

***Ephemerum cohaerens* (Hedw.) Hampe, répartition et écologie en France**

Vincent HUGONNOT^a, Pierre BOUDIER^b & Jeannette CHAVOUTIER^c,

^a*Le Bourg, 43270 Varennes Saint Honorat*

^b*Muséum des Sciences Naturelles et de Préhistoire, 5 bis bd. de la Courtille,
28000 Chartres*

^c*Les Hespérides, 12, rue Alice Eynard, 73100 Aix-les-Bains*

(Reçu le 3 mars 2005, accepté le 5 février 2007)

Résumé – *Ephemerum cohaerens* est une espèce connue en Amérique du Nord, en Asie et en Europe. En France, deux localités sont connues d'après l'examen de la littérature scientifique. L'une d'elle, devenue classique, se situe dans le département du Bas-Rhin et l'autre dans les Deux-Sèvres. Dans la présente contribution, les auteurs fournissent 5 nouvelles localités, dans les départements de l'Eure-et-Loir, de la Savoie et de l'Isère. *Ephemerum cohaerens* est une espèce strictement hygrophile et héliophile qui peut croître dans un grand nombre de biotopes, les plus typiques étant les vases exondées des marges de plans d'eau et de lacs. *Ephemerum cohaerens* est avant tout une espèce dont la stratégie repose sur la multiplication sexuée et la production de spores mais il n'est pas exclu que cette espèce puisse également, à l'instar d'autres éphémérophytes, présenter une certaine tendance à la multiplication végétative par le biais de fragments de protonéma et de propagules tubériformes. *Ephemerum cohaerens* est un taxon strictement dépendant des perturbations naturelles affectant certains habitats à forte dynamique de renouvellement des surfaces tels que les lacs et les rivières. La gestion des habitats à *Ephemerum cohaerens* implique la maîtrise des facteurs de perturbation des couches superficielles du substrat.

***Ephemerum cohaerens* / France / écologie / stratégie / distribution**

Abstract – *Ephemerum cohaerens* is a widely spread species that has been mentioned in North America, Asia and Europe. In France, a bibliographical survey yielded 2 localities, the classic one of Bas-Rhin and that of Deux-Sèvres. In the present account the authors provide 5 additional localities, in the departments of Eure-et-Loir, Savoie and Isère. *Ephemerum cohaerens* is a strictly hygrophilous and heliophilous taxon that thrives in a great number of different habitats, the most typical one being marginal reservoir and lake mud which have been exposed after long period of submergence and also stubble fields. *Ephemerum cohaerens* evidently rely on sexual production of spores but asexual reproduction, by means of protonematal fragments and tubers, should also be considered in assessing its strategy. It appears that *Ephemerum cohaerens* is most probably a taxon that was strictly dependent upon disturbance that characterizes the natural dynamic of many habitats such as lakes or river. Adequate managing should be based on periodic disturbance of the superficial substratum layers.

***Ephemerum cohaerens* / France / ecology / strategy / distribution**

INTRODUCTION

Le genre *Ephemerum* Hampe, tel que circonscrit dans les travaux modernes (en excluant le genre *Micromitrium* Austin), compte 9 espèces en Europe. Tandis que *Ephemerum serratum* (Hedw.) Hampe, *E. minutissimum* Lindb., deux taxons ayant fait l'objet de controverses quant à leur véritable valeur taxonomique (voir à ce sujet Douin, 1907a & b ; Bryan, 1957), et *E. recurvifolium* (Dicks.) Boulay sont relativement répandues en France, les autres espèces, et notamment *E. cohaerens* (Hedw.) Hampe, mais aussi *E. sessile* (Bruch) Müll. Hal., et *E. stellatum* H. Philib., passent généralement pour de grandes raretés de la flore bryophytique. *Ephemerum spinulosum* Bruch & Schimp. ex Schimp. a été découvert très récemment dans le nord de l'Irlande (Holyoak, 2001) puis dans le nord-est de l'Espagne (Infante & Heras, 2005), tandis qu'*Ephemerum hibernicum* Holyoak & V.S. Bryan a été décrit en 2005 sur des récoltes irlandaises (Holyoak & Bryan, 2005). Enfin, *Ephemerum crassinervium* (Schwägr.) Hampe var. *crassinervium* a été mentionné en Allemagne (Bryan, 2005).

Ephemerum cohaerens (Hedw.) Hampe est une « mousse naine » peu connue des bryologues. Elle présente une aire disjointe, étant recensée dans la partie est de l'Amérique du Nord (Bryan & Anderson, 1957 ; Crum & Anderson, 1981 ; Bryan, 2005), en Asie (Chine et Japon : Bryan, 2005), ainsi qu'en Europe.

En Europe, l'espèce est généralement considérée comme sub-méditerranéenne thermophile avec une présence sporadique dans de nombreux pays (ECCB, 1995). Vers le nord, l'espèce est mentionnée jusqu'au Royaume-Uni et aux Pays-Bas. Elle est également citée en Allemagne [voir la carte de Düll (1994)], en France et en Suisse. En Europe centrale elle est citée en Autriche, République Tchèque et Slovaquie, Pologne, Roumanie et Hongrie. Enfin, l'espèce est également connue en Europe du sud, en Espagne, en Italie, en Sardaigne, et en ex-Yougoslavie.

