) Schimp. [O P]
Radula complanata (L.) Dumort. [M N O P]
Rhizomnium punctatum (Hedw.) T.J.Kop. [O]
Rhynchostegiella curviseta (Brid.) Limpr. [Q]
Rhynchostegiella tenella (Dicks.) Limpr. [Q]
Rhynchostegium confertum (Dicks.) Schimp. [O P Q]
Rhynchostegium megapolitanum (Blandow ex F.Weber & D.Mohr) Schimp. [H]
Rhytidium rugosum (Ehrh. ex Hedw.) Kindb. [I]
Riccia cavernosa Hoffm. *emend.* Raddi [B]
Riccia sorocarpa Bisch. [H I Q]
Schistidium apocarpum (Hedw.) Bruch & Schimp. [Q]
Schistidium crassipilum H.H.Blom [Q]
Sciuro-hypnum populeum (Hedw.) Ignatov & Huttunen [O]
Scorpiurium circinatum (Bruch) M.Fleisch. & Loeske [Q]
Syntrichia calcicola J.J.Amann [H I Q]
Syntrichia laevipila Brid. [M N O P Q]
Syntrichia latifolia (Bruch ex Hartm.) Huebener [M Q]
Syntrichia montana Nees var. *montana* [Q]
Syntrichia papillosa (Wilson) Jur. [N O P Q]
Syntrichia ruralis (Hedw.) F.Weber & D.Mohr var. *ruraliformis* (Besch.) Delogne [H I]
Syntrichia ruralis (Hedw.) F.Weber & D.Mohr var. *ruralis* [H I Q]
Thamnobryum alopecurum (Hedw.) Gangulee [O P]
Thuidium assimile (Mitt.) A.Jaeger [K]
Thuidium delicatulum (Hedw.) Schimp. [K]
Thuidium tamariscinum (Hedw.) Schimp. [P]
Tortella inclinata (R.Hedw.) Limpr. var. *densa* (Lorentz & Molendo) Crundw. & Nyholm [Q]
Tortella inclinata (R.Hedw.) Limpr. var. *inclinata* [H I Q]
Tortella tortuosa (Hedw.) Limpr. [Q]
Tortula muralis Hedw. [Q]
Tortula subulata Hedw. [H]
Trichostomum crispulum Bruch [H I]
Ulota bruchii Hornsch. ex Brid. [O P]
Ulota crista (Hedw.) Brid. [O P]
Weissia brachycarpa (Nees & Hornsch.) Jur. [H]
Weissia controversa Hedw. [H]
Weissia longifolia Mitt. [H Q]
Zygodon rupestris Schimp. ex Lorentz [P]

