

Aperçu sur les bryophytes (sub-)aquatiques des rivières luxembourgeoises

par

Jean WERNER ¹⁾

Résumé: La flore bryologique (sub-)aquatique de 11 segments de rivière du grand-duché de Luxembourg est examinée. Les données de la littérature et celles provenant de la cartographie courante ont été complétées par un travail de terrain réalisé à la fin de l'année 1999. 46 espèces aquatiques et subaquatiques sont citées. Après un commentaire sur les espèces rares et remarquables - et de la richesse floristique - un rapide tour d'horizon envisage les aspects phytosociologiques, écologiques et environnementaux de la végétation bryophytique (sub-)aquatique.

Abstract: The (sub-)aquatic bryophyte flora of 11 river segments of the Grand-Duchy of Luxembourg was investigated. Literature data and current mapping were completed by some field work carried out at the end of 1999. 46 aquatic and subaquatic species were recorded. Rare or remarkable species and floristic richness, as well as some phytosociological, ecological and environmental aspects of the (sub-)aquatic bryophyte vegetation are shortly discussed.

1. Introduction

Ces derniers temps on constate un grand intérêt pour la flore et la végétation bryophytiques aquatiques. Certaines études sont de nature purement floristique; d'autres se situent au niveau de la phytosociologie ou de l'écologie microstationnelle. Beaucoup de ces dernières se réfèrent déjà d'une manière ou d'une autre aux problèmes environnementaux: pollution chimique ou organique, acidification, eutrophisation, etc. A côté de cela il y a de nombreuses publications de recherche environnementale, suite à des programmes d'observations, d'analyses et de travaux statistiques.

Dans le cadre de certains de ces travaux les bryophytes aquatiques sont sélectionnées pour des expériences de transplantation et/ou sont extraites en masse pour des analyses. La capacité de plusieurs bryophytes à accumuler des polluants, sans dépérir, est ainsi mise à profit. On a même pu tracer de légères contaminations radioactives (des radionucléides artificiels) autour d'une centrale nucléaire, après avoir transplanté des individus de *Fontinalis antipyretica* dans la Moselle (Mersch & Kass 1994). Il faut songer toutefois qu'il peut y avoir un danger de destruction accidentelle des populations d'espèces rares, par exemple si l'espèce commune sélectionnée pour des transplantations ressemble à une espèce rare et si aucun bryologue n'est consulté.

¹⁾ 32 rue Michel-Rodange, L-7248 Bereldange, Luxembourg.

L'étude de la pollution des rivières peut s'appuyer sur la présence/absence et le degré de développement des différentes espèces de bryophytes aquatiques. Les espèces subaquatiques se prêtent moins bien à cet exercice, parce qu'elles sont influencées davantage par d'autres facteurs que la pollution (Frahm 1998, Vanderpoorten et al. 1999). Du fait de la spécialisation de nombreuses espèces à telle microniche, la bryoflore aquatique peut donner des indications grossières sur l'état physique et chimique du milieu, avant même qu'on ait fait des analyses sophistiquées. Les ruisseaux, tels ceux de la Petite-Suisse luxembourgeoise ou des Ardennes, trahissent grossièrement leurs qualités chimiques et trophiques au premier coup d'oeil, selon qu'on y observe les cortèges caractéristiques (dans nos régions) des ruisseaux acides ou calcaires, oligotrophes ou eutrophes, propres ou pollués.

Empain (1973) a suggéré qu'une bioindication fiable exige des analyses quantitatives, au-delà des simples listes de présence d'espèces. Pourtant, ceci ne semble pas être nécessaire: en effet, Vanderpoorten et al. (1999) viennent de démontrer une corrélation étroite - au plan régional - entre la simple présence des principales bryophytes aquatiques et le niveau de la pollution organique (phosphates et nitrates) des cours d'eau de la plaine alsacienne.

Il ne faut cependant pas exagérer les capacités indicatrices des bryophytes aquatiques. Cela tient d'abord à des différences de comportement, selon les régions et bassins, qui ne sont pas toujours facilement explicables. Vanderpoorten et al. (1999), après d'autres, ont songé à une possible microévolution, donnant lieu à des écotypes différents selon les bassins; Frahm (1998) parle de génotypes différents. De plus, dans une même région homogène, les Vosges gréseuses, Frahm (1992) a trouvé des espèces différentes dans des ruisseaux voisins, présentant les mêmes conditions naturelles. Par ailleurs, on trouve côte à côte des espèces dont les seuils de tolérance ne sont pas symétriques: tantôt très étroits, tantôt très larges, au point de ne plus rien signifier. La concurrence interspécifique peut écarter des bryophytes qui seraient à leur optimum dans un milieu donné.

Un exemple éloquent de la variabilité écologique des bryophytes aquatiques est donné par *Scapania undulata*, et d'une manière générale par le *Scapanion undulatae* Philippi 1956: dans les Vosges ce groupement accompagne les ruisseaux faiblement minéralisés, mais au pH parfois élevé (Vanderpoorten & Klein 1999). En Saxe une variante de cette même association caractérise, au contraire, des milieux riches en minéraux, mais situés sur silicates (Marstaller 1990). Dans nos régions cette association caractérise, au mieux de son développement, les ruisselets et rivières oligotrophes, acides à quasiment neutres, de l'Oesling et de la Petite-Suisse.

On n'a qu'à jeter un coup d'oeil sur la littérature pour s'apercevoir, au demeurant, que les propriétés (pH, trophie, tolérance aux pollutions, etc.) reconnues aux espèces varient largement selon les auteurs. Ainsi les valeurs indicatrices proposées par Düll (1991) semblent-elles en partie contredites par les recherches ponctuelles plus récentes de Frahm (1992, 1998) ou de Vanderpoorten & Klein (1999). Il faudra sans doute nuancer davantage ces valeurs indicatrices, comme cela a été préconisé pour l'humidité de l'air, laquelle n'est pas à confondre avec celle du substrat (Werner 1998).

L'intérêt croissant porté aux bryophytes aquatiques entraîne parfois des résultats floristiques inattendus, voire la découverte d'espèces nouvelles pour la science, un phénomène peu banal en Europe moyenne, p. ex. *Platyhypnidium mutatum* (Ochyra & Vanderpoorten 1999). Ces découvertes tardives s'expliquent en partie pour des raisons d'inaccessibilité des sites (p. ex. dans le case de *P. mutatum* une cascade de la Forêt Noire).

La cartographie des bryophytes d'une rivière, répétée ultérieurement dans le cadre d'un suivi scientifique à long terme, fournit des indications précieuses sur l'évolution des rivières, non seulement du point de vue de la pollution - la qualité des eaux du Rhin s'est améliorée en 20 ans; la réapparition des certaines bryophytes le prouve (Frahm 1998) - mais aussi pour apprécier l'effet progressif des changements de climat. Ces derniers ont déjà été entrevus par Frahm (1991), alors qu'actuellement l'apparition et la réapparition de nombreuses bryophytes thermophiles et sensibles au gel confirme un certain radoucissement du climat de l'Europe occidentale et moyenne.

