

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

RELATIONS ALLOMÉTRIQUES ET
ALLOCATION DES RESSOURCES
CHEZ SCIRPUS MARITIMUS

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE
PAR
CHRISTOPHE GOURAUD

FÉVRIER 2006

REMERCIEMENTS

Je remercie tout spécialement mon directeur, Jean-François Giroux, qui m'a fait confiance tout au long de ce travail. Merci aussi pour sa rigueur scientifique, sa patience, sa disponibilité et son efficacité. Je remercie également mon co-directeur, François Mesléard, pour ses précieux conseils et suggestions ainsi que pour son accueil au sein de son équipe à la Station Biologique de la Tour du Valat.

Je tiens à remercier Laurent Desnouhes pour son aide plus que précieuse pour mener à bien ce travail. Nos grandes discussions au milieu du St-Seren, entre autre, harcelés par les moustiques et sous un soleil de plomb, resteront des moments forts de mon séjour en Camargue. Ce travail doit aussi beaucoup à Marie-Hélène Cloutier qui a su braver les chaleurs impitoyables du sud de la France pour m'aider à récolter, laver, trier, compter et peser des centaines de tiges et des milliers de tubercules. Merci.

Je suis reconnaissant à Nicolas Le Clainche et Marc Pichaud qui ne m'ont jamais dit non quand j'avais besoin d'aide pour le SIG ou sur le terrain. Merci à vous deux. Je remercie aussi très chaleureusement Madeleine (yo yo yo !), David (grande figure de la mammouthologie appliquée ET fondamentale), Sylvain (la physio végétale, c'est un truc de fou !) et Vincent (nos conversations ô combien intellectuelles ont été une source d'énergie de grande valeur) qui ont consacré de leur temps plus que précieux à relire mon travail et à me remettre sur le chemin ascendant lorsque la motivation n'était plus là. J'adresse un grand merci à toutes celles et ceux qui m'ont accompagné au cours de ces trois années dans mes délires à Montréal, à Québec et partout ailleurs au Québec: Dave, Mr Sly, Mél, Ben, Sam, Marie-Ève, Jacky (Chaouine de la garrigue), Fred, Matt, Hélène, Mimi, Marie-Hélène, Phil, Bas, Vic, Ly et à la Tour du Valat: Laurent, Guillaume, Nicolas, Jean, Fanny et Samuel. Grâce à vous, mes séjours resteront inoubliables.

Je ne peux oublier ma famille, en particulier mes parents. Les quelques 5250 km (en moyenne) qui nous ont séparés ont été bien peu de choses face à l'inestimable soutien dont vous avez fait preuve. Votre confiance et vos encouragements ont été le moteur infatigable de ma réussite. Merci infiniment.

Cette recherche a été subventionnée par la Station Biologique de la Tour du Valat et je remercie tout son personnel pour leur accueil et la qualité de leurs services.

Finalement, je remercie Jean-Claude Duss pour sa clairvoyance et l'inspiration qu'il a suscitée en moi au cours de ces trois dernières années.

AVANT PROPOS

Ce mémoire comprend une introduction et une conclusion générales en français, deux articles en anglais ainsi qu'une note en français. Je serai le premier auteur des deux articles qui seront soumis pour publication à des revues scientifiques et de la note portant sur des résultats non publiés issus d'une expérience complémentaire. Mon directeur Jean-François Giroux et mon co-directeur François Mesléard (Station Biologique de la Tour-du-Valat), en seront deuxième et troisième auteurs, respectivement. J'ai réalisé la collecte des données sur le terrain, les analyses statistiques ainsi que la rédaction des deux articles; Laurent Desnouhes (Station Biologique de la Tour-du-Valat), m'ayant fourni une aide et une expertise primordiales, en sera quatrième auteur. Concernant la note, Laurent Desnouhes s'étant occupé de la récolte du matériel sur le terrain et de l'envoi de celui-ci à Montréal et Sylvain Gutjahr (Université Laval à Québec), m'ayant initié aux méthodes de coloration des racines pour noter la présence de mycorhizes dans ces structures et ayant supervisé cette étude en laboratoire en seront quatrième et cinquième auteurs, respectivement. J'ai réalisé la rédaction de cette note.

À ma Grand-Mère, Andrée Gouraud...

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	vii
LISTE DES TABLEAUX.....	ix
RÉSUMÉ	x
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE 1: L'ÉCHANTILLONNAGE NON-DESTRUCTIF DU SCIRPE MARITIME DANS LE SUD DE LA FRANCE	15
CHAPITRE 2: L'ALLOCATION DES RESSOURCES CHEZ LE SCIRPE MARITIME BROUTÉ PAR LE BÉTAIL ET LES OIES DANS LES MARAIS TEMPORAIRES.....	36
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	57
ANNEXE: LES SCIRPAIES CAMARGUAISES SONT-ELLES MYCORHIZÉES?.....	63
BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE	69

LISTE DES FIGURES

Introduction générale

- Figure 1. Exemple de succession de la végétation: bordure d'un marais saumâtre temporaire camarguais (d'après Mesléard et Perennou 1996) 11
- Figure 2. Schéma de la multiplication végétative d'un pied de massette *Typha latifolia*, espèce dont le développement des parties souterraines est très proche de celui de *Scirpus maritimus* (d'après Dykyjová et Kvet 1978)..... 12
- Figure 3. Représentation schématique de la croissance clonale chez *Scirpus maritimus*, témoignant de l'importante variabilité morphologique des ramets (d'après Charpentier 1998)..... 13
- Figure 4. Représentation d'un fragment de clone de *Scirpus maritimus* composé de deux tubercules hivernants et d'une chaîne de ramets produite au cours d'une saison de croissance, témoignant de l'importante variabilité fonctionnelle des ramets (d'après Charpentier 1998) 14

Chapitre 1

- Figure 1. Location of the study site in Camargue, southern France, with (A) the Voluntary Nature Reserve of Tour du Valat, which comprises (B) the St-Seren marsh in the center and (C) the Manche Nord des Relongues marsh at the north-east 29
- Figure 2. A. Water levels in the St-Seren marsh (grazed) in 2002 and 2003 and in the Manche Nord des Relongues (ungrazed) in 2003, during the emergence period of aboveground parts. B. Salinity (‰) during the period of growth of aboveground parts in 2002 and 2003 in the St-Seren marsh 30

Figure 3. Relationship between biomass estimates obtained with non-destructive and destructive samplings in the St-Seren (grazed) and Manche Nord des Relongues (ungrazed) marshes in 2003. Solid line represents the theoretical model where $ND = D$	31
Figure 4. A. Regressions between dry aboveground biomass (A) and dry tubers biomass (T) (St-Seren (grazed) 2002: $T = 464 + 2.561 A$, $df_{factor} = 1$, $df_{error} = 8$, $R^2 = 0.91$ and $p < 0.0001$; St-Seren (grazed) 2003: $T = 826 + 1.230 A$, $df_{factor} = 1$, $df_{error} = 22$, $R^2 = 0.42$ and $p = 0.0006$; Manche Nord des Relongues (ungrazed) 2003: $T = 7.76 + 1.017 A$, $df_{factor} = 1$, $df_{error} = 10$, $R^2 = 0.45$ and $p = 0.0173$). B. Regressions between dry aboveground biomass (A) and total dry belowground biomass (B) (St-Seren (grazed) 2002: $B = 1\ 178 + 3.932 A$, $df_{factor} = 1$, $df_{error} = 8$, $R^2 = 0.90$ and $p < 0.0001$; St-Seren (grazed) 2003: $B = 1\ 631 + 1.643 A$, $df_{factor} = 1$, $df_{error} = 22$, $R^2 = 0.48$ and $p = 0.0002$; Manche Nord des Relongues (ungrazed) 2003: $B = 256 + 1.380 A$, $df_{factor} = 1$, $df_{error} = 10$, $R^2 = 0.40$ and $p = 0.0274$)..	32
 Chapitre 2.	
Figure 1. Monthly variation in precipitations, water level, and salinity in the St-Seren marsh (grazed) and variation in water level in the Manche Nord des Relongues marsh (ungrazed) during the period of growth of <i>S. maritimus</i> in 2002 and 2003. Water levels for Manche Nord des Relongues marsh were not available for December 2002 and July 2003.	49
Figure 2. Relationships between tuber diameter and mass in the grazed St-Seren marsh (2002 and 2003) and the ungrazed Manche Nord des Relongues marsh (2003). Bi-directional bars represent diameter and mass means ± 1 SE for each year and marsh.....	50
Figure 3. Percentage of tubers in different size class in the grazed St-Seren marsh (2002 and 2003) and the ungrazed Manche Nord des Relongues marsh (2003). Bars with the same letter are not significantly different. ns = non significant ($P > 0.05$)	51