Cette espèce est citée dans plusieurs documents d'alerte. Elle fait partie des taxons considérés comme E (« Endangered ») suivant les critères de l'UICN et fait l'objet d'une fiche détaillée dans le Red Data Book of European Bryophytes (ECCB, 1995). Elle est également mentionnée dans le projet de Livre Rouge de la bryoflore de France (Deperiers, 2000) ainsi que dans les listes rouges de la plupart des pays dans lesquels elle est connue, par exemple au Royaume-Uni (Church *et al.*, 2001 ; BBS, en ligne), en république Tchèque (Kucera & Váňa, 2003), en Allemagne (Ludwig *et al.*, 1996), en Suisse (Schnyder *et al.*, 2004), etc

Suite à la découverte de plusieurs localités inédites dans diverses régions françaises, les auteurs se proposent de compléter sa distribution qui apparaît modifiée en profondeur par rapport aux données antérieures. Une première approche synthétique sur le comportement écologique de l'espèce est également présentée. Quelques pistes issues de notre expérience personnelle pour une meilleure intégration de cette espèce dans les stratégies de gestion des habitats sont enfin énoncées.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Les spécimens français suivants ont été examinés dans le cadre du présent travail. Ils correspondent à des localités inédites, à l'exclusion de la mention récente publiée par Tinguy (2005). Dans le texte suivant, JC : Jeannette Chavoutier et VH : Vincent Hugonnot.

Eure-et-Loir, Fontenay-sur-Conie, bois de Cambray, 120 m, 1^{er} mai 1991, DP 03 ; herb. P. Boudier n° 3199 et 3202 ; *exsiccata* Groupe d'Échanges de bryophytes n° 1030.

Savoie, Le Bourget-du-lac, Domaine De Buttet, 230 m, 17 novembre 2001, (22 février 2002 : non observée), 17 septembre 2002, 16 octobre 2003, 26 novembre 2003, 16 novembre 2004, 23 février 2005, GL 25, n° JC6501.

Bas-Rhin, Gerstheim, Île du Rhin, Étang 21/09/2003 ; herb. H. Tinguy n° 52740 (Tinguy, 2005).

Isère, Montalieu-Vercieu, Anclenoux, 260 m, 17 septembre 2004, FL 87, pas de spécimen conservé.

Isère, Courtenay, le Champ Ville Bon, 260 m, 25 septembre 2004, FL 86, n° VH392 et VH393.

Isère, Saint-Savin, Chapèze, étang au nord de Bourdet, 350 m, 4 octobre 2004, FL 85, n° VH396.

La nomenclature des végétaux vasculaires suit Kerguélen (1993). Pour les bryophytes, nous adoptons la nomenclature de Grolle et Long (2000) et Koperski *et al.* (2000). La référence syntaxonomique utilisée est celle de Bardat *et al.* (2003) pour la végétation vasculaire. Pour les syntaxons bryophytiques nous suivons la synthèse récente de Bardat & Hauguel (2002).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Remarques morphologiques

À l'exclusion d'*Ephemerum flotowianum* (Funk.) Limpr., supposé distinct d'*E. cohaerens* notamment par les caractères tirés de la nervation, l'espèce est globalement considérée, par la grande majorité des auteurs classiques, comme sténotypique. Par exemple, Boulay (1872 et 1884), Limpricht (1890), Husnot (1892-94), Grout (1940), Dixon (1954), Nebel & Philippi (2000) ne précisent pas si les cellules supérieures du limbe sont lisses ou papilleuses. Grout (1965) oppose nettement *Ephemerum cohaerens* aux autres espèces (notamment *E. spinulosum* et *E. crassinervium*) qui présentent, elles, des cellules papilleuses. Infante & Heras (2005) ont bâti une clef dans laquelle *Ephemerum cohaerens* se distinguent entre autre par ses cellules « smooth ». Smith (2004) et Bryan (2005) considèrent également les cellules d'*Ephemerum cohaerens* comme « smooth ». Au contraire, les figures de Landwehr (1966) laissent deviner quelques cellules prorées à l'extrémité de la feuille. Crum & Anderson (1981) et Cortini Pedrotti (2001) mentionnent quant à eux des cellules supérieures du limbe habituellement lisses et rarement papilleuses.

En réalité, dès 1957, Bryan & Anderson ont longuement souligné le polymorphisme affectant certaines espèces du genre *Ephemerum*, notamment celui d'*Ephemerum cohaerens*. Ces auteurs ont démontré qu'en Amérique du Nord, les limites entre espèces, loin d'être aussi tranchées que la plupart des données de la littérature le supposent, sont largement obscurcies par une variation interspécifique notable. Le taxon à feuilles remarquablement larges, subordonné à *Ephemerum crassinervium* au rang de variété, *E. crassinervium* var. *texanum* (Grout) V.S. Bryan & L.E. Anderson, se rapproche, dans quelques cas extrêmes, des expressions typiques d'*Ephemerum cohaerens*. Bryan & Anderson (1959)

soulignent cependant la constance d'une aréolation dense chez *Ephemerum crassinervium* (vs lâche chez *E. cohaerens*) et d'une papillosité nette chez *E. crassinervium* (vs cellules lisses chez *E. cohaerens*). L'identification peut cependant poser problème lorsque les cellules de la partie supérieure du limbe d'*Ephemerum cohaerens* présentent une papillosité, tendant à rapprocher certaines de ces populations d'*E. crassinervium*. D'autre part, certaines formes d'*Ephemerum cohaerens* à feuilles étroites peuvent en outre montrer une tendance vers *E. spinulosum*. L'aréolation (en raies diagonales de la nervure vers la marge chez *Ephemerum cohaerens* et rectilignes parallèles à la nervure chez *E. spinulosum*) est ici considérée comme primordiale dans l'identification des spécimens d'après Bryan & Anderson (1959). Le matériel collecté dans le département de l'Isère présente une tendance nette à la papillosité des cellules de la moitié supérieure du limbe et peut également présenter des feuilles relativement étroites le plaçant dans la limite de variation pour cette espèce. L'orientation des cellules en raies obliques ainsi que la forme de la plupart des limbes ont cependant toujours permis une identification non ambiguë à *Ephemerum cohaerens*.

Répartition en France

L'exploitation des données issues de la littérature scientifique met au jour l'extrême rareté des citations authentiques d'*Ephemerum cohaerens*. L'espèce n'était ainsi connue avec certitude que dans les départements du Bas-Rhin et des Deux-Sèvres.