Pour toutes ces raisons, et afin de donner à de futures études réalisées sur notre territoire une base floristique correcte, je fais ici la synthèse des connaissances actuelles, en ce qui concerne les segments de rivière les plus importants et les plus significatifs de notre pays.

Cette étude est certes sommaire, mais elle se base sur des observations nombreuses et fiables. La plupart des observations d'espèces rares ont été publiées régulièrement depuis 1981 (De Zuttere et al. 1985, voir Werner 1999 pour le renvoi aux publications subséquentes). D'autres données proviennent de mes notes personnelles, relevés et communications reçues. Pour le parcours ardennais de la Sûre, le mémoire scientifique de Wolff (1985), complété par quelques communications personnelles de l'auteur, a été mis à profit. La récente cartographie de l'Oesling (Werner 1996) et de la Petite-Suisse (Hans 1998a) ont apporté des informations supplémentaires. Des renseignements précieux m'ont été communiqués, notamment, par Caspari et ses collègues sarrois. Un travail de terrain complémentaire, notamment pour la Syre, l'Attert, l'Alzette, la Moselle et un segment de la Sûre, a été effectué en novembre et décembre 1999.

Toutes les espèces citées ont fait l'objet d'un dépôt de specimen dans l'herbier de l'auteur, mais n'ont pas été récoltées chaque fois, sauf les espèces rares ou difficiles. La nomenclature utilisée au niveau spécifique est, sauf exception, celle de Corley et al. (1981), Corley & Crundwell (1991) (pour les mousses) et Grolle (1983) (pour les hépatiques).

2. Méthodologie

2.1. Segments de rivière retenus

J'ai retenu onze segments de rivière (fig. 1, tabl. 1-2) qui ne sont pas trop polluées, comportant encore une végétation bryophytique significative (l'Alzette supérieure a notamment été écartée pour cette raison) et qui sont bien explorées au point de vue floristique, tout au long de leur cours. De plus, j'ai pris en considération des limites des régions naturelles (Oesling, Gutland) et des discontinuités probables de la qualité des eaux, en raison des affluents.

Cinq segments se situent dans l'Oesling et six dans le Gutland. Une rivière, la Sûre, fait l'objet de deux segments dans l'Ardenne et deux dans le Bon Pays: de la frontière belge au lac de barrage de la Haute-Sûre, du barrage de la Haute-Sûre jusqu'à l'affluence de l'Alzette (Ettelbruck), d'Ettelbruck jusqu'à l'affluence de l'Our, et de l'affluence de l'Our dans la Sûre jusqu'à la Moselle (Wasserbillig).

Les autres segments de rivières choisis sont les suivants: l'Our en amont de Bettel (fig. 2), la Wark ardennaise (fig. 3, épisode de crue) et la Wiltz (en amont de Wiltz) dans l'Oesling; la Moselle frontalière, l'Alzette inférieure (en aval de Cruchten), l'Attert entre Rédange et Colmar-Berg, et la Syre en aval de Manternach dans le Gutland.

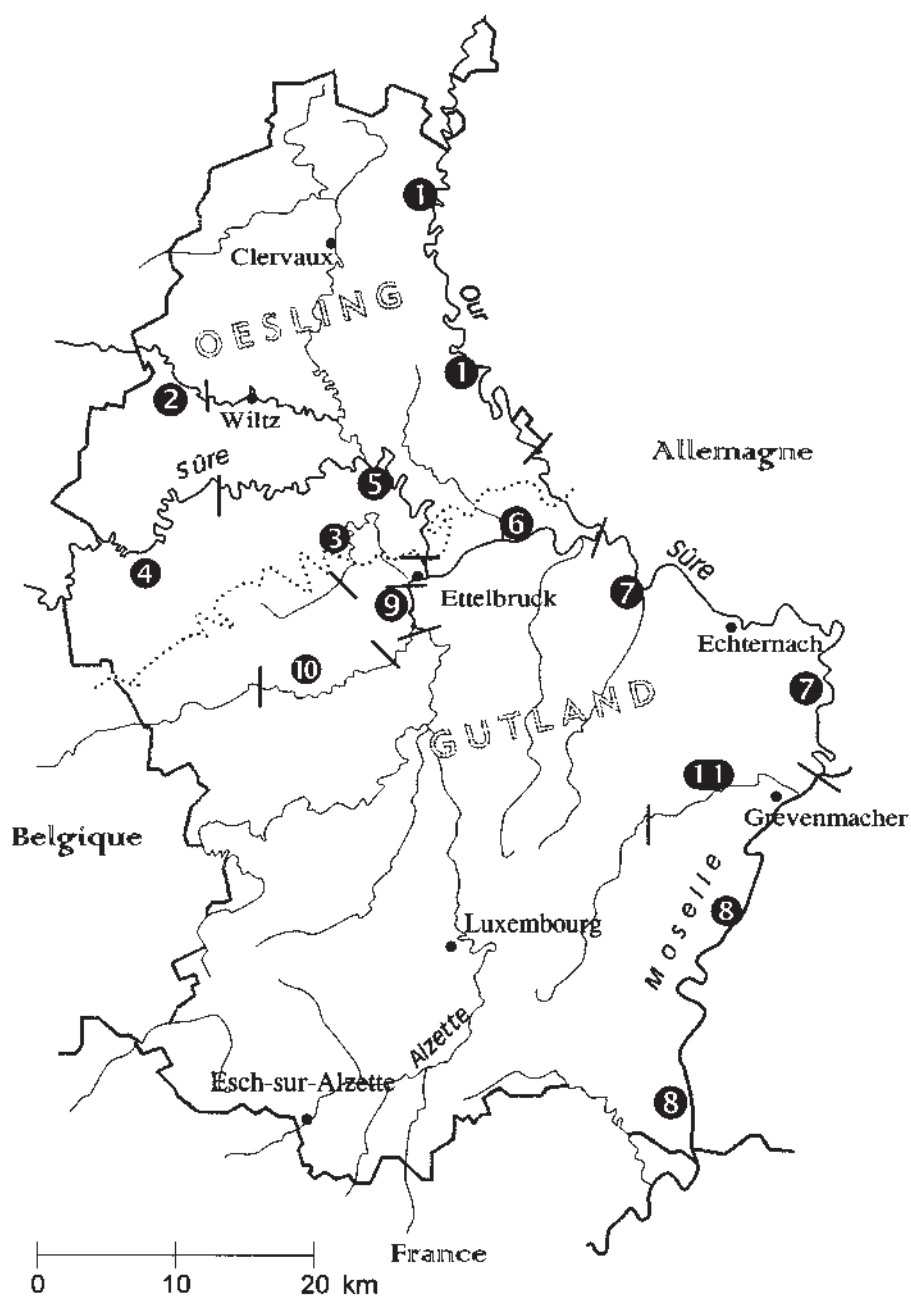


Fig. 1. Carte schématique du Luxembourg, permettant de situer les segments de rivière sélectionnés, marqués par deux petits traits perpendiculaires à la rivière.