LISTE DES TABLEAUX

Chapitre 1.

Table 1. Dry above- and belowground biomass (g/m^2), shoot density (shoots/ m^2) and tuber density (tubers/ m^2) of <i>Scirpus maritimus</i> estimated with three quadrat sizes and three core sizes in 2003 in the St-Seren marsh in southern France.....	27
Table 2. Allometric equations relating dry aboveground mass (A, g), stem height (H, cm) and shoot diameter (D, mm) of <i>Scirpus maritimus</i> sampled in the grazed St-Seren marsh (2002 and 2003), and the ungrazed Manche Nord des Relongues marsh (2003).....	28

Chapitre 2.

Table 1. Characteristics of above- and belowground parts of <i>S. maritimus</i> in the grazed St-Seren marsh (2002 and 2003) and the ungrazed Manche Nord des Relongues marsh (2003)	48
--	----

Conclusion générale.

Table 1. Revue de littérature utilisant des équations allométriques pour estimer des biomasses aériennes. (*) Espèces faisant partie de la famille des Cypéracées, à laquelle appartient <i>Scirpus maritimus</i>	62
---	----

RÉSUMÉ

Au XIX^{ème} siècle, la construction d'un réseau de digues autour du delta du Rhône a conduit à l'établissement de nouveaux milieux colonisés par de nouvelles espèces végétales et animales. Ces nouveaux milieux caractérisés, entre autre, par des marais temporaires ont vite été utilisés comme pâturage par le bétail et les chevaux durant la période estivale. Le Scirpe maritime (*Scirpus maritimus* L.) présent dans ces terres fertiles est alors devenu une des espèces végétales les plus appréciées pour ces herbivores qui en consomment les parties aériennes. Au début des années 80, les Oies cendrées (*Anser anser anser*) ont commencé à s'installer en quartier d'hivernage dans ces marais temporaires et leur effectif n'a cessé d'augmenter pour atteindre 1300 individus au cours de l'hiver 1999/2000. En se nourrissant des tubercules de Scirpe maritime, les oies occasionnent des déconnexions physiologiques dans les chaînes rhizomateuses que forment les parties souterraines de *Scirpus maritimus*. De telles déconnexions peuvent perturber l'allocation des ressources, le mode de reproduction et par conséquent la dynamique des scirpaies.

Nous avons déterminé les tailles optimales de quadrat et de carotte pour échantillonner les parties aérienne et souterraine de *Scirpus maritimus*. Par la suite, nous avons élaboré des relations allométriques sur *Scirpus maritimus*. Un total de 115, 120 et 60 tiges a été échantillonné en 2002 et 2003 dans un marais brouté et pâturé par les oies et le bétail et en 2003 dans un marais non fréquenté par ces herbivores, respectivement. Ces relations nous ont permis d'estimer la biomasse aérienne du Scirpe maritime dans chacun de ces marais. Nous avons également déterminé la relation entre les biomasses aérienne et souterraine. Nous avons utilisé les précédentes données de biomasses et de densités (aériennes et souterraines) pour discerner si les plants de Scirpe allouaient différemment leurs ressources dépendamment que ceux-ci sont broutés et pâturés par les deux herbivores. Des données sur la salinité de l'eau, la durée de submersion et la densité d'oies en alimentation ont également été intégrées dans les analyses.

Les quadrats de 15 x 15 cm et les carottes de 15 x 15 x 15 cm se sont avérés être les tailles optimales pour échantillonner les parties aérienne et souterraine. La hauteur et le diamètre ont expliqué plus de 95% de la variation de la biomasse des tiges mais les modèles allométriques différaient entre les années et entre les marais. Malgré une sous-estimation des relations allométriques sur la biomasse obtenue par l'échantillonnage destructif, les résultats sont encourageants dans le sens où ils nous permettent de voir qu'il est possible d'estimer de manière non destructive les biomasses aérienne et souterraine dans des milieux perturbés; la biomasse de tubercules et la biomasse souterraine totale ayant été prédites avec justesse par la biomasse aérienne. Même si la biomasse souterraine est deux fois plus importante dans le marais brouté, il semble que les oies et le bétail n'aient pas eu un impact important sur la structure et la dynamique des scirpaies étudiées. Il est possible que les effets des herbivores aient été tamponnés par l'étroit niveau d'intégration physiologique des genets de scirpe.

Mots clefs: Relations allométriques, échantillonnage non destructif, *Scirpus maritimus*, herbivorie, allocation des ressources, plante clonale, biomasse, Scirpe maritime, marais.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les marais temporaires camarguais: historique, caractéristiques et gestion

L'avènement de l'industrialisation, de l'agriculture intensive, de l'urbanisation et des pressions touristiques croissantes a abouti à la destruction massive des zones humides méditerranéennes et camarguaises, risquant ainsi de mettre en péril leur extraordinaire diversité biologique. Au XIX^{ème} siècle, dans le but d'augmenter la surface de terres cultivables et de bénéficier d'un sédiment riche en éléments nutritifs, la construction d'un réseau de digues de part et d'autre des deux bras du Rhône ainsi qu'une protection contre les invasions marines ont été mises en place (Caritey 1995). L'assèchement progressif du delta du Rhône (43°30' N, 4°30' E) a alors conduit à l'établissement de nouveaux milieux, colonisés par de nouvelles espèces végétales s'organisant principalement en fonction du régime hydrique annuel, des hauteurs d'eau et de la salinité (Mesléard et Perennou 1996). Ainsi, la partie la plus septentrionale du delta du Rhône (i.e. celle la plus éloignée de la mer Méditerranée) est composée en grande partie de terres agricoles (notamment le riz et le maïs), tandis que les régions les plus méridionales (bordant la mer Méditerranée) ont un paysage de marais salants et de grandes lagunes d'eau salées. Ces deux environnements sont séparés par un écosystème caractérisé par une multitude de marais saumâtres dit temporaires en raison d'un cycle annuel d'inondation (automne-hiver) et d'exondation (printemps-été). La végétation inféodée à ces marais temporaires est étroitement liée au régime hydrique de ceux-ci. La succession de cette végétation a été identifiée par Molinier et Tallon (1974) et est schématisée à la Figure 1. Parmi les espèces présentes en zone inondée une partie de l'année, le Scirpe maritime *Scirpus maritimus* var. *paludosus* (A. Nelson) Kükenthal (antérieurement classifié *Scirpus paludosus* A. Nelson, *Scirpus campestris* var. *paludosus* (A. Nelson) Fernald, *Bolboschoenus paludosus* (A. Nelson) Soó, et *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla subsp. *Paludosus*

(A. Nelson) Koyama) est l'espèce dominante. Cette macrophyte ainsi que les autres espèces végétales retrouvées dans les marais temporaires sont très productives et sont très appréciées des herbivores domestiques (Vulink 2001). En outre, l'habitat que constituent ces milieux ouverts est utilisé par un grand nombre d'oiseaux migrateurs comme halte migratoire et par beaucoup d'anatidés comme quartier d'hivernage, l'un des plus importants d'Europe (Tamisier et Dehorter 1999).