La première mention dans le département du **Bas-Rhin** se réfère à la localité classique des environs de Strasbourg citée par Bruch & Schimper dès 1836. L'espèce a manifestement été observée à nouveau à proximité de cette localité puisqu'elle apparaît également plus tard dans Schimper (1876). Les auteurs postérieurs (Boulay, 1884 : 575 ; Burckel, 1891 : 13 ; Husnot, 1892/1894 : 209 ; Frahm, 2002 : 69 ; Chipon, 2002 : 135) font tous référence à cette localité historique en la citant généralement sous cette forme : « sur la terre des taupinières dans l'Île du Rhin près de Strasbourg » (UTM LT 87). Vanderpoorten *et al.* (1996) (voir également Vanderpoorten, 1995 et Klein & Vanderpoorten, 1997) ont plus récemment observé *Ephemerum cohaerens* dans la réserve naturelle d'Offendorf, située à 30 km au nord de Strasbourg (UTM MU 19).

La mention des **Deux-Sèvres** est due à Rogeon qui publia sa découverte en 1975. La localité est la suivante : 24 novembre 1974, commune de Pliboux, UTM BM 71, prairie de la Bouleure. Cette récolte a été nommée « *Ephemerum cohaerens* (Hedw.) Hampe, var. *flotowianum* (Funck) Hampe ». Bryan & Anderson (1957) ont cependant clairement montré que ce taxon n'a aucune valeur taxonomique et doit être mis en synonymie avec *E. cohaerens*.

La localité du département de la **Sarthe** citée par Theriot & Monguillon (1899) : « RRR. Sur la terre argileuse humide. - st. Le Mans, bois de Pannecièrre, sur la terre du chemin qui conduit de la route de Laval à la Groirie, à environ 50 mètres de cette route (I. Thériot, 25 oct. 1888). » est erronée ainsi que l'a montré Pierrot (Rogeon, 1975).

Les localités authentiques du Bas-Rhin et des Deux-Sèvres sont reportées sur la Figure 1. Les récoltes inédites et récentes provenant d'Eure-et-Loir (Fontenay-sur-Conie), de Savoie (Le Bourget-du-lac) et d'Isère (Montalieu-Vercieu, Courtenay et Saint-Savin) ainsi que la localité du Bas-Rhin (Gerstheim) sont également synthétisées sur la Figure 1. L'espèce apparaît ainsi légèrement

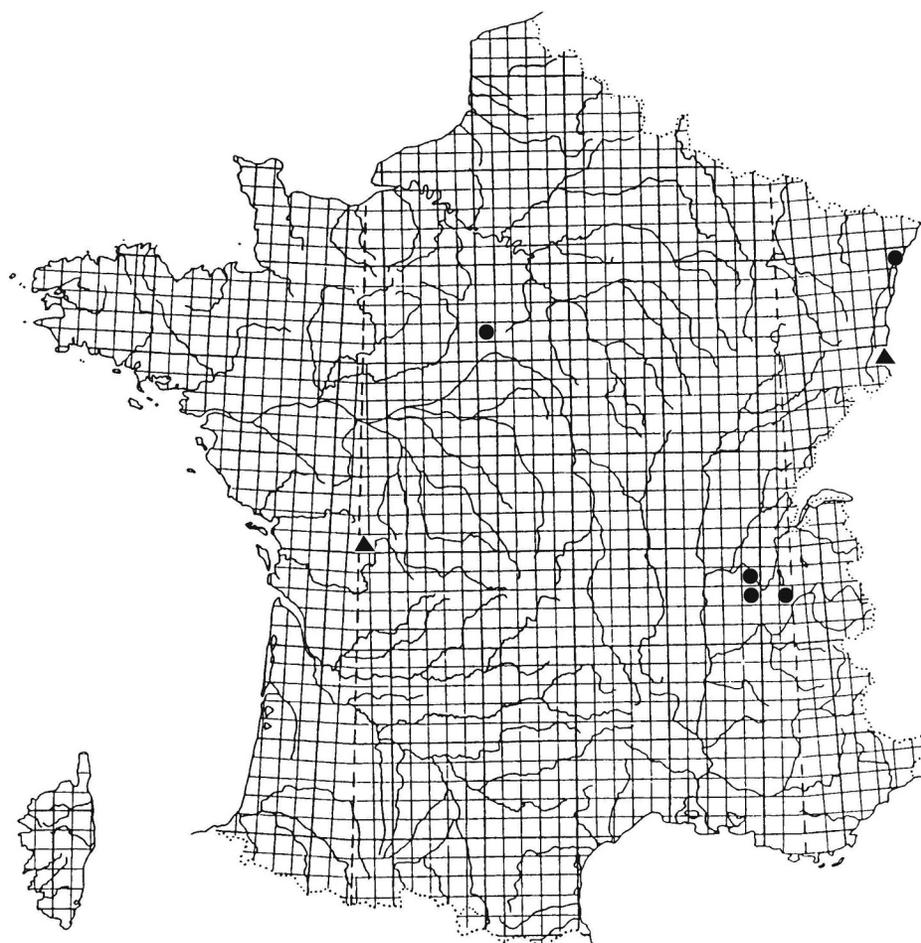


Fig. 1. Répartition de *Ephemerum cohaerens* (Hedw.) Hampe en France (maillage UTM 20 × 20 km ; rond : donnée postérieure à 1980 ; triangle : donnée antérieure à 1980).

plus répandue en France que ne le laissaient supposer les rares mentions de la littérature. Elle est aujourd'hui connue de la région Rhône-Alpes et de l'est de la France, où elle semble posséder ses populations les plus importantes, ainsi que dans quelques secteurs très restreints du Centre et du Centre-Ouest.

Écologie

Les stations préférentiellement investies par *Ephemerum cohaerens* présentent un certain nombre de caractéristiques récurrentes bien que les biotopes colonisés apparaissent, au premier abord, relativement diversifiés.