Fig. 2. L'Our près de Tëntesmillen (Oesling) (en été, débit normal). Photo: J. Werner.

En ce qui concerne les rivières frontalières à l'est du pays, j'ai aussi tenu compte des récoltes faites en territoire allemand.

2.2. Les espèces étudiées

J'ai considéré les mousses et hépatiques aquatiques ou subaquatiques qui sont totalement immergées, quasiment sans interruption (p. ex. *Octodiceras fontanum*); celles qui sont généralement immergées, mais aussi parfois exondées (p. ex. *Fontinalis* spp., *Rhynchostegium riparoides*); celles qui sont régulièrement aspergées et submergées lors des crues (p. ex. *Cinclidotus* spp.); et celles qui sont submergées seulement lors des crues plus importantes, mais dont l'écologie est limitée, en général, aux bords de rivières, p. ex. *Orthotrichum rivulare* (Werner 1987). *Tortula latifolia* et *Leskea polycarpa* sont à rattacher à ce dernier groupe, bien que leur domaine écologique dépasse largement les bords de cours d'eau; de plus en plus souvent, semble-t-il, on note ces deux espèces sur les troncs d'arbres, parfois loin de l'eau.

Il est vrai que ce dernier paramètre est très aléatoire, alors que les bryophytes peuvent être plus ou moins exondées, en fonction du pH (Frahm 1998) et du degré de pollution (Frahm 1992). Le travail de terrain a effectivement montré que le niveau d'immersion des différentes espèces varie parfois de manière significative d'une rivière à une autre. Des travaux plus précis et détaillés restent à faire sous ce rapport, alors qu'ils dépasseraient le cadre de cette étude.

Les espèces mésophiles à hygrophiles, accidentelles et peu caractéristiques des milieux aquatiques, ont été écartées (p. ex. *Rhynchostegium murale*, *Schistidium apocarpum*).

Tabl. 1. Les bryophytes aquatiques des principales rivières du Luxembourg.

Présence: + présence documentée après 1975; (+) idem: écologie exceptionnelle, voir texte.

Segments de rivière: voir fig. 1.

Codification des espèces: 1) degré d'immersion (Imm.): aa totalement submergé, quasiment sans interruption; a: généralement submergé, sauf lors des basses eaux; sa: souvent émergé, sauf lors des crues; ssa: généralement émergé, sauf lors de crues importantes; 2) affinités chimiques (pH): A: acidophile; B: basiphile, calciphile; N: neutrophile, tolérant ou indifférent; 3) état trophique (troph.): o: eaux oligotrophes; m: eaux mésotrophes; e: eaux eutrophes; 4) espèces caractéristiques en phytosociologie (Phytosoc.): Brach. riv.: Brachythecion rivularis Hertel 1974 (alliance); Cincl. font.: Cinclidoto-Fissidenton crassipedis v. Hübschmann 1957 (alliance); Font.: Platyhypnidio-Fontinalietea antipyreticae Phil. 1956 (classe); Font. antip.: Fontinalion antipyreticae W. Koch 1936 (alliance); Lesk. pol.: Leskeion polycarpae Barkm. 1958 (alliance); Platyhyp. rusc.: Platyhypnidion rusciformis Phil. 1956 (alliance); Racom. acic.: Racomitriton acicularis v. Krus. 1945 (alliance).

Segment de rivière					1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Espèce	Imm.	pH	Troph.	Phytosoc.	OESLING					GUTLAND					
1er groupe	<i>Chiloscyphus pallescens</i>	sa	N	o	Brach. riv.				+						
	<i>Chiloscyphus polyanthos</i>	a	A/N	o/m?	Font.	+			+	+					
	<i>Climacium dendroides</i>	ssa	A	o	-	+									
	<i>Fissidens monguillonii</i>	ssa	A/N	o/m?	?				+						
	<i>Fissidens pusillus</i>	sa	A	o	Racom. acic.	+	+								
	<i>Fontinalis squamosa</i>	a	N	o	Racom. acic.		+			+					
	<i>Marsupella emarginata</i>	ssa	A	o/m	Racom. acic.	+									
	<i>Orhotrichum rivulare</i>	(s)sa	N	m	?		+	+		+					
	<i>Pellia endiviifolia</i>	ssa	N/B	o/m	-					+					
	<i>Plagiomnium medium</i>	(s)sa	N	m	?				+						
	<i>Porella cordaeana</i>	ssa	A	o	Racom. acic.					+					
	<i>Racomitrium aciculare</i>	sa	A	o/m	Racom. acic.	+				+					
2ème groupe	<i>Riccia fluitans</i> f. terr.	sa	N	m	?	+									
	<i>Scapania undulata</i>	(s)a	A	o/m	Racom. acic.	+			+						
	<i>Schistidium rivulare</i>	sa	A/N	o/m	Racom. acic.	+	+	+	+	+					
	<i>Amblystegium fluviatile</i>	(s)a	A/N	o/m	Font.	+	+	+	+	+	+	+			
	<i>Amblystegium riparium</i>	sa	N	m/e	Font. antip.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
	<i>Brachythecium plumosum</i>	sa	N	o/m	Racom. acic.			+							+
	<i>Brachythecium rivulare</i>	sa	N	o-e	Brach. riv.	+	+	+		+		+	+	+	+
	<i>Dichodontium pellucidum</i>	ssa	B	o/m	Font.				+				+		
	<i>Fissidens crassipes</i>	(s)sa	B	m/e	Cincl. font.				+		+	+	+	+	+
	<i>Fontinalis antipyretica</i>	a	N	o/m	Font. antip.	+	+	+	+	+	+		+	+	+
	<i>Hygrohypnum luridum</i>	ssa	N/B	o/m	Brach. riv.		+			+					+
	<i>Leskea polycarpa</i>	ssa	N/B	m/e	Lesk. pol.	+		+	+		+	+	+	+	
	<i>Marchantia polymorpha</i>	ssa	N/B	m/e	-	+				+	+			+	
3ème groupe	<i>Rhynchostegium riparoides</i>	a	N	o/m/e	Playhyp. rusc.	+	+	+	+	+	+			+	+
	<i>Scleropodium cespitans</i>	ssa	N	o-e	?			+				+			
	<i>Thamnobryum alopecurum</i>	sa	N/B	o/m	Playhyp. rusc.	+	+								+
	<i>Tortula latifolia</i>	ssa	N/B	m/e	Lesk. pol.	+		+		+	+	+	+	+	
	<i>Amblystegium humile</i>	sa	A/N	o/m	-							+			
	<i>Amblystegium tenax</i>	sa	B	o/m	Playhypn. rus.?						+	+			
	<i>Amblystegium varium</i>	ssa	N	m/e	?							+			
	<i>Bryum gemmiferum</i>	sa	N	e	-							+			
	<i>Bryum pallens</i>	ssa	A/N	o/m	-						+	+			
	<i>Cinclidotus fontinaloides</i>	sa	B	(o) m	Cincl. font.	(+)					+	+			+
	<i>Cinclidotus mucronatus</i>	ssa	B	m/e	Cincl. font.						+	+			+
	<i>Cinclidotus riparius</i>	sa	B	m/e	Cincl. font.					+	+	+	+		
	<i>Conocephalum conicum</i>	sa	N/B	o/m	Brach. riv.									+	+
	<i>Didymodon luridus</i>	ssa	B	m/e	-							+	+		
	<i>Didymodon nicholsonii</i>	ssa	B	m	?							+			
	<i>Didymodon sinuosus</i>	ssa	B	o/m	?						+	+		+	+
	<i>Didymodon spadiceus</i>	ssa	B	m/e	Brach. riv.								+	+	
	<i>Didymodon tophaceus</i>	ssa	B	o/m	-						+			+	
	<i>Lunularia cruciata</i>	ssa	B	m/e	?								+		
	<i>Octodieras fontanum</i>	aa	B	m/e	Font. antip.						+	+			
	<i>Rhynchostegiella curviseta</i>	ssa	B	o/m	?										+