Plusieurs outils de gestion ont été développés à divers niveaux dans les marais temporaires camarguais. Principalement, certains marais ont leur régime hydrique contrôlé artificiellement par un réseau de canaux et de pompes grâce auquel la hauteur d'eau peut être maintenue au niveau désiré. Ainsi, en hiver, les niveaux d'eau sont appropriés afin d'apporter refuge et nourriture aux importants rassemblements d'oiseaux d'eau qui s'y établissent en quartier d'hivernage. En été, les hauteurs d'eau sont beaucoup plus basses pour permettre aux herbivores domestiques (bétail *Bos taurus* et chevaux *Equus caballus*) de pâturer dans le but de contrôler la productivité végétale (Gordon et Duncan 1988). Cette pratique est d'ailleurs largement utilisée en milieu humide depuis le début des années 80 afin de maintenir l'importante diversité biologique caractérisant ce type d'environnement (Gordon et Duncan 1988).

Biologie du Scirpe maritime (*Scirpus maritimus* L.)

Le Scirpe maritime est une macrophyte de la famille des Cypéracées formant de denses regroupements monospécifiques dans les marais saumâtres peu profonds (Liefers et Shay 1982b, 1982a, de Leeuw et al. 1996, Kantrud 1996, Charpentier et al. 2000). Cette plante pérenne produit des inflorescences (i.e. reproduction sexuée) produisant des akènes pouvant rester en dormance plusieurs années (Clevering 1995), permettant ainsi le développement de plantules dans un nouvel environnement. Pourtant, la grande particularité du Scirpe maritime est de pouvoir se multiplier de

manière végétative (i.e. propagation clonale) via un réseau très complexe de rhizomes et de tubercules (Fig. 2) (Grace 1993), permettant une rapide colonisation des plants nouvellement établis (concept de "foraging strategy", voir de Kroon et Hutchings 1995 pour revue). Les rhizomes et les tubercules assurent principalement l'ancrage de la plante dans le substrat, la protection face aux perturbations, la mise en réserve de produits issus de la photoassimilation et dans une moindre mesure, la multiplication et la propagation (Grace 1993). Ces différentes fonctions font de ces organes des composantes d'une importance capitale dans ce mode de propagation.

Les ramets formés au cours d'une saison de croissance sont interconnectés par des rhizomes qui persistent plusieurs années dans le sol. Cependant, il semblerait que ces rhizomes ne soient plus physiologiquement fonctionnels après la saison de croissance pendant laquelle ils ont été formés (Zákravský et Hroudová 1994). La partie photosynthétique des ramets est active pour une saison de croissance seulement et commence à entrer en sénescence à la fin juillet (Whigham et Simpson 1978, Podlejski 1981). Seules les parties souterraines (i.e. les tubercules et les rhizomes) persistent l'hiver sur plusieurs années. Si le milieu n'est pas perturbé et est exclu d'herbivores, après quelques années, le genet est donc majoritairement constitué de tubercules connectés entre eux par des rhizomes (Hroudová et Zákravský 1995). Les parties épigées visibles lors de la période de croissance ne sont alors que la "partie émergée de l'iceberg". Les premiers ramets issus directement du démarrage végétatif des tubercules hivernants portent généralement une inflorescence (Liefers et Shay 1981). Ces ramets émettent de 1 à 3 rhizomes le long desquels plusieurs ramets végétatifs (i.e. sans inflorescence) peuvent être successivement formés, produisant à leur tour 1 à 3 rhizomes (Fig. 3). Les rhizomes se terminent généralement par un tubercule dépourvu de partie aérienne (Zákravský et Hroudová 1994). Ces observations impliquent l'existence d'une importante variabilité fonctionnelle entre les ramets (Fig. 4) qui semble être programmée dans le développement du genet. En outre, Clevering (1995) a mis en évidence une grande variabilité morphologique des

tubercules. En effet, les tubercules placés à l'extrémité apicale des rhizomes sont plus gros que ceux placés en position basale (Fig. 3). Le fonctionnement clonal de *Scirpus maritimus* se caractérise donc à la fois par l'existence de connexions physiologiques entre les ramets mais aussi par une importante variabilité morphologique et fonctionnelle de ceux-ci.

Le Scirpe maritime est une espèce tolérante à la salinité et aux eaux assez profondes (Dodd et Coupland 1966, Ungar 1970, Walker et Coupland 1970, Stewart et Kantrud 1972, Ungar 1974, Millar 1976). Ceci ne veut pas dire pour autant que ces facteurs abiotiques n'aient aucun impact sur la dynamique et la production de *Scirpus maritimus* dont l'optimum semble être atteint pour une hauteur d'eau de 5-20 cm (Lieffers et Shay 1981) et pour une salinité comprise entre 0-10 ‰ (Lillebø et al. 2003). Lieffers et Shay (1981, 1982b) ont montré que dans des conditions trop peu salines, *Scirpus maritimus* pouvait être éliminé par des espèces compétitrices d'eau douce telle que *Scirpus lacustris*. Au contraire, dans des milieux secs et très salés, les tubercules développent de courtes tiges qui ne fleurissent généralement pas. Dans des eaux peu profondes et de salinité moins élevée, les tiges sont plus grosses et leur densité ainsi que les biomasses aérienne et souterraine atteignent leur maximum. Les bourgeons floraux apparaissent aussi plus rapidement. Lorsque la profondeur de l'eau dépasse 30-40 cm et que la salinité est faible, la biomasse souterraine diminue, attestant la perte de réserves contenues dans les tubercules et nécessaires à la croissance des tiges pour se maintenir hors de l'eau. Les tiges et les inflorescences atteignent également leur dimension maximale, mais à cause de la densité beaucoup plus faible des tiges, la biomasse totale est plus faible (Lieffers et Shay 1981).

L'Oie cendrée (*Anser anser anser*) et l'intégrité des populations de Scirpe maritime des marais camarguais

La plupart des populations d'oies cendrées ont connu une expansion démographique importante au cours des dernières décennies (Dick et al. 1999, Nilsson et al. 1999). La population transitant ou hivernant en France, après reproduction, est estimée à 400 000 individus et est considérée en augmentation (Delany et Scott 2002). En Camargue, l'Oie cendrée n'était observée dans les années 50 que de façon sporadique en hiver (Walmsley 1988). Ce n'est qu'au milieu des années 80 que les effectifs se sont accrus, dépassant les 100 individus hivernant au début des années 90 (Kayser et al. 1992). Après avoir doucement évolués jusqu'à l'hiver 1997/1998, les effectifs ont augmenté de manière exponentielle pour atteindre près de 1 300 oiseaux en janvier 2000 (Kayser et al. 2003). Cet effectif est toujours en augmentation et on estime que 2 000 à 2 500 oies hivernent de nos jours en Camargue. La récente installation ainsi que la croissance rapide des effectifs d'oies cendrées en Camargue peut être imputée à l'augmentation des populations nicheuses du Nord-Ouest et du centre de l'Europe (Madsen et al. 1999). La destruction et la perturbation de certains sites d'hivernage habituellement utilisés par les oies, tel que le lac d'Ichkeul en Tunisie (E.R.I 1999) peuvent aussi avoir eu un rôle ayant favorisé l'établissement de cette espèce durant la période hivernale en Camargue.