L'espèce s'insère généralement au sein de groupements hygrophiles ou plus souvent hygrophiles temporaires, sur des substrats compacts (vases, argiles, marnes, limons, sables ou substrats mixtes) à forte capacité de rétention d'eau

mais pouvant se dessécher de façon extrême pendant la saison estivale. Toutes les localités recensées se situent dans le planitiaire ou dans le collinéen inférieur.

Ephemerum cohaerens semble en définitive très peu sensible à la charge en calcaire du substrat puisqu'elle est mentionnée de biotopes franchement calcicoles (Rogeon, 1975 ; Ludwig *et al.*, 1996) ainsi que de biotopes totalement dépourvus de calcaire (Hill *et al.*, 1994 : 38 ; ECCB, 1995 : 97) en passant par tous les intermédiaires (Dierssen, 2000 : 95). À noter la présence de l'espèce dans des habitats tourbeux en Amérique du Nord (Bryan, 2004).

L'importance des facteurs de perturbation et de rajeunissement des substrats est mise en avant par la plupart des auteurs. Ainsi l'espèce colonise-t-elle les empreintes des bovins (ECCB, 1995 : 97 ; Ahrens *in* Nebel & Philippi ; 2000 : 493), comme nous l'avons constaté en Isère, les taupinières (Schimper, 1876 ; Vanderpoorten *et al.*, 1996), les monticules constitués par les fourmilières dressées dans les restes de cespites de *Schoenus nigricans* (Rogeon, 1975), les vases et les boues remaniées annuellement (Dierssen, 2000 : 95) et les champs cultivés soumis au labour automnal (Delarze *et al.*, 1998 : 348).

Suivant les cas, les communautés à *Ephemerum cohaerens* s'insèrent dans des groupements vasculaires très variés : vases exondées à végétation naine amphibie (Hill *et al.*, 1994 : 38 ; ECCB, 1995 : 97 ; Ahrens *in* Nebel & Philippi, 2000 : 493 ; Dierssen, 2000 : 95 ; Infante & Heras, 2005), schoenaie sur alluvions et marnes (Rogeon, 1975), prairie hygrophile pâturée dominée par *Molinia caerulea*, *Deschampsia cespitosa* et *Calamagrostis epigejos* avec *Thuidium philiberti* et *Calliergonella cuspidata* (Vanderpoorten *et al.*, 1996), végétation ségétale (Zarnowiec *et al.*, 2004) des sols acides de l'*Aphanion* correspondant aux voiles discontinus de messicoles (Delarze *et al.*, 1998 : 348). Ces divers groupements sont tous marqués par une forte discontinuité de la couverture vasculaire, ménageant des vides aléatoires, qui permettent à une espèce pionnière et strictement photophile telle que *Ephemerum cohaerens* de s'installer.

Les superficies occupées par les populations de *Ephemerum* semblent relativement variables. Certaines populations colonisent des vases exondées sur plusieurs hectares, bien que les occurrences restent généralement assez restreintes au sein d'un site (absence de populations monospécifiques d'un seul tenant sur des superficies élevées). Cependant, d'autres mares (en Isère notamment) de très faible superficie (quelques ares) avec des vases exondées réduites à un linéaire de quelques cm de large sur 1 ou 2 m de long peuvent présenter de grandes capacités d'accueil de gazons (assez ouverts) à *Ephemerum*. En Eure-et-Loir, l'espèce était présente sur quelques décimètres carrés sur un substrat argilo-calcaire récemment remanié en bordure d'un petit plan d'eau (1 ha) venant de s'assécher. Observée en 1991, l'espèce n'a plus été revue depuis sur ce site où l'évolution du niveau des eaux s'effectue par remontée de la nappe de Beauce avec des pas de temps de plus d'une dizaine d'années.

L'ensemble des données bryofloristiques issues de la littérature scientifique ainsi que les nôtres a été rassemblé dans un tableau (Tab. 1) qui permet, bien qu'il ne s'agisse pas, dans la majorité des cas, de relevés bryosociologiques à proprement parler, de faire quelques constats intéressants et de proposer une première approche dans l'intégration d'*Ephemerum cohaerens* au sein de communautés bryophytiques identifiées. Il convient cependant de rester prudent quant à l'assimilation de ces données floristiques centrées autour d'une espèce rare à des syntaxa bien définis.

À la lecture du tableau 1, il apparaît que *Ephemerum cohaerens* peut s'insérer dans diverses communautés bryophytiques appartenant manifestement

Tableau. 1. Espèces associées à *Ephemerum cohaerens* (Hedw.) Hampe suivant les données de la littérature et les données nouvelles des auteurs.

	Vanderpoorten et al. (1996)	Delarze et al. (1998 : 348)	Ahrens in Nebel & Philippi (2000 : 493)	Infante & Heras (2005)	Isère	Savoie	Eure- et-Loir
Numéro du relevé	1	2	3	4	5	6	7
<i>Ephemerum cohaerens</i>	x	x	x	x	x	x	x
<i>Ephemerum recurvifolium</i>	x						
<i>Riccia fluitans</i>	x						
<i>Physcomitrium eurystomum</i>	x					x	
<i>Barbula unguiculata</i>		x	x		x	x	
<i>Lunularia cruciata</i>		x					
<i>Phaeoceros laevis</i>		x					
<i>Phascum cuspidatum</i>		x					
<i>Pottia truncatula</i>		x					
<i>Riccia glauca</i>		x					
<i>Dicranella varia</i>			x			x	x
<i>Pottia davalliana</i>			x			x	
<i>Aphanorhagma patens</i>			x	x	x		
<i>Bryum dichotomum</i>			x				x
<i>Bryum klingraeffii</i>			x		x	x	x
<i>Phascum cuspidatum</i>			x				
<i>Leptobryum pyriforme</i>						x	x
<i>Bryum argenteum</i>						x	
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>						x	
<i>Funaria hygrometrica</i>						x	x
<i>Bryum subapiculatum</i>						x	
<i>Bryum barnesii</i>						x	
<i>Didymodon tophaceus</i>						x	
<i>Physcomitrium pyriforme</i>							x
<i>Dicranella schreberiana</i>							x
<i>Ephemerum spinulosum</i>				x			
<i>Pottia intermedia</i>				x			
<i>Pseudephemerum nitidum</i>				x			
<i>Dicranella howei</i>				x			

toutes à la Classe des *Barbuletea unguiculatae* Mohan 1978, regroupant notamment les communautés bryophytiques terricoles pionnières :