Tabl. 2. Nombre d'espèces de bryophytes (sub-)aquatiques trouvées dans les différents segments de rivière.

Segment de rivière	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	Total
Oesling	8	4	2	5	8	-	-	-	-	-	-	15
Oesling & Gutland	9	6	10	7	8	8	6	7	7	8	7	14
Gutland	1	-	-	-	-	1	8	12	4	4	5	17
Total	18	10	12	12	16	9	14	19	11	12	12	46
Sûre				30								

2.3. Codification et classement des espèces

L'arrangement des espèces dans le tabl. 1 est fait de façon à les grouper selon qu'on les trouve uniquement dans les rivières de l'Oesling (groupe 1), du Gutland (groupe 3) ou dans les deux districts (groupe 2). Dans chaque groupe le classement est alphabétique.

Choisissant prudemment un “petit dénominateur commun” entre les publications parfois contradictoires citées dans l'introduction, notamment Empain (1973), Frahm (1992) et Vanderpoorten et al. (1999), j'ai distingué trois catégories de trophie (oligotrophe, mésotrophe, eutrophe) et trois catégories quant au niveau du pH (acidophiles, neutrophiles - pH entre 6 et 7, y compris les espèces indifférentes - basiphiles). Parfois deux catégories sont nommées pour des espèces à large spectre. Le degré d'immersion fait l'objet de quatre catégories définies à la légende du tabl. 1. Comme ce degré varie parfois selon les bassins, le comportement “traditionnel”, le plus fréquent, a servi de repère.

Il est évident que cette partie du travail est purement indicative et qu'elle suggère des observations et des analyses plus précises, avant qu'il soit possible de caractériser définitivement les bryophytes des cours d'eau luxembourgeois.

Fig. 3. La Wark en aval de Welscheid (Oesling) (en mars, inondation). Photo: J. Werner.

3. Résultats: analyse floristique et sociologique

3.1. Espèces rares ou remarquables

La sous-espèce type de *Marchantia polymorpha* (ssp. *polymorpha* = var. *aquatica* auct.) n'est pas à confondre avec la sous-espèce *ruderalis* Boisselier & Dubayle, la plus commune chez nous et la plus rudérale. Il se peut que la première soit moins nitrophile que la seconde (*M. polymorpha* ssp. *polymorpha* a été trouvée dans un ruisseau peu chargé de la Petite-Suisse). Le matériel de la vallée de l'Our (Rellesmühle, N Dasburg, leg. J. Werner, 1993) appartient indubitablement à la rare sous-espèce *polymorpha*.

Trois *Cinclidotus* sont connus actuellement de nos rivières (fig. 4):

La seule localité connue de l'Oesling de *Cinclidotus fontinaloides* connaît une écologie particulière: les berges quotidiennement exondées du lac de barrage de l'Our (Werner 1994). Dans le Gutland la mousse est connue e.a. de la Moselle, de la Sûre et de la Syre.

Cinclidotus mucronatus est une mousse subocéanique-subméditerranéenne, subaquatique dans nos régions, menacée peut-être en raison des aménagements et des nettoyages de plus en plus étendus le long de nos rivières. Je l'ai toutefois encore retrouvée le long de la Moselle et de la Syre inférieure (leg. J. Werner, 12.1999, carré IFBL L9.43), toujours en petite quantité. Elle est connue également de la rive allemande de la Moselle, en territoire sarrois (S. Caspari comm. pers.).

Cinclidotus riparius est la plus largement répandue des trois espèces: elle a été observée plusieurs fois dans la Sûre (Gutland), dans la Moselle et dans l'Alzette inférieure.

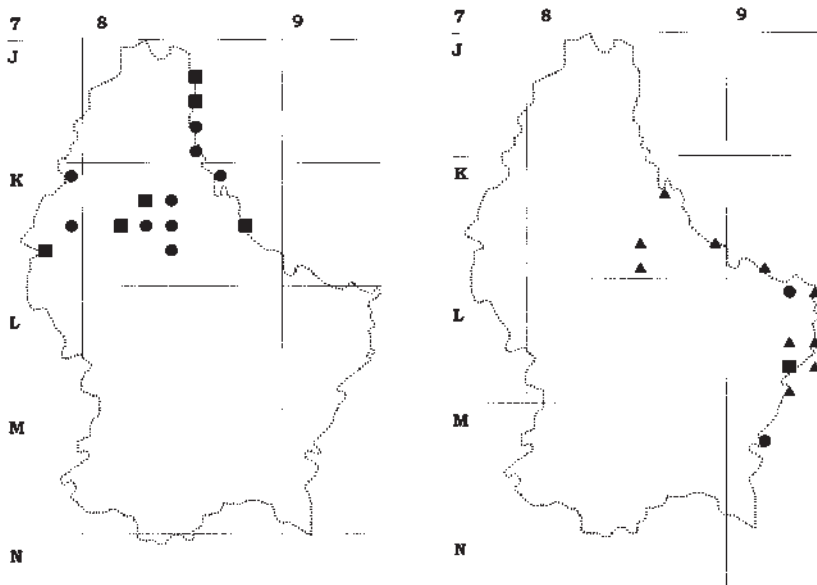


Fig. 4. Cartes de répartitions (réseau IFBL, mailles de 16 km²). A gauche: *Schistidium rivulare* (les carrés représentent des données d'herbier, les ronds de simples observations). A droite: *Cinclidotus* spp., carte cumulative (carré: 3 espèces; rond: 2 espèces; triangle: 1 espèce).