Sur leur site d'hivernage en Camargue, les oies consomment principalement les parties souterraines du Scirpe maritime. Desnouhes et Lepley (2004) ont montré que le Scirpe maritime représentait 99 et 95% du régime alimentaire des oies cendrées en 2001 et 2002, respectivement.

En prélevant les tubercules, les oies provoquent des déconnexions physiologiques entre les ramets, pouvant altérer le fonctionnement clonal, le mode de reproduction, l'allocation des ressources et la dynamique des populations de scirpe subissant cette agression.

Impacts de l'herbivorie sur le fonctionnement clonal et l'allocation des ressources de *Scirpus maritimus*

L'évolution des traits d'histoire de vie et leurs interactions peuvent déterminer la dynamique des populations animales et végétales (Stearns 1992). Un des mécanismes qui complexifie le cycle de vie est la croissance clonale. La clonalité, que l'on retrouve aussi sous le nom de propagation végétative, peut se définir comme la capacité d'un individu à croître et à se propager par auto-réplication, de sorte que différentes parties d'un organisme génétique puissent fonctionner et survivre par elles mêmes (Charpentier 1998). La clonalité permet donc la production d'unités génétiquement identiques (i.e. les ramets) qui peuvent fonctionner et survivre de façon autonome si elles sont séparées les unes des autres au cours du développement. L'ensemble des ramets développés à partir d'un zygote unique sont des membres indépendants d'un même individu (i.e. le genet) (Charpentier 1998).

Les ramets semblent être spécialisés dans l'assimilation du carbone et la croissance végétative, le mode de reproduction et le stockage des ressources. Stuefer (1998) a décrit deux types de spécialisation fonctionnelle des ramets interconnectés chez les plantes clonales. Des espèces telles que *Scirpus maritimus* possèdent des ramets dont la structure et la fonction peuvent varier avec les conditions environnementales. Il a été proposé que de telles variations pouvaient être bénéfiques pour les fragments clonaux vivant dans des environnements hétérogènes comme les marais temporaires (Grime 1979, Pitelka et Ashmun 1985, Hutchings et de Kroon 1994, Alpert et Stuefer 1997, Stuefer 1997, 1998). Dans des habitats variables où les ressources sont abondantes, les ramets interconnectés peuvent alors se spécialiser au niveau morphologique afin d'exploiter la ressource abondante la plus proche qu'ils pourront partager par translocation (Charpentier et Stuefer 1999). En revanche, pour des espèces telles que *Carex bigelowii*, la différenciation des ramets correspond à une programmation du développement des différents organes constituant la plante

(Stuefer 1998). Ces deux modes de spécialisation ne sont que les extrêmes d'un continuum mais pour chaque cas, une déconnexion physiologique des ramets par broutement des oies peut avoir des répercussions fatales sur la dynamique de la population.

Plusieurs études ont porté sur les impacts des oies sur la dynamique de différentes espèces de plantes clonales. Giroux et Bédard (1987b) ont observé que l'initiation de la croissance des tiges chez *Scirpus pungens* (anciennement classifié *Schoenoplectus pungens* (Vahl) Palla, *Scirpus americanus* Pers., et *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volkart ex Schinz & R. Keller) est entièrement dépendante des réserves disponibles dans les rhizomes. Une réduction du nombre de tiges se traduit par une diminution de la disponibilité du carbone photoassimilé, ce qui implique une diminution de la production végétale (Giroux et Bédard 1987b). La meilleure stratégie pour un ramet de Scirpe américain (*Scirpus pungens*) brouté serait alors d'allouer le moins d'énergie possible dans la production de graines (Giroux et Bédard 1987a). La prédation des parties souterraines et aériennes par les oies et les herbivores domestiques influe sur l'allocation des ressources et plus particulièrement entre les tiges photosynthétiques et les tubercules (Richards 1984) affectant ainsi la mise en réserve des photoassimilats (McNaughton et al. 1988). Quelques études ont révélé l'importante faculté des plantes clonales à récupérer de la défoliation provoquée par les herbivores domestiques (Gu et Marshall 1988, Jónsdóttir et Callaghan 1989). Le prélèvement des parties souterraines d'une plante clonale peut être partiellement ou complètement compensé par une réallocation des ressources (Oosterheld 1992). Amat (1986) et Kantrud (1996) sont arrivés aux mêmes observations suite aux prélèvements des parties souterraines par les oies. Cependant, une consommation importante et répétée des parties épigées et hypogées de la plante par les oies peut s'avérer dommageable pour le maintien des populations de Scirpe maritime (Esselink et al. 1997). La déconnexion des rhizomes provoquée par le prélèvement de tubercules par les oies provoque le démarrage végétatif des tubercules

restants. La taille des tubercules isolés détermine la hauteur de la première tige émise ainsi que le nombre de tiges produites par propagation végétative au cours de la saison de croissance; ainsi, la perturbation qu'est l'herbivorie représente un coût pour la plante (Charpentier 1998). Ainsi, la taille et le nombre des tubercules restant après le prélèvement des oies apparaissent comme des paramètres qui conditionnent la capacité qu'ont les plants de Scirpe maritime à recoloniser un milieu perturbé.

À la lumière du contenu des précédents paragraphes, il est clair que les conséquences du broutement des oies et des herbivores domestiques sur les parties aériennes et souterraines du Scirpe maritime peuvent altérer le fonctionnement clonal, la structure et la dynamique de cette plante. Cependant, peu de travaux semblent traiter l'impact conjugué de deux herbivores sur différents organes d'une même plante. Comment peut-on quantifier cet impact en termes de densité, de taille ou encore de biomasse des différents organes touchés? Comment faire le suivi à long terme de cet impact sans pour autant altérer le milieu d'étude? Les réponses à ces questions peuvent être apportées par l'utilisation de relations allométriques.

Les relations allométriques: une méthode d'échantillonnage non-destructive de la végétation

La production primaire et par conséquent la biomasse des plantes macrophytes qui poussent dans les marais est habituellement mesurée par prélèvement direct de la végétation. Cependant, l'utilisation d'un échantillonnage destructif présente des désavantages comme le manque de précision dans les milieux tidaux (Shew et al. 1981), la grande variabilité dans les estimations (Hopkinson et al. 1978), ou encore la sous-estimation de la production (Milner et Hughes 1968, Smith et Odum 1981). Cette technique est aussi considérée comme laborieuse et coûteuse. Finalement, elle

n'est pas toujours compatible avec un suivi à long terme dont le but principal est de mesurer les effets cumulatifs des herbivores.

Depuis les années 30, l'instrument indispensable de toute étude sur la croissance relative des organismes vivants semble s'être orienté vers les *relations allométriques* (Teissier 1948). Les techniques non-destructives ont ainsi été de plus en plus développées comme une alternative de l'étude de la production et de la biomasse des marais (Hopkinson et al. 1978, Hardisky 1980, Lieffers 1983, Giroux et Bédard 1988b, de Leeuw et al. 1996, Thursby et al. 2002). Bien que des auteurs considèrent que l'échantillonnage non-destructif est aussi laborieux (Dickerman et al. 1986), cette technique basée sur des relations étroites entre des paramètres morphométriques comme la hauteur ou le diamètre et la biomasse des plants rend des estimations précises (Nixon et Oviatt 1973, Gross et al. 1991, Teal et Howes 1996).