– dans l'Ordre des *Barbuletalia unguiculatae* v. Hübschmann 1960, Alliance du *Phascion cuspidati* Waldheim ex v. Krusenstjerna 1945, qui comprend entre autres les communautés liées aux groupements vasculaires ségétaux, sur substrats argileux tassés riches en bases, avec par exemple *Riccia glauca*, *Phascum cuspidatum*, *Phaeoceros laevis*, etc. Le relevé 2 est rattachable à ce syntaxon. Ahrens (1992 & in Nebel & Philippi, 2000) considère d'ailleurs *Ephemerum cohaerens* comme une caractéristique du *Phascion cuspidati* et cite l'espèce dans un relevé attribué au *Pottietum davallianae* Marstaller 1980 ;

– dans l'Ordre des *Funarietalia hygrometricae* v. Hübschmann 1957, Alliance du *Physcomitrellion patentis* v. Hübschmann 1957 em. Marstaller 1989, qui comprend les communautés soumises à inondation périodique, notamment celles des marges de pièces d'eau, avec *Aphanorrhagma patens*, *Bryum klingraeffii*, *Physcomitrium eurystomum* par exemple. Les relevés 1, 4 et 5 sont à rattacher à cette alliance. Les végétations à *Ephemerum* du *Physcomitrellion* se caractérisent généralement par une relative paucispécificité d'où les difficultés récurrentes de positionnement synsystématique. Certaines stations peuvent présenter une charge en nitrate élevée, ce qui se traduit par l'expression de taxons tels que *Funaria hygrometrica*, *Leptobryum pyriforme*, *Bryum argenteum*... Ahrens (1992) a publié 2 relevés bryosociologiques incluant *Ephemerum cohaerens*. Cet auteur attribue son matériel à un « groupement à *Physcomitrella patens* et *Riccia cavernosa* » (rattaché par quelques auteurs au *Riccio cavernosae-Physcomytrelletum cavernosae* v. Hübschmann 1957) qui dans sa dition est à subordonner aux *Barbuletalia unguiculatae*. La synsystématique de ces groupements est encore aujourd'hui largement sujette à controverse.

Certains relevés (relevés 6 et 7), à caractère intermédiaire, ne sont cependant pas aisément positionnables en l'état.

Stratégie vitale

Ephemerum cohaerens est une espèce éphémère présentant un taux de reproduction sexuée très élevé (production massive de capsules cleistocarpes) avec des spores de grand diamètre (50 à 90 µm) et très résistantes. Dans les populations iséroises, nous avons constaté que les gamétophores mâles sont disposés soit de façon aléatoire, immergés dans le protonéma parmi les gamétophores femelles soit, et très fréquemment, agglomérés au pied des gamétophores femelles. Cela rejoint les observations faites par Bryan & Anderson (1957) qui considèrent le taxon comme polyoïque (dioïque et autoïque).

Cette espèce est une « itinérante annuelle » typique au sens de During (1979), spécialisée dans la colonisation de biotopes éphémères et à réapparition prévisible dans le voisinage immédiat des populations existantes. Il est très vraisemblable que la stratégie de cette espèce repose essentiellement sur l'existence d'une « banque de spores » enfouie dans le substrat à l'instar d'espèces comme *Physcomitrium sphaericum*, dont le rôle dans la stratégie « d'attente » a été démontrée (Furness & Hall, 1981). During & Ter Horst (1983) et Bisang (1996) ont également souligné l'importance des stocks de diaspores (notamment des spores) du substrat dans la colonisation de surfaces récemment perturbées.

Le transport des spores s'effectue probablement de manière passive via les mouvements du substratum (zoochorie, hydrochorie...). Les espèces vasculaires associées aux groupements à *Ephemerum cohaerens* supplantent ces

derniers très rapidement en saturant l'espace disponible cela d'autant plus rapidement que les biotopes concernés sont généralement eutrophes et à forte productivité (végétation ségétale, végétation des vases exondées...). Les rares données diachroniques dont nous disposons sur les sites décrits dans le présent travail (localité de Savoie et d'Eure-et-Loir) semblent indiquer une grande instabilité spatiale des populations ainsi que d'importantes fluctuations d'effectifs à moyen terme (3 ans).

Les possibilités d'une multiplication végétative grâce aux facultés régénératrices de fragments de protonéma – relativement persistant – ne devraient peut-être pas être sous-estimées. Bristol (1916) a d'ailleurs montré que les filaments protonématiques de certaines espèces restent viables après plusieurs dizaines d'années de latence dans le sol. Ce type de reproduction végétative, par le biais de filaments gamétophytiques, pourrait jouer un rôle dans le maintien des populations à un niveau local lors de la courte période de croissance.

La publication très récente de Pressel *et al.* (2005), a montré l'existence de structures tubériformes hypogées très particulières chez *Ephemerum cohaerens*. Ces structures contiennent des réserves lipidiques en abondance et sont capables de régénération très rapide. Toutes nos récoltes du département de l'Isère montrent ces structures, parfois en grand nombre, enfouies dans les premiers mm du substrat, qu'elle contribuent, avec les rhizoïdes, à stabiliser. Ces « tubers » jouent sans aucun doute un grand rôle dans la propagation de l'espèce, notamment en conditions défavorables, c'est-à-dire notamment lorsque les conditions ne permettent pas la formation des spores.