Fissidens monguillonii et *Plagiomnium medium* avaient été signalés par De Zuttere et al. (1992) dans la vallée supérieure de la Sûre (segment 4); ces espèces amphibies rares colonisaient les berges terreuses de la rivière. La même publication contient la seule référence à *Fissidens crassipes* de l'Oesling.

Fontinalis squamosa est une mousse généralement submergée, recherchant les eaux froides. On la rencontre en masse dans les montagnes siliceuses d'une grande partie du continent, mais dans des eaux dont le pH dépasse parfois 7 (Frahm 1998). Elle n'est connue que de la Wiltz supérieure et de la Sûre ardennaise (segment 5), où elle est très rare.

Lunularia cruciata est une espèce échappée des serres, d'origine subtropicale: elle caractérise des milieux assez riches en éléments nutritifs, en site protégé et humide, dans les vallées où les températures moyennes de janvier sont positives. Elle semble en expansion probablement à cause du léger réchauffement récent de notre climat et parce qu'elle supporte bien l'eutrophie.

Orthotrichum rivulare est une mousse pour laquelle seulement quelques localités sont connues de Belgique et de l'Eifel. Les populations luxembourgeoises (Wark, Wiltz, Sûre) étaient munies de sporogones mûrs. A l'exception peut-être de la Wark (Werner 1987), la présence de cette mousse au Luxembourg semble précaire.

Riccia fluitans est une hépatique thalleuse flottante, dont l'accomodat terrestre, observé par l'auteur et L. Reichling près de Tëntesmillen (Our) il y a environ quinze ans, n'a plus été revue depuis lors.

Rhynchostegiella curviseta, caractérisant les lits de ruisselets et torrents empierrés, calcaires, généralement à sec en été, a été trouvé sur un îlot de pierres dolomitiques dans la Syre. Hans (1998b) a consacré une étude écologique, chorologique et phytosociologique à cette mousse; sa carte de répartition est cependant fort incomplète en ce qui concerne le Luxembourg.

Scleropodium cespitans est une mousse pleurocarpe subaquatique de la façade océanique, rarement observée à l'intérieur du continent; elle semble plutôt méconnue que rare (Sesterhenn & Caspari 1998). La localité mosellane est en territoire allemand (S. Caspari comm. pers.); la seule localité luxembourgeoise connue se situe à Welscheid (Wark), soc. *Orthotrichum rivulare* (Werner 1999).

Amblystegium varium est une mousse pleurocarpe mal connue - et souvent mal nommée - mais certainement assez rare. Elle est typique des sites subaquatiques en milieu calcaire et supporte l'eutrophie. A une vingtaine de km au sud de Remich il existe une localité près de Malling/Rettel (Lorraine), également aux bords de la Moselle (Werner 1990, t! Meinunger).

3.2. Richesse floristique

Pour l'ensemble des cours d'eau retenus, et compte tenu de la faible étendue du territoire luxembourgeois, la diversité des bryophytes - telle qu'elle se manifeste par le nombre et des affinités diverses des espèces présentes - est remarquable. Cette richesse témoigne de conditions édaphiques et trophiques fort variées; elle traduit aussi le fait que quelques berges de rivières sont par endroits proches de l'état naturel (Syre, Our) ou peu aménagées (Alzette inférieure, Sûre p.p.). L'exploration systématique complémentaire entreprise en novembre/décembre 1999 a également été bénéfique.

J'ai donc relevé 46 espèces au total, soit environ 8% de la bryoflore luxembourgeoise; à ce chiffre s'ajoutent une vingtaine d'espèces subaquatiques, mésophiles à hygrophiles, plutôt accidentelles dans ce milieu et que j'ai écartées pour cette étude.

En ce qui concerne les segments de rivière individuels on peut faire quelques constatations intéressantes.

On notera la richesse de l'Our ardennaise (18 espèces), laquelle est surtout qualitative, alors que les bords de rivière rocheux et les retenues d'eau, abondamment couverts de bryophytes, sont beaucoup plus fréquents dans la vallée de la Sûre.

Dans la Sûre, on trouve 22 espèces dans le parcours ardennais et 17 dans le parcours en district lorrain, et au total 30 espèces.

Le nombre important d'espèces (19) dans la Moselle, pourtant connue pour être polluée et hyperaménagée, est remarquable (voir ci-dessous).

Aucune rivière de notre échantillon ne possède moins de 10 bryophytes (sub-) aquatiques, et la moyenne s'établit à 15 espèces.

Malgré de nombreuses recherches ciblées, il est vraisemblable que l'une ou l'autre espèce de bryophyte soit passée inaperçue. Cela provient du fait que plusieurs espèces sont difficiles à trouver, parce qu'elles sont cachées par des algues (p. ex. *Octodicerias* spp.), ou alors parce qu'elles se trouvent en petite quantité (p. ex. *Scleropodium cespitans*) (Sesterhenn & Caspari 1998, Werner 1999) ou, enfin, parce que des sites plus dangereux n'ont pas été analysés (écluses de la Moselle et passages rapides de la Sûre ou de l'Our).

3.3. Esquisse phytosociologique sur base des espèces caractéristiques présentes

La composition des associations de cryptogames aquatiques se détermine surtout en fonction du degré et de la durée d'immersion (Empain 1973), mais aussi en fonction du niveau trophique des eaux et du pH, comme nous venons de le voir plus haut. Notons à ce propos qu'une même espèce, possédant un large spectre écologique, peut participer à différentes associations, selon qu'elle est plus ou moins longtemps ou souvent immergée. Marstaller (1990) en donne un exemple éloquent dans ses relevés de l'Elbsandsteingebirge, à propos de *Scapania undulata*. Par conséquent, la phytosociologie des bryophytes n'est pas aisée en milieu aquatique.

Sauf ponctuellement pour *Orthotrichum rivulare* (Werner 1987), il ne semble pas y avoir eu à ce jour de travail phytosociologique aux bords des rivières luxembourgeoises. On peut cependant - grossièrement - esquisser la nature des groupements aquatiques de bryophytes présents, du moins au niveau de l'alliance. Le nom de cinq alliances de la classe des Fontinaletea antipyreticae von Hübschmann 1957 présentes au Luxembourg apparaissent plusieurs fois au tabl. 1 (nomenclature selon Marstaller 1993 et von Hübschmann 1986): *Racomitrium acicularis* v. Krus. (=Scapanion undulatae Phil. 1956), *Platyhypnidium rusciformis* Phil. 1956 (=Rhynchostegion riparoidis Waldheim 1944), *Brachythecion rivularis* Hertel 1974, *Cinclidotia fontinaloidis* Philippi 1956 (=Cinclidoto-Fissidentia crassipedis von Hübschmann 1957) et *Fontinalia antipyreticae* W. Koch 1936.