Objectifs de l'étude

Le premier objectif de notre étude était de déterminer si la technique d'échantillonnage non-destructif que sont les relations allométriques, était un outil assez précis pour estimer les biomasses aériennes et souterraines de scirpales broutées et non broutées par l'Oie cendrée et les herbivores domestiques, dans des marais du delta du Rhône dans le sud de la France. Cet objectif technique constitue la première phase d'une étude à long terme dont le but est d'évaluer les effets conjoints des deux herbivores sur la production et l'allocation des ressources de *Scirpus maritimus*. Des comparaisons entre les années et entre les marais ont été effectuées afin de généraliser nos modèles allométriques.

Le second objectif était d'évaluer les impacts de l'herbivorie combinée du bétail, des chevaux et des oies sur l'allocation des ressources de *Scirpus maritimus*.

Nous nous sommes aussi penchés sur l'influence que pouvaient avoir ces herbivores sur le mode de reproduction (sexuée ou clonale, par propagation végétative) du Scirpe maritime. Des paramètres environnementaux tels que la salinité et les niveaux d'eau, ont été utilisés dans le but d'expliquer d'éventuelles différences entre les années et/ou entre les marais.

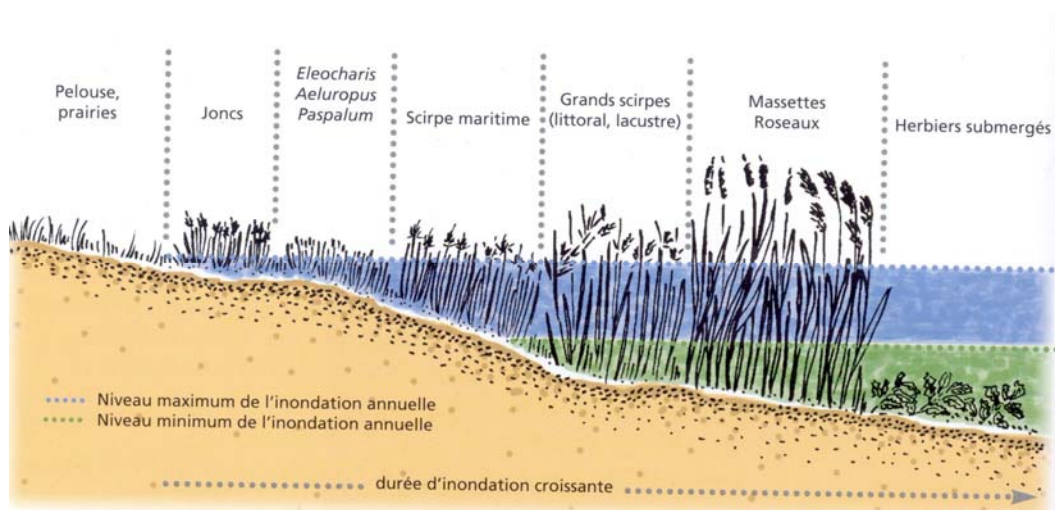


Fig. 1: Exemple de succession de la végétation: bordure d'un marais saumâtre temporaire camarguais (d'après Mesléard et Perennou 1996).

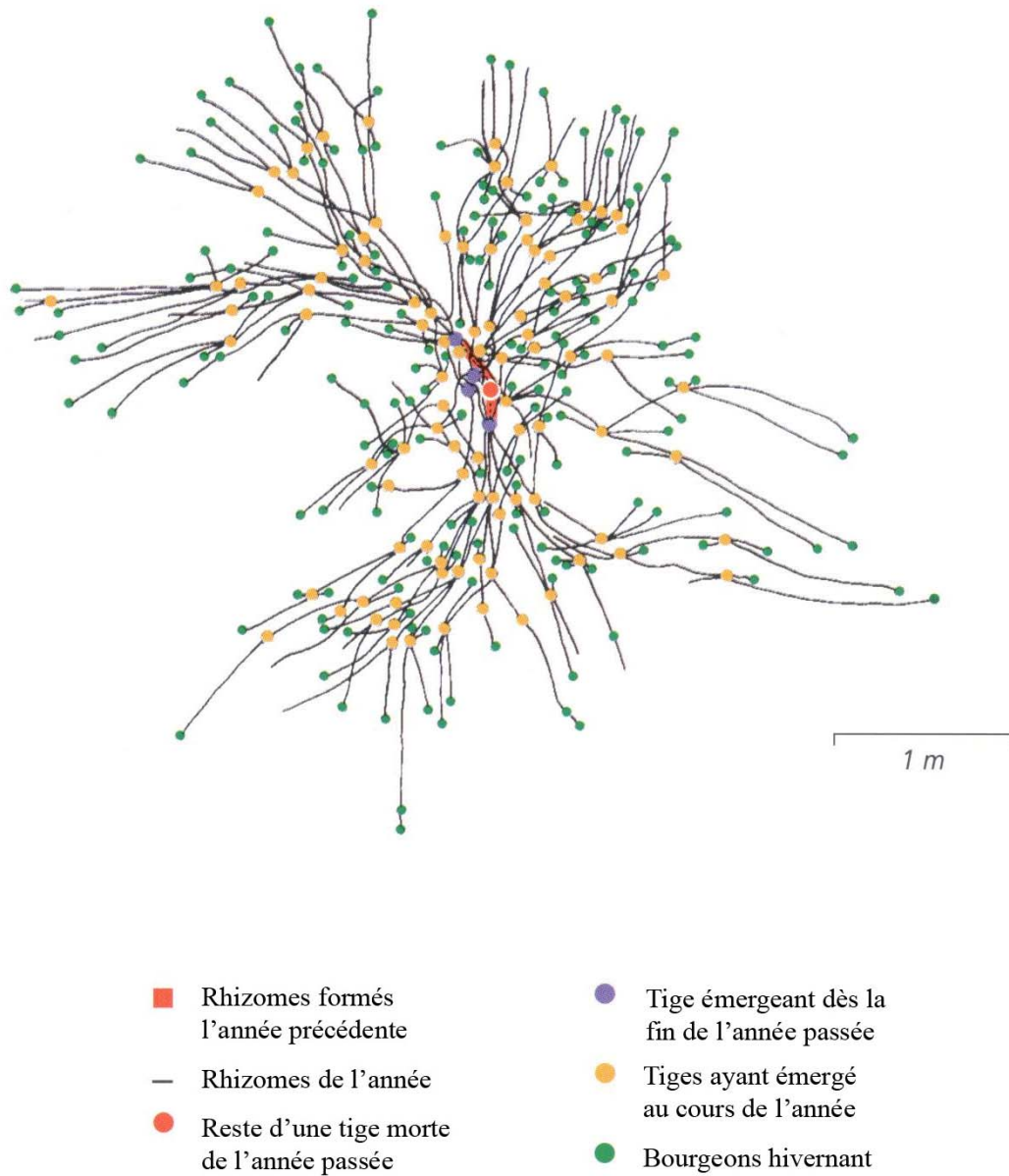


Fig. 2: Schéma de la multiplication végétative d'un pied de massette *Typha latifolia*, espèce dont le développement des parties souterraines est très proche de celui de *Scirpus maritimus* (d'après Dykyjová et Kvet 1978).