Conservation

La difficulté de détection de l'espèce sur le terrain ainsi que les grandes variations interannuelles des populations pourraient expliquer, dans une certaine mesure, la rareté apparente de l'espèce. Les composantes écologiques requises pour l'expression de cet *Ephemerum* en un lieu et un temps donné obéissent probablement à un ensemble de paramètres complexes aux compensations multiples qui rendent ses apparitions imprévisibles (exondation, éclairage, température... [voir Furness & Hall, 1981]).

Les caractéristiques biologiques et écologiques de l'espèce doivent être prises en compte afin d'assurer une protection et une gestion des localités concernées. Les possibilités de persistance de l'espèce en un site donné sont élevées, pourvu que les conditions stationnelles offrent le niveau de perturbation adéquat. Ainsi l'examen des pratiques agricoles ou piscicoles (labour, pâturage, mise en assec périodique...) combiné à un suivi de l'espèce devrait permettre de mettre en œuvre une stratégie de conservation de l'espèce.

Les principales menaces pesant sur l'espèce sont les suivantes :

- pour les stations liées aux étangs : mise en assec définitif ; permanence des hauts niveaux ; eutrophisation ;
- pour les stations liées au fonctionnement de grands fleuves : artificialisation des débits (soutien des étiages et étêtement des crues) ;
- pour les stations des champs cultivés : labour immédiat après la moisson, eutrophisation à outrance.

De nombreuses espèces de bryophytes à durée de vie réduite (fugitives, itinérantes... au sens de During (1979)) sont très sensibles à l'intensification des pratiques agricoles (Zechmeister *et al.*, 2002 : 178). Mais dans le cas présent, *Ephemerum cohaerens* apparaît aussi menacée par une intensification déraisonnée

du paysage agricole que par un abandon permanent des biotopes. L'équilibre qui permet l'expression de cette bryophyte hautement sensible et réactive doit être considéré comme un signal biocénotique de haute valeur qui révèle la grande qualité d'un habitat naturel.

À titre d'exemple le site de Savoie fait l'objet d'une gestion conservatoire sans relation directe avec la présence de *Ephemerum cohaerens* mais qui, dans la mesure où elle tend à régénérer des biotopes potentiels, peut présenter un intérêt « pilote ». Le site du Domaine De Buttet bénéficie de plusieurs statuts de protection (ZICO en voie de ZPS (Zone de Protection Spéciale), ZNIEFF de type I et II, APPB, Réserve de chasse et de pêche, Natura 2000 S08) et est géré par le CPNS (Conservatoire du Patrimoine Naturel de la Savoie). Il a été soumis à des travaux de restauration lourds en 2000 et 2001 avec notamment le surcreusement de platières destinées à améliorer les capacités d'accueil des biotopes en faune avicole. Ces platières sont en assec en été (entre fin mai et fin août mi-septembre). La phase d'entretien se fait annuellement avec un pâturage extensif, intermittent et étalé sur la période d'avril à octobre. Les charges de bovins (races Salers, Maraîchines et Aubrac) sont adaptées aux objectifs par le gestionnaire. *Ephemerum cohaerens* colonise les marges des platières surcreusées lors des travaux lourds de restauration du site. En outre, *Ephemerum cohaerens* a été observé pour la première fois en 2001 dans la partie phragmitaie (bouleversée pendant les travaux) en marge d'une petite excavation due au stationnement d'un engin. À cet endroit, l'espèce s'est raréfiée les années suivantes, la phragmitaie ayant une nette tendance à la cicatrisation, et semble aujourd'hui avoir complètement disparue (dernière visite : février 2005). En 2004, l'*Ephemerum* était néanmoins encore présent sur la vase exondée des marges des platières dans la magnocariçaie notamment dans les creux formés par les sabots des bovins, dans les « vides » entre les phanérogames ainsi qu'à la base des touffes d'herbacées. Incidemment, les travaux de restauration, le pâturage extensif semi-permanent, en maintenant une végétation relativement rase (objectif de gestion recherché par le CPNS) et en perturbant les couches superficielles du substrat de manière très localisé et hétérogène semble donc bien ici jouer en faveur du maintien de *Ephemerum cohaerens*.

Il convient néanmoins d'insister sur le fait que les perturbations doivent impérativement être suivies d'une phase de « repos » qui permet aux groupements bryophytiques de se reconstituer.

CONCLUSION

Les rares biotopes à caractéristiques « naturelles » dans lesquelles il est encore possible d'observer *Ephemerum cohaerens* (étangs d'origine glaciaire dans l'Isère, bords du Rhin) permettent d'entrevoir une origine possible du taxon. Cette espèce était autrefois dépendante des aléas climatiques annuels ou pluriannuels (marnages liés à l'évaporation, crues des grands fleuves...). Vanderpoorten *et al.* (1995) considèrent d'ailleurs *Ephemerum cohaerens* comme un taxon typique des biotopes liés à la dynamique fluviale des grands hydrosystèmes tels que le Rhin ce qui est largement conforté par la citation de Limpricht (1890) (« längs des Rheines von Strassburg [...] bis Düsseldorf »). La carte de l'espèce dans le pays de Bade (Allemagne), récemment publiée (Nebel & Philippi, 2000 : 494)

pourrait aller dans le même sens dans la mesure où elle prouve la persistance actuelle d'un important potentiel séminal local. En outre, la perturbation des substrats due à la circulation de grands mammifères (piétinement) ou à l'activité de divers groupes animaux (mammifères fouisseurs, insectes sociaux...) générerait des biotopes potentiels pour cette espèce opportuniste.