A cela s'ajoute une sixième alliance, le *Leskeion polycarpae* Barkm. 1958, que Marstaller (1993) place dans l'ordre des *Orthotrichetalia* Had. in Kl. et Had. 1944, à côté d'autres groupements essentiellement épiphytiques. Les deux espèces

concernées (*Leskea polycarpa* et *Tortula latifolia*) sont effectivement tant épiphytiques que subaquatiques dans notre pays. Le Leskeo-Leptodicyetum riparii (Krus. 1945) von Hübschmann 1953 - que von Hübschmann (1986) place dans la classe des Fontinaletea antipyreticae - est peut-être une variante hydrophile du Leskeion polycarpae; on ne peut en dire plus, évidemment, sans effectuer de nouvelles recherches phytosociologiques.

Didymodon sinuosus, une pottiacée mésophile à hygrophile basiphile et un peu thermophile, semble souvent accompagner *Leskea polycarpa* et *Tortula latifolia* dans le Gutland luxembourgeois.

Les espèces du Scapanion se rencontrent exclusivement dans l'Oesling, dans les eaux faiblement minéralisées, pH légèrement acide ou proche de la neutralité, débit assez rapide, oligotrophie, peu de calcaire (Sûre: Wolff 1987, Wark: Werner 1987). Le Cinclidotion fontinaloidis, au contraire, caractérise les rivières plus lentes du Gutland, assez eutrophes et riches en calcaire. Les quatre autres alliances phytosociologiques pourront être mises en évidence dans les deux districts, le Leskeion polycarpae étant toutefois plus rare et moins riche dans l'Oesling.

Schistidium rivulare (fig. 4) est placé dans le Cinclidotion fontinaloidis par von Hübschmann (1986). Or, au Luxembourg, comme dans de nombreuses régions allemandes, on ne trouve pas cette mousse ensemble avec le cortège des *Cinclidotus*. Par contre, elle est abondante dans toutes les rivières étudiées de l'Oesling. Marstaller (1993) en fait une espèce caractéristique du Racomitron acicularis, ce qui correspond bien à mes observations.

4. Discussion

4.1. Ecologie et qualité des eaux

Le gradient Oesling - Gutland

Comme nous venons déjà de l'esquisser dans l'approche phytosociologique, le tabl. 1 fait apparaître un gradient de nos rivières de l'Oesling (amont) vers le Gutland (aval), particulièrement évident dans le cas de la Sûre, étudiée sur deux segments dans chacune des deux régions. Les segments de l'Oesling comportent plusieurs espèces inconnues aux rivières du Gutland (tabl. 1: 1^{er} groupe). Ce sont soit des espèces acidophiles, soit des espèces fuyant les eaux eutrophes. Dans l'Oesling on trouve plusieurs raretés floristiques, recherchant des eaux rapides. Les segments du Gutland, de leur côté, s'enrichissent des mousses typiques des cours d'eaux mésotrophes à eutrophes, à débit plus faible (tabl. 1, 3^{ème} groupe), assez riches en calcaire, notamment des trois *Cinclidotus* connus du Luxembourg. Entre les deux groupes extrêmes s'intercale près d'un tiers des espèces (tabl. 1, 2^{ème} groupe), les plus fréquentes, qu'on rencontre dans les deux districts, indifféremment.

La transition amont-aval est progressive: p. ex. le segment 6 (Sûre 3) est encore très pauvre en espèces du Cinclidotion. Il est vrai que le segment 4 (Sûre 1) comporte moins d'espèces du premier groupe que le segment 5 (Sûre 2). On peut facilement y voir la traduction d'un état trophique meilleur dans la portion terminale de la Sûre ardennaise, que dans la région de Martelange, notablement polluée, du moins dans un passé récent (Wolff 1985, 1987).

Le cas de la Moselle

Il est surprenant de retrouver *Amblystegium fluviatile* dans des eaux notoirement eutrophes de la Moselle. Jusqu'à présent il avait semblé qu'au Luxembourg cette mousse caractériserait uniquement les cours d'eaux plutôt oligotrophes (Werner 1996, Vanderpoorten & Klein 1999). Alors que ce même type de comportement vient d'être mis en évidence dans des cours d'eau eutrophes de la plaine alsacienne (Vanderpoorten & Klein 1999), on peut effectivement songer à la présence de deux écotypes différents.

La même réflexion est suggérée par la présence d'*Amblystegium humile* aux bords de la Moselle, alors que cette espèce rare était seulement connue de prairies marécageuses en milieu oligotrophe à mésotrophe (Werner 1997).

En ce qui concerne l'impressionnante richesse en espèces (19) constatée sur la trentaine de kilomètres de la Moselle germano-luxembourgeoise, on doit souligner que la bryoflore proprement aquatique y est réduite à *Octodicerias fontanum*, *Rhynchostegium riparoides* et *Fontinalis antipyretica*, présents dans presque tous les autres cours d'eau, y manquent apparemment, au profit d'une intense couverture d'algues. Notons à ce propos que Philippi (1993) a constaté la même sensibilité de ces deux espèces dans le Main près de Francfort. Les 18 autres espèces présentes sont très nettement subaquatiques: elles ne sont immergées que lors des importantes et régulières crues d'hiver et de printemps, qui diluent fortement la pollution et l'eutrophie. P. ex. *Cinclidotus riparius* colonise des espaces plus souvent exondés que cela n'est le cas dans la Sûre, assez eutrophe, mais moins polluée. C'est pourquoi Frahm (1998) insiste sur le niveau variable d'immersion des espèces, en fonction du degré de pollution d'une rivière.

A propos de l'Alzette et de la Syre

On est frappé par la diversité inattendue de la bryoflore aquatique du cours inférieur de l'Alzette, rivière connue pour être très polluée. Outre *Cinclidotus riparius* - bien développé - on y trouve *Fontinalis antipyretica*, qui fuit la pollution extrême. Mes observations rejoignent les travaux de Spahn & Hoffmann (1998) qui ont conclu à une baisse de la charge polluante sur ce dernier segment.

La Syre inférieure est un cours d'eau à part, grâce e. a. à un environnement encore proche de l'état naturel: les îlots de pierres et les berges densément boisées témoignent d'une intervention humaine peu importante. La flore aquatique est riche, entièrement calcicole. Elle comporte quelques espèces plutôt oligotrophes, rencontrées généralement dans les lits de petits ruisselets (p. ex. *Brachythecium plumosum*, *Rhynchostegiella curviseta*, *Hygrohypnum luridum*).

Corrélations avec les données hydrobiologiques et chimiques

L'Administration de l'Environnement (1999) a publié deux récentes cartes traduisant la qualité de l'eau de nos rivières. La première, basée sur des analyses biochimiques, classe les segments en cinq catégories, allant de non pollués à très gravement pollués; les observations correspondantes furent réalisées en été 1998. La deuxième carte, dressée selon des méthodes hydrobiologiques avérées, se base sur des analyses faites en 1995. Des données ponctuelles très récentes (1999) m'ont été communiquées par N. Welschbillig. Cette carte distingue quatre degrés de pollution allant d'une bonne qualité biologique (oligosaprobe) à une grave pollution (polysaprobe).