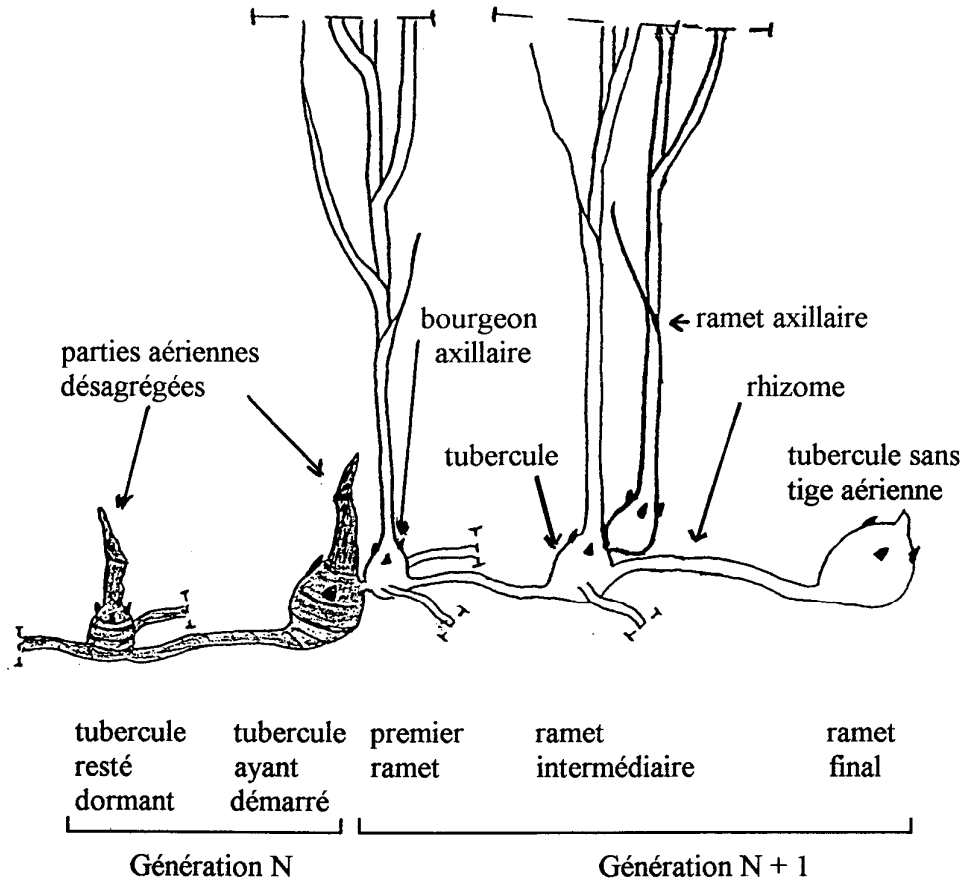


Fig. 3: Représentation schématique de la croissance clonale chez *Scirpus maritimus*, témoignant de l'importante variabilité morphologique des ramets (d'après Charpentier 1998).

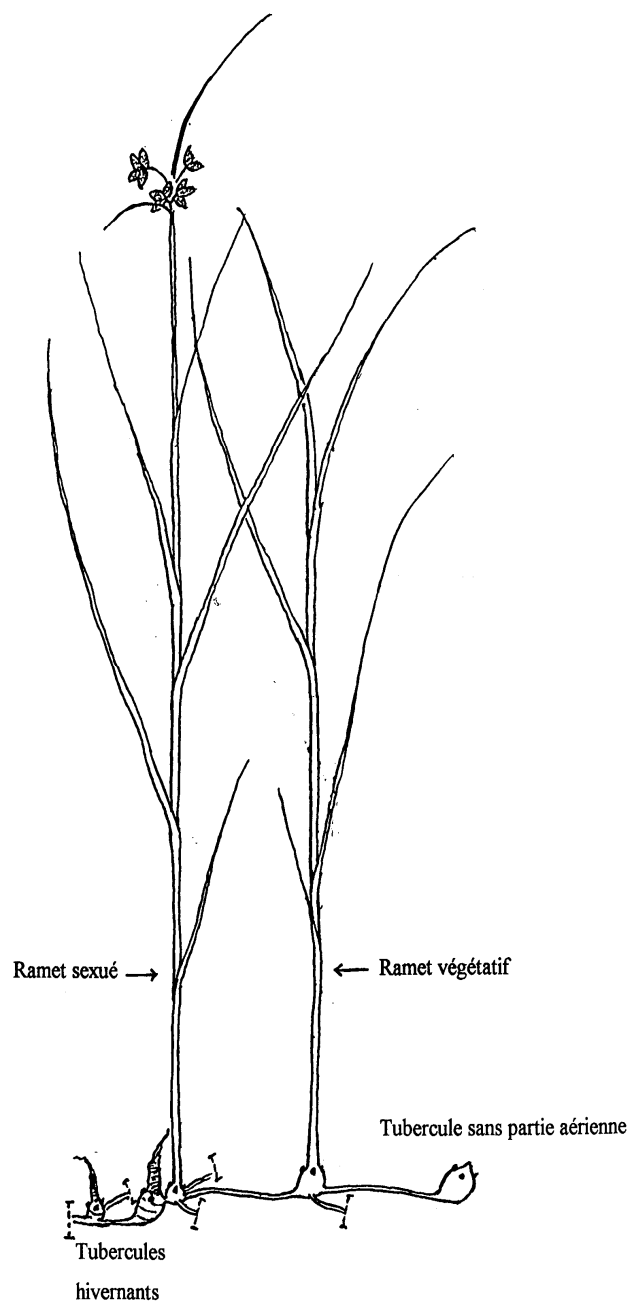


Fig. 4: Représentation d'un fragment de clone de *Scirpus maritimus* composé de deux tubercules hivernants et d'une chaîne de ramets produite au cours d'une saison de croissance, témoignant de l'importante variabilité fonctionnelle des ramets (d'après Charpentier 1998).

CHAPITRE 1

L'ÉCHANTILLONNAGE NON-DESTRUCTIF DU SCIRPE MARITIME DANS LE SUD DE LA FRANCE

Ce chapitre sera soumis pour publication sous le titre suivant:

Non-destructive sampling of *Scirpus maritimus* L. in southern France.

Christophe Gouraud, Jean-François Giroux, François Mesléard, and Laurent Desnouhes.

Abstract: Above- and belowground biomass of the macrophyte *Scirpus maritimus* were measured in Camargue (Rhône delta, southern France) using destructive and non-destructive sampling methods. Our aim was to validate whether non-destructive sampling could be used for long-term monitoring of marshes submitted to grazing by cattle and Greylag geese (*Anser anser anser*). Three sizes of quadrats and cores were tested and quadrats 15 x 15 cm and cores 15 x 15 x 15 cm were found to be the optimal size to sample above- and belowground biomass, respectively. Height and diameter explained more than 95% of the variation in shoot biomass but the allometric models differed between 2002 and 2003 for the grazed marsh and between the grazed and ungrazed marshes in 2003. This indicates that a generalised model could not be derived and that specific models would have to be established for each marsh. However, we determined that sampling 20 shoots per marsh would be sufficient to establish accurate models. Allometric models underestimated aboveground biomass obtained by destructive sampling and we thus computed correction factors. Tuber biomass and belowground biomass were adequately predicted by the aboveground biomass although the relationship was less precise in 2003 than 2002. We concluded that non-destructive sampling can be used to estimate biomass of *Scirpus maritimus* but that the technique must be adjusted for each study.

Key Words: allometric models, non-destructive sampling, *Scirpus maritimus*, biomass, herbivory.

Introduction

Primary production and consequently biomass of macrophytes in marshes is usually measured by harvesting. The use of destructive sampling, however, comprises disadvantages like inaccuracy in tidal environments (Shew et al. 1981), high variability of the estimates (Hopkinson et al. 1978), or underestimation of production (Odum and Smalley 1959; Milner and Hughes 1968). It is also considered labour intensive and thus costly. Finally, it is not always compatible for long-term monitoring that aims, for instance, at tracking the cumulative effects of herbivores.