Ainsi l'artificialisation de la quasi-totalité des habitats de l'étage planitiaire et collinéen en Europe a-t-elle totalement bouleversé le fonctionnement de la plupart des grands hydrosystèmes (canalisation du Rhin, aménagements hydroélectriques, mise en assec...) et a généré une multitude de nouveaux biotopes anthropiques (étangs artificiels, prairies humides pâturées, champs cultivés...). Il est donc vraisemblable que *Ephemerum cohaerens* ait, dans une certaine mesure, tiré parti des profonds bouleversements du paysage agricole européen en exploitant des niches artificielles de substitution, pourvu que celles-ci présentent des caractéristiques structurales et chimiques comparables à ces biotopes d'origine.

Remerciements. Les auteurs expriment leur gratitude à Virginia S. Bryan pour l'examen de spécimens d'*Ephemerum cohaerens*, à Marta Infante, Patxi Heras, Vicente Mazimpaka et Denis Lamy pour la relecture critique et constructive du texte.

RÉFÉRENCES

- AHRENS M., 1992 — Die Moosvegetation des nördlichen Bodenseegebietes. *Dissertationes botanicae* 190 : 1-681.
- AMANN J., 1918 — *Flore des mousses de la Suisse. Bryogéographie de la Suisse*. Genève, Publications de l'Herbier Boissier, 414 p.
- BARDAT J. et HAUGUEL J.-C., 2002 — Synopsis bryosociologique pour la France. *Cryptogamie, Bryologie* 23(4) : 279-343.
- BARDAT J., BIORET F., BOTINEAU M., BOULLET V., DELPECH R., GEHU J.-M., HAURY J., LACOSTE A., RAMEAU J.-C., ROYER J.-M., ROUX G. et TOUFFET J., 2004 — *Prodrome des végétations de France*. Paris, Editions du Muséum National d'Histoire Naturelle, collection du Patrimoine naturel, 171 p.
- BISANG I., 1996 — Quantitative analysis of the diaspore bank of bryophytes and ferns in cultivated fields in Switzerland. *Lindbergia* 21 : 9-20.
- BOROS A., 1968 — *Bryogeographie und Bryoflora Ungarns*. Budapest, Akadémiai Kiado, 466 p.
- BOULAY A., 1872 — *Flore cryptogamique de l'Est. Muscinées*. Paris, F. Savy, 880 p.
- BOULAY A., 1884 — *Muscinées de la France*. Paris, F. Savy, Libraire-Editeur, 624 p.
- BRISTOL B.M., 1916 — On the remarkable retention of viability of moss protonema. *New phytologist* 15 : 137-143.
- BRITISH BRYOLOGICAL SOCIETY, 2005 — Threatened bryophyte Database Project, 193.62.154.38/bbs/Bryodiversity/tbdp.htm.
- BRUCH P. & SCHIMPER W.P., 1836 — *Bryologia Europaea seu genera muscorum europaeorum* I (1). Réimpression: Amsterdam, A. Asher & Co. N.V., p. 4.
- BRYAN V.S. & ANDERSON L.E., 1957 — The *Ephemeraceae* in North America. *The bryologist* 60 (2) : 67-102.
- BRYAN V.S., 2005 — Bryophyte Flora of North America - *Ephemeraceae*. <http://www.nybg.org/bsci/bfna/ephemera.html>.
- BURCKEL G., 1891 — Catalogue des hépatiques et des mousses d'Alsace. *Mitteilungen der naturhistorische Gesellschaft in Colmar*, N.F., 1 : 3-58.
- CHIPON B., 2002 — Inventaire des bryophytes du nord-est de la France (Alsace-Lorraine, Franche-Comté). *Bulletin de la société d'histoire naturelle du Pays de Montbéliard*, 2002 : 91-170.
- CHURCH J.M., HODGETTS N.G., PRESTON C.D. & STEWART N.F., 2001 — *British Red Data Books mosses and liverworts*. Peterborough, Joint Nature Conservation Committee, 168 p.
- CORTINI PEDROTTI C., 2001 — *Flora dei Muschi d'Italia*. I parte. Roma, A. Delfino Editore, 817 p.
- CRUM H.A. & ANDERSON L.E., 1981 — *Mosses of Eastern North America*. Volume 1. New York, Columbia University Press, 663 p.