A ce stade, des corrélations avec nos données floristiques apparaissent hasardeuses à établir. Le nombre de stations de mesurage donne lieu à un compartimentage assez important de nos rivières, notamment en ce qui concerne la Sûre, dont la qualité de l'eau semble varier fortement de segment à segment.

Il faut songer aussi que la végétation actuelle est une résultante de la "qualité passée significative cumulée" des rivières. Des données ponctuelles, telles les analyses biochimiques, n'expliquent pas nécessairement le statu quo floristique. Il faut songer, d'autre part, que la qualité hydrobiologique est constatée sur base de la présence de certains macroinvertébrés qui peuvent être influencés, le cas échéant, par d'autres facteurs que la pollution, p. ex. la vitesse de l'eau et la teneur en oxygène (N. Welschbillig comm. pers.).

Ces restrictions étant faites, on peut toutefois noter, pour l'Our, la Wark et la Wiltz (rivières de l'Oesling) ainsi pour que la Syre (rivière du Gutland), une bonne corrélation entre la qualité de l'eau et la richesse bryologique. Ces rivières sont d'une qualité hydrologique bonne à assez bonne, tant sur le plan biochimique que sur le plan hydrobiologique. En fait c'est dans ces rivières que nous rencontrons le plus grand nombre d'espèces oligotrophes et/ou sensibles à la pollution (*Fontinalis* spp., *Scapania undulata*, *Marsupella emarginata*, *Rhynchostegiella curviseta*, etc.) et le plus petit nombre de bryophytes tolérant l'eutrophie et la pollution (*Amblystegium riparium*, *Tortula latifolia*).

La situation moins bonne de la Moselle (surtout au plan hydrobiologique) et de l'Alzette (surtout au plan biochimique) transparaît dans les listes floristiques, avec un nombre important d'espèces présentes tolérant l'eutrophie, et dans l'absence de *Fontinalis antipyretica* (sauf dans l'Alzette inférieure) et de *Rhynchostegium riparoides*. Le nombre important d'espèces notablement moins immergées que d'habitude a été signalé plus haut pour la Moselle, qui souffre d'ailleurs aussi d'une pollution aux chlorides (Administration de l'Environnement 1999).

4.2. Bryophytes des autres cours d'eau et espèces potentielles

Autres bryophytes aquatiques du Luxembourg

Fissidens rufulus avait été trouvé deux fois dans la Petite-Suisse, il y a quelques décennies (De Zuttere et al. 1985). Tout porte à croire que cette mousse a disparu entretemps. *Hookeria lucens*, mousse subocéanique, qui est fréquente p. ex. en Bretagne et dans les Vosges occidentales, est très rare au Luxembourg en général, mais borde en abondance un ruisseau de la Petite-Suisse, où on a découvert aussi le remarquable *Dichodontium flavescens* (Werner 1999, Werner in prep.).

Quelques rares ruisseaux acides du NW de l'Oesling et de la Petite-Suisse (Biirkbaach, Haupeschaach) sont bordées de sphaignes et d'autres mousses des marécages (*Calliigon* spp.).

Espèces potentielles

Une espèce de mousse, fréquente dans quelques grands fleuves européens, semble en expansion et sera peut-être trouvée à l'avenir dans la Moselle luxembourgeoise, comme elle l'a été largement dans le Rhin ces dernières décennies. Il s'agit de *Cinclidotus danubicus*, que von Hübschmann (1967) avait récolté en aval de Trêves, peu avant la canalisation. Dans cette même rivière, ainsi que dans la Sûre, on pourrait

récolter le rare *Fissidens arnoldii*, qui existe dans certaines rivières allemandes (Philippi 1993).

Rhynchostegium alopecuroides, espèce océanique-méditerranéenne, trouvée dans le Hunsrück sarrois (Caspari et al. 1998), pourrait se rencontrer en Ardenne luxembourgeoise, bien que le nombre de ruisseaux acides et oligotrophes potentiels soit plutôt faible.

Quant aux espèces (sub-)océaniques-montagnardes acidophiles, telles que *Nardia compressa*, *Nardia insecta* et *Hyocomium armoricum*, accompagnatrices de torrents froids, acides et peu minéralisés, il y a peu de chance de les découvrir chez nous, parce que les conditions climatiques, hydrologiques et géologiques sont différentes; on les trouve cependant à quelques dizaines de km seulement de nos frontières, dans les Hautes-Fagnes et dans le Hunsrück occidental (Schumacker comm. pers., Werner & Holz 1993).

4.3. Conclusions

Ce rapide tour d'horizon à propos des bryophytes (sub)aquatiques du Luxembourg a illustré la diversité et la richesse de cette flore qui se prête bien pour des études environnementales, surtout si l'on nuance et complète les données brutes de présence/absence par des recherches phytosociologiques ou écologiques.

Dans ce contexte il sera indispensable d'observer exactement, bassin par bassin, le degré d'immersion variable des espèces concernées, ce qui impliquera de fréquentes visites tant lors des basses eaux, que lors des crues et des jours de débit normal. La coordination étroite avec les autres méthodes de détection des pollutions (notamment les méthodes hydrobiologique et biochimique) sera primordiale: les observations floristiques et phytosociologiques devraient être effectuées dans les mêmes localités. Il est vrai que des supports naturels indispensables aux microniches des bryophytes pourront y manquer (p. ex. des pierres ou rochers, plongeant dans des eaux possédant un certain courant).

Les connaissances floristiques sortent souvent améliorées des recherches appliquées. Il est certain aussi que la synthèse des connaissances floristiques et autécologiques existantes peut stimuler et orienter toutes sortes de recherches appliquées.

Remerciements

Un grand merci revient à Mme N. Welschbillig qui m'a procuré et expliqué la documentation relative à la mesure de la qualité des eaux au Luxembourg. Je remercie également M. S. Caspari pour ses communications relatives à la vallée de la Moselle germano-luxembourgeoise, et Mme C. Wolff, qui m'avait communiqué ses observations et mis à ma disposition certains échantillons prélevés il y a une quinzaine d'années.

Références

Administration de l'Environnement, 1999. - Eist Waasser. - Informationsschrift zum Thema Trinkwasserversorgung, Abwasserbehandlung und Gewässerschutz in Luxemburg, 2e édition, Luxembourg, 52 pp.