Non-destructive techniques have thus been developed as an alternative to study production and biomass in marshes (Hopkinson et al. 1978; Hardisky 1980; Lieffers 1983; Giroux and Bédard 1988; de Leeuw et al. 1996; Thursby et al. 2002). Although some authors consider that non-destructive sampling is also labour intensive and sometimes unsuitable (Dickerman et al. 1986), this technique based on strong relationships between morphometric parameters like height or diameter and shoot biomass can yield accurate estimates (Nixon and Oviatt 1973; Gross et al. 1991; Teal and Howes 1996).

The aim of our study was to determine whether non-destructive sampling techniques were accurate for estimating above- and belowground biomass of grazed and ungrazed sea club-rush *Scirpus maritimus* var. *paludosus* (A. Nelson) Kükenthal (formerly classified as *Scirpus paludosus* A. Nelson, as *Scirpus campestris* var. *paludosus* (A. Nelson) Fernald, as *Bolboschoenus paludosus* (A. Nelson) Soó, and as *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla subsp. *Paludosus* (A. Nelson) Koyama) marshes of the Rhône delta in southern France. This was part of a larger study that aims at evaluating the long-term effects of herbivores (cattle *Bos taurus* and *Equus caballus*, and Greylag geese *Anser anser anser*) on the production and resource allocation of *Scirpus maritimus*. We first compared biomass and density in different quadrat and core sizes to sample above- and belowground vegetation, respectively. We then developed several allometric models to account for annual variation in environmental

conditions and the potential effects of herbivores. We finally validated these models by comparing biomass estimates with those obtained by destructive sampling. Our study was conducted during two years to take into account variation in water levels and salinity.

Method and materials

Study site

Our study was conducted at the Tour du Valat Nature Reserve (43°30' N, 04°30' E) located in the Camargue region of southern France. This 1071-ha reserve is characterized by a large number of shallow brackish marshes ranging in size from <math><100\text{ m}^2</math> to several hectares. We focused our experiments in the St-Seren (70 ha) and Manche Nord des Relongues marshes (28 ha; Figure 1). Vegetation is dominated by *Scirpus maritimus*, which covers more than 50% of the marshes. Other species include *Phragmites australis*, *Scirpus littoralis*, *Scirpus lacustris*, *Typha latifolia*, *Typha angustifolia*, and *Juncus gerardi*. The St-Seren marsh is grazed by cattle from April to October (60 bulls at the density of 0.5 bovine per hectare) to control growth of emergent vegetation. It also receives the largest number of wintering Greylag geese in Camargue and the annual grazing pressure was estimated at 53627 goose-days \pm 6575 SE between 1997 and 2002, with a peak at nearly 75000 goose-days during winter 2001-2002 (Desnouhes et al. 2003). The Manche Nord des Relongues marsh is unused by herbivores in summer. Water levels in those marshes are naturally determined by autumn rains and managed by pumping water from adjacent canals to ensure a short summer draining period before re-flooding at the beginning of August.

Water levels and salinity

Water levels were recorded weekly in the St-Seren marsh using permanent geo-

referenced gauges (± 1 cm). Flooding duration (± 1 day), precipitations (± 0.1 mm) and electrical conductivity (± 0.01 mS/cm) were also recorded weekly. Electrical conductivity was measured with a WTW salinity meter (Model 315i/SET, SSS Korrosionsschutztechnik GmbH & Co, Essen, Germany) and values were converted to gram per litre using a conversion factor of 0.68 (Hart et al. 1991). We computed monthly averages of these three environmental parameters for the growing season (January – July). Flooding duration was determined using a digital elevation model built from the topographical survey of the St-Seren marsh (Desnouhes et al., unpubl. data).

Quadrat and core size

Three quadrat sizes were compared in July 2003 to estimate aboveground biomass using destructive sampling: 15 x 15 cm, 25 x 25 cm, and 40 x 40 cm. Ten replicates of nested quadrats (Wiegert 1962) were randomly located in the St-Seren marsh. Vegetation was harvested by clipping at ground level, washed to remove soil particles, dried at 70°C during 48 h, and weighed. Three core sizes were also compared to estimate belowground biomass in the same 10 quadrats used for aboveground vegetation. The nested cores measured 7.5 x 7.5 cm, 15 x 15 cm, and 25 x 25 cm with a depth of 15 cm to insure that all plant material was harvested (Charpentier and Stuefer 1999). Belowground samples were placed into numbered pots filled with water to soften sediment during 12-24 h. Cores were washed on a 5-mm sieve to separate sediment and plant parts that were subsequently sorted into tubers, rhizomes, and dead material. The sorted plant material was dried at 70°C during 48h and weighed to obtain biomass estimates. Any aboveground parts found in the cores were sorted and added to the aboveground material.

Allometric relationships

The first step consisted in establishing the relationship between morphometric parameters measured on shoots and their biomass. A total of 115, 120, and 60 shoots were randomly selected in the St-Seren marsh in 2002 and 2003 and in the Manche Nord des Relongues marsh in 2003, respectively. For each stem, we measured height with a ruler (± 1 mm) and diameter at ground level with a calliper (± 0.1 mm), counted the total number of leaves, the number of grazed leaves and noted the presence/absence of inflorescence. In 2002, only presence/absence of grazing was recorded. Stems were then cut at ground level, washed, dried at 70°C during 48 h, and weighed. Morphometric parameters were integrated into a multiple regression model to establish the best allometric equation for each sample. We further tested the effect of grazing by comparing the equations established for grazed and ungrazed shoots. We used covariance analyses to examine the influence of year and marsh type on the allometric equations. Logarithmic relationships were used because height, diameter, and mass represent growth parameters (Sokal and Rohlf 1995). Corrections were applied to overcome bias resulting from use of logarithmic transformations (Baskerville 1972).

The second step consisted in validating biomass estimated by non-destructive sampling (Giroux and Bédard 1988; de Leeuw et al. 1996; Daoust and Childers 1998; Thursby et al. 2002). In 2003, 24 sampling stations were randomly located in the St-Seren marsh (grazed by cattle and greylag goose) and twelve stations were located in the Manche Nord des Relongues marsh (ungrazed). Sampling was conducted when *Scirpus maritimus* biomass reached its peak at the end of July (Podlejski 1981). We took the same measurements on each shoot found in 15 x15 cm quadrats than those taken to establish the allometric equations. Aboveground biomass of each quadrat was determined by adding the estimated mass of each shoot using the allometric equations. Destructive sampling of aboveground parts was performed using the same techniques described above to compare quadrat sizes. Paired-*t*-tests were performed

for each marsh to compare biomass estimated by non-destructive and destructive sampling.

Relationships between above- and belowground biomass.

Destructive sampling of belowground parts was conducted by sampling 15 x 15 x 15 cm sediment cores at the same locations as those sampled to validate the non-destructive sampling. For each core, a sub sample of tubers ($\approx 25\%$) was randomly selected to measure their dry mass (± 0.01 g). Portions of shoots contained in the sediments were added to the aboveground biomass. The relationships between above- and belowground biomass was established to determine belowground biomass without destructive sampling (Whigham and Simpson 1978; Podlejski 1981). We use ANCOVAs to compare relationships between above- and belowground biomass between marshes and years.

In this study, all biomass values were transformed in g/m^2 of dry matter. Data were analysed with JMP IN SAS Institute (Sall et al. 2001). Unless otherwise indicated, error values represent ± 1 SE and acceptable level of statistical significance was established at 5%.

Results

Water levels and salinity

In 2003, water levels were higher in the St-Seren marsh for January and February and lower in July when compared with the previous year (Figure 2A). Water levels were consistently lower in the Manche Nord des Relongues marsh than in the St-Seren marsh. Salinity in the St-Seren differs between years, particularly in July where salinity was 3.5 times higher in 2003 than in 2002 (Figure 2B).

Quadrat and core size

Quadrat size did not influence neither the variance nor the mean of aboveground biomass and shoot density estimates (Table 1). Similar results were obtained for the estimates of total belowground biomass and tuber density using different core sizes (Table 1). The smallest quadrat and core sizes (15 x 15 x 15 cm and 7.5 x 7.5 x 15 cm) were therefore considered adequate to minimize sampling effort in *Scirpus maritimus* marshes. However, we observed that sediments were easier to remove from the 15 x 15 x 15 cm core than the smaller one.

Allometric relationships

The three allometric equations were highly significant ($p < 0.0001$) and explained >95% of the variation in shoot biomass (Table 2). All morphometric parameters were significant but shoot height and diameter were the most important in all models. Adding the presence/absence of inflorescences or grazing increased R^2 by less than 0.023 in any models. These parameters were not retained in the final models to minimize data collection in the field. Covariance analyses showed an effect of year (intercept effect, $F_{1, 229} = 215$, $p < 0.0001$) and marsh type (slope effect associated to height, $F_{1, 174} = 4.544$, $p = 0.0344$), preventing us to use a generalized equation to explain aboveground biomass of *Scirpus maritimus* shoots. There was no difference between the equations established for grazed and ungrazed shoots ($F_{5, 119} = 0.781$, $p = 0.2311$).

Biomass estimated by non-destructive sampling were lower than those obtained by destructive sampling for both grazed ($t = 4.364$, $df = 23$, $p = 0.0002$) and ungrazed marshes ($t = 6.039$, $df = 11$, $p < 0.0001$) studied in 2003. By computing a regression equation using estimates obtained by the two methods, it is possible to correct the non-destructive sampling estimates. The regression lines derived for each marsh did not differ (ANCOVA, $F_{1, 32} = 0.11$ and $p = 0.7378$) allowing the use of a single generalised model (Figure 3). We explored the effect of submersion duration

and herbivory as indexed by the proportion of grazed leaves in each quadrat using a multiple regression to model the difference in biomass estimates between the destructive and non-destructive sampling methods. None of these variables explained the observed difference ($p > 0.05$).

The lack of a generalized allometric equation means that it will be necessary to harvest a sample of plants to estimate biomass using non-destructive sampling. To minimize the number of shoots to be harvested, we developed additional allometric models by comparing random sub-samples of 20, 40, and 60 shoots with the full samples of both marshes. Covariance analyses showed that the number of shoots did not influence the allometric relationships in grazed ($F_{3, 228} = 0.3503$, $p = 0.7890$) and ungrazed marshes ($F_{2, 111} = 0.087$, $p = 0.9164$) in 2003. Moreover, biomass estimated by non-destructive sampling were not affected by the number of shoots used to derive the models ($F_{3, 88} = 1.744$, $p = 0.1639$ and $F_{2, 30} = 2.319$, $p = 0.1158$ for grazed and ungrazed marshes in 2003, respectively). Consequently, sampling 20 shoots would be appropriate to derive specific allometric relationships for a marsh in a given year.

Relationships between above- and belowground biomass

Both tuber biomass and total belowground biomass can be predicted from aboveground biomass obtained by destructive sampling (Figure 4). The relationships were very reliable in 2002 for the grazed marsh but much less in 2003 for both types of marshes. There were differences between years and marsh types for the relationships between dry aboveground biomass and dry tuber mass (year: $F_{1, 30} = 5.952$, $p = 0.0208$ and $F_{1, 30} = 9.636$, $p = 0.0041$ for slope and intercept effects respectively; marsh type: intercept effect, $F_{1, 32} = 21.62$, $p < 0.0001$) and between dry aboveground biomass and total belowground biomass (year: $F_{1, 30} = 11.549$, $p = 0.0019$ and $F_{1, 30} = 22.15$, $p < 0.0001$ for slope and intercept effects respectively; marsh type: intercept effect, $F_{1, 32} = 34.95$, $p < 0.0001$). For a same dry aboveground

biomass, we estimated more belowground biomass in the grazed St-Seren marsh than in the ungrazed Manche Nord des Relongues. In the St-Seren marsh this difference between the two years was accentuated with the increase in dry aboveground biomass but was negligible for values lower than 250 g/m². Similar trends were found for dry tuber biomass (Figure 4A).

Discussion

We observed differences between years and marshes in the allometric relationships for the aboveground parts of *Scirpus maritimus*. For instance, a shoot harvested in the St-Seren marsh in 2003 was heavier than a shoot with the same diameter and height measured in 2002. The structure of the plant tissues and/or the cell contents must have been different during these two years. Environmental parameters, such as water levels and salinity can influence the ecology, dynamic, and physiology of *Scirpus maritimus*. Lieffers and Shay (1981) showed a shift from vegetative propagation to sexual reproduction with increasing water depth. Lillebø et al. (2003) highlighted that plant mortality increased after two weeks of exposure to high salinity. The increased biomass of plants collected in the St-Seren marsh in 2003 could be linked to differences in water levels or salinity but Barclay and Crawford (1982) reported that higher water levels (i.e. anaerobiosis) increased shoot height without affecting their dry mass. Underwater photosynthesis has been also reported to have significant impact on total dry matter production in *Scirpus maritimus* during spring growth. During the submerged period, the stored carbohydrates decrease with time but the ability of *Scirpus maritimus* to emerge from deep water is not affected (Clevering et al. 1995). Although plant production can be strongly affected by temperature, light, nutrient content, and canopy-air CO₂ concentration (Plus et al. 2001; Rasse et al. 2002), we did not measure any of these parameters and therefore cannot determine their importance in explaining the observed differences in the allometric relationships.

We observed underestimation of the biomass by non-destructive sampling especially for small ND values. This underestimation contrasts with results of (Giroux and Bédard 1988) who reported an overestimation of the biomass of *Scirpus pungens* (formerly classified as *Schoenoplectus pungens* (Vahl) Palla, as *Scirpus americanus* Pers., and as *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volkart *ex* Schinz & R. Keller) by non-destructive sampling. Giroux and Bédard (1988) proposed three potential sources of error: counting of shoots, model accuracy and height estimates from a sample of shoots. We are confident in the reliability of our counts and the accuracy of the models (high R^2) and discarded the third source because we measured all shoots in each quadrat. Furthermore, we showed that grazing and duration of submersion had no effects on the non-destructive sampling. We therefore cannot explain the underestimation.

Increases in water levels and salinity in the grazed marsh in 2003 could explain the differences between years in the relationships predicting tuber and total belowground biomass from aboveground biomass. The hydrological conditions observed in 2002 and 2003 were sufficiently different to affect the *Scirpus maritimus* growth, which explains the different slope of allocation between these two years, as well as slope similarity between the two marshes in 2003. In 2003, shoots had to draw more energy from tubers to emerge from water and to develop leaves for photosynthesis. We found a lower total dry belowground biomass and a dry tuber biomass lower in the ungrazed marsh than the grazed one. We suggest that *Scirpus maritimus* shoots allocate relatively more energy in their belowground than aboveground parts when they are grazed by geese and cattle. While foraging on tubers of sea club-rush, geese provoke physiological severing in rhizome chains. Charpentier et al. (1998), who studied the effects of rhizome severing on the clonal growth and architecture of *Scirpus maritimus*, found a larger number of buds sprouting, more rhizome initiation, more tubers without aboveground shoots and a lesser density and biomass shoots in severed clones than in control ones.

Non-destructive sampling of *Scirpus maritimus* in southern France is a suitable technique to estimate above- and belowground biomass. The technique, however, has some limitations because specific allometric relationships must be established for each marsh and each year. Fortunately, a random sample of only 20 shoots per marsh is sufficient to establish accurate allometric equations. Nevertheless, correction factors are required to prevent underestimation