- DELARZE R., GONSETH Y. & GALLAND P., 1998 — *Guide des milieux naturels de Suisse. Ecologie, menace, espèces caractéristiques*. Lausanne, Delachaux et Niestlé, 415 p.
- DEPERIERS S., 2000 — *Etude préalable à l'établissement du Livre Rouge des Bryophytes menacées de France métropolitaine*. Paris, Caen, Ministère de l'Environnement, D.N.P. - Laboratoire de Phytogéographie, Université de Caen, 176 p.
- DIERSSEN K., 2001 — Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes. *Bryophytorum Bibliotheca* 56 : 1-289.
- DIXON H.N., 1954 — *The student's handbook of British Mosses*. Eastbourne, Sumfield & Day Ltd, 582 p.
- DOUIN C., 1907b — Etude sur l'*Ephemerum stellatum* Philibert et remarques sur les *Ephemerum* européens (suite). *Bulletin de la société botanique de France* 54 : 306-326.
- DÜLL R., 1994 — *Deutschlands Moose. 2. Teil. Grimmiales - Orthotrichales*. Bad Münstereifel - Ohlerath, IDH Verlag, 211 p.
- DURING H.J., 1979 — Life strategies of Bryophytes : a preliminary review. *Lindbergia* 5 : 2-18.
- DURING H.J. & TER HORST B., 1983 — The diaspore bank of bryophytes and ferns in chalk grassland. *Lindbergia* 9 : 57-64.
- European Committee for Conservation of Bryophytes, 1995 — *Red Data Book of European Bryophytes*. Trondheim, European Committee for Conservation of Bryophytes, 291 p.
- FRAHM J.-P., 2002 — La bryoflore des Vosges et des zones limitrophes. *Limprichtia* 19 : 1-132.
- FURNESS S.B. & HALL R.H., 1981 — An explanation of the intermittent occurrence of *Physcomitrium sphaericum* (Hedw.) Brid. *Journal of bryology* 11 : 733-742.
- GROLLE R., & LONG D.G., 2000 — An annotated check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of Europe and Macaronesia. *Journal of bryology* 22 : 103-140.
- GROUT A.J., 1940 — *Moss Flora of North America North of Mexica. Volume II*. Newfane, Vermont, Published by the author, 285 p.
- GROUT A.J., 1965 — *Mosses with hand-lens and microscope*. Ashton, Maryland, E. Lundberg, 416 p.
- HILL M.O., PRESTON C.D. & SMITH A.J.E., 1994 — *Atlas of the bryophytes of Britain and Ireland. Volume 3. Mosses (Diplolepideae)*. Colchester (Essex), Harley Books, 419 p.
- HOLYOAK D.T. & BRYAN V.S., 2005 — *Ephemerum hibernicum* sp. nov. (Bryopsida: Ephemeraceae) from Ireland. *Journal of bryology* 27 : 89-95.
- HOLYOAK D.T., 2001 — *Ephemerum spinulosum* Bruch & Schimp. (Ephemeraceae) in Northern Ireland: a moss new to Europe. *Journal of bryology* 23 : 139-141.
- HUSNOT T., 1892-1894 — *Muscologia Gallica. Descriptions et figures des mousses de France et des contrées voisines*. A. Cahan, par Athis (Orne), chez l'auteur, 458 p.
- INFANTE M. & HERAS P., 2005 — *Ephemerum cohaerens* (Hedw.) Hampe and *E. spinulosum* Bruch. & Schimp. (Ephemeraceae, Bryopsida), new to the Iberian Peninsula. *Cryptogamie, Bryologie* 26 (3) : 327-333.
- KERGUELEN M., 1993 — *Index synonymique de la flore de France*. Paris, Muséum national d'histoire naturelle, Secrétariat de la Faune et de la Flore, Collection Patrimoines Naturels, 8, 196 pp.
- 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 ecology and biogeography letter* 6 : 257-265.
- KOPERSKI M., SAUER M., BRAUN W. & GRADSTEIN S.R., 2000 — Referenzliste der Moose Deutschlands. *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 34 : 1-519.
- KUCERA J. & VÁŇA J., 2003 — Check- and Red List of bryophytes of the Czech Republic (2003). *Preslia* 75 : 193-222.
- LANDWEHR J., 1966 — *Atlas van der Nederlandse Bladmossen*. Amsterdam, Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, 504 p.
- LIMPRICHT K.G., 1890 — *Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz*. I. Leipzig, E. Kummer, 836 p.
- LUDWIG G., DÜLL R., PHILIPPI G., AHRENS M., CASPARI S., KOPERSKI M., LÜTT S., SCHULZ F. & SCHWAB G., 1996 — Rote Liste der Moose (Anthocerochyta et Bryophyta) Deutschlands. *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 28 : 189-306.
- NEBEL M. & PHILIPPI G., 2000 — *Die Moose Baden-Württembergs. Band 1*. Stuttgart, Verlag Eugen Ulmer, 512 p.
- PRESSEL S., MATCHAM H.W. & DUCKETT J.G., 2005 — Studies of protonemal morphogenesis in mosses. X. *Ephemeraceae* ; new dimensions underground. *Journal of bryology* 27 : 311-318.
- ROGEON M.A., 1975 — *Ephemerum cohaerens* (Hedwig) Hampe var. *flotowianum* (Funck) Hampe : muscinée nouvelle pour le Centre-Ouest de la France. *Bulletin de la société botanique du Centre-Ouest*, N.S., 6 : 105-108.
- SCHIMPER W.P., 1876 — *Synopsis muscorum europaeorum*. Ed. 2. Stuttgart, E. Schweizerbart, 130 + 886 p.

- SCHNYDER N., BERGAMINI A., HOFMANN H., MÜLLER N., SCHUBIGER-BOSSARD C. & URMI E., 2004 — *Liste Rouge des espèces menacées en Suisse. Bryophytes*. Berne, Edit. FUB, NISM, OFEFP. Série OFEFP : L'environnement pratique, 100 p.
- SMITH A.J.E., 2004 — *The Moss Flora of Britain and Ireland*. Ed. 2. Cambridge, Cambridge Univeristy Press, 1012 p.
- THERIOT I. & MONGUILLON É., 1899 — *Musciniées du département de la Sarthe*. Le Mans, Institut de Bibliographie, 216 p.
- TINGUY H., 2005 — Espèces nouvelles ou peu fréquentes de la bryoflore alsacienne dont *Ephemerum cohaerens* (Hedw.) Hampe, *Pallavicinia lyellii* (Hook.) Carruth. et *Fissidens rivularis* (Spruce) B., S. & G. *Bulletin de l'association philomathique d'Alsace et de Lorraine* 40 : 61-70.
- VANDERPOORTEN A., KLEIN J.-P. & DE ZUTTERE P., 1995 — Caractéristiques bryologiques d'un système forestier alluvial partiellement déconnecté du Rhin : la Réserve Naturelle d'Offendorf (Alsace, France). *Ecologie* 26(4) : 215-224.
- VANDERPOORTEN A., STIEPERAERE H. & KLEIN J.-P., 1996 — Two rare European *Ephemerum* species (Bryophyta) : *E. cohaerens* rediscovered near Strasbourg (France) and *E. stellatum* new to Blegium. *Belgian journal of botany* 129 (1) : 33-37.
- ZARNOWIEC J., STEBEL A. & OCHYRA R., 2004 — Threatened moss species in the Polish Carpathians in the light of a new Red-List of mosses in Poland. In: STEBEL A. & OCHYRA R. *Bryological studies in the western Carpathians*. Sorus, Poznan, pp. 9-28.
- ZECHMEISTER H., TRIBSCH A., MOSER D. & WRBKA T., 2002 — Distribution of endangered bryophytes in Austrian agricultural landscapes. *Biological Conservation* 103 : 173-182.