- Caspari, S., P. Wolff & K. Offner, 1998. - Bemerkungen zur Verbreitung, Morphologie und Oekologie des Laubmooses *Rhynchostegium alopecuroides* (Brid.) A. J. E. Sm. im saarländischen Hochvorland. - *Delattinia* 24: 47-56.
- Corley, M. F. V., A. C. Crundwell, R. Düll, O. Hill & A. J. E. Smith, 1981. - Mosses of Europe and the Azores; an annotated list of species, with synonyms from the recent literature. - *J. Bryol.* 11: 609-689.
- Corley, M. F. V. & A. C. Crundwell, 1991. - Additions and amendments to the mosses of Europe and the Azores. - *J. Bryol.* 16: 337-356.
- De Zuttere, P., A. Sotiaux & O. Sotiaux, 1992. - Bryophytes nouvelles ou rares en Haute-Sûre Luxembourgaise (Oesling, G.-D. de Luxembourg), entre Martelange et Esch-sur-Sûre. - *Nowellia bryologica* 1: 21-25.
- De Zuttere, P., J. Werner, & R. Schumacker, 1985. - La bryoflore du Grand-Duché de Luxembourg, taxons nouveaux, rares ou méconnus. - *Trav. Scient. Musée Nat. Hist. Nat. Lux.* 5: 1-153.
- Düll, R., 1991. - Indicator Values of Mosses and Liverworts. - In: Indicator values of plants in Central Europe (éd. par H. Ellenberg, H. E. Weber, R. Düll, V. Wirth, W. Werner & D. Paulißen), Göttingen, Erich Glatze, 175-214.
- Empain, A., 1973. - La végétation bryophytique aquatique et subaquatique de la Sambre belge, son déterminisme écologique et ses relations avec la pollution des eaux. - *Lejeunia* 69: 1-58.
- Frahm, J. P., 1991. - Klimabedingte Veränderungen in unserer Moosflora ? - *Bryologische Rundbriefe* 5: 8.
- Frahm, J. P., 1992. - Ein Beitrag zur Wassermoosvegetation der Vogesen. - *Herzogia* 9: 141-148.
- Frahm, J. P., 1998. - Moose als Bioindikatoren. - *Quelle & Meyer, Wiesbaden*, 187 pp.
- Grolle, R., 1983. - Hepatics of Europe including the Azores: an annotated list of species, with synonyms from the recent literature. - *J. Bryol.* 12: 403-459.
- Hans, F., 1998a. - Die Moosflora der Kleinen Luxemburger Schweiz (Großherzogtum Luxemburg). Eine systematische Rasterkartierung als Basis für den Mooschutz. - *Trav. Scient. Nat. Musée Hist. Nat. Lux.* 28: 1-177.
- Hans, F., 1998b. - Beitrag zur Kenntnis der Oekologie, Soziologie und Verbreitung des Laubmooses *Rhynchostegiella curviseta* (Brid.) Limpr. im Saarland und angrenzenden Gebieten. - *Delattinia* 24: 75-80.
- Marstaller, R., 1990. - Bemerkenswerte Moosgesellschaften im sächsischen Elbsandsteingebirge. - *Abh. Ber. Naturkundemus., Görlitz* 63(7): 1-49.
- Marstaller, R., 1993. - Systematische Übersicht über die Moosgesellschaften Zentraleuropas. - *Herzogia* 9: 513-541.
- Mersch, J. & M. Kass, 1994. - La mousse aquatique *Fontinalis antipyretica* comme traceur de la contamination radioactive de la Moselle en aval de la centrale nucléaire de Cattenom. - *Bull. Soc. Nat. luxemb.* 95: 109-118.
- Ochyra, R. & A. Vanderpoorten, 1999. - *Platyhypnidium mutatum*, a mysterious moss from Germany. - *J. Bryol.* 21: 183-190.
- Philippi, G., 1993. - Die Wassermoosgesellschaften am mittleren und unteren Main und seinen Seitenflüssen. - *Herzogia* 9: 475-511.
- Sesterhenn, G. & S. Caspari, 1998. - *Scleropodium cespitans* (Müll. Hal.) L. F. Koch (Bryophyta, Brachytheciaceae) in Südwestdeutschland. - *Delattinia* 24: 219-226.
- Spahn, P. & L. Hoffmann, 1998. - Spatio-temporal development of the aquatic vegetation of the Alzette river. - *Belgian Journal of Botany* 131: 3-12.

- Vanderpoorten, A., J. P. Klein, H. Stieperaere & M. Trémolières, 1999. - Variation of aquatic bryophyte assemblages in the Rhine Rift related to water quality. 1. The Alsatian Rhine Floodplains. - J. Bryol. 21: 17-24.
- Vanderpoorten, A. & J. P. Klein, 1999. - Variation of aquatic bryophyte assemblages in the Rhine Rift related to water quality. 2. The waterfalls of the Vosges and the Black Forest. - J. Bryol. 21: 109-116.
- von Hübschmann, A., 1967. - Über die Moosgesellschaften und das Vorkommen der Moose in den übrigen Pflanzengesellschaften des Moseltales. - Schriftenreihe für Vegetationskunde, Bad Godesberg 2(2): 63-121.
- von Hübschmann, A., 1986. - Prodromus der Moosgesellschaften Zentraleuropas. - J. Cramer, Berlin, 413 pp.
- Werner, J., 1987. - *Orthotrichum rivulare* Turn. (Musci) dans l'Oesling et quelques autres espèces nouvelles ou rares de la bryoflore du Grand-Duché de Luxembourg. - Dumortiera 38: 12-19.
- Werner, J., 1990. - La flore bryologique des environs de Sierck-les-Bains (Lorraine) et son intérêt phytogéographique. - Cryptogamie, Bryol. Lichénol. 11: 255-266.
- Werner, J., 1992. - Die Moosflora des Buntsandsteingebietes nördlich von Trier (Rheinland-Pfalz). - Herzogia 9: 115-139.
- Werner, J. 1994. - Observations bryologiques au Grand-Duché de Luxembourg. 10e série: 1993. - Bull. Soc. Nat. luxemb. 95: 135-142.
- Werner, J., 1996. - Die Moosflora des Luxemburger Oeslings. - Trav. Scient. Nat. Musée Hist. Nat. Lux. 24: 1-85.
- Werner, J., 1997. - Observations bryologiques au Grand-Duché de Luxembourg. 13e série: 1996. - Bull. Soc. Nat. luxemb. 98: 61-68.
- Werner, J., 1998. - Einige Bemerkungen zu den Zeigerwerten für Moose. - Herzogia 13: 101-106.
- Werner, J., 1999. - Première mise à jour critique de la check-list des bryophytes du Grand-Duché de Luxembourg. - Lejeunia 161: 1-25.
- Werner, J. & I. Holz, 1993. - Einige bemerkenswerte Moose aus dem Osburger Hochwald (Westlicher Hunsrück, Rheinland-Pfalz). - Decheniana 147: 120-126.
- Wolff, C., 1985. - Analyse de la végétation aquatique et de la végétation riveraine de la Haute-Sûre en fonction de la perturbation du milieu. - Mémoire scientifique d'aspirant-professeur, Luxembourg, 237 pp. Non publié.
- Wolff, C., 1987. - Analyse de la végétation aquatique et de la végétation riveraine de la Haute-Sûre en fonction de la perturbation du milieu. - Bull. Soc. Nat. luxemb. 87: 1-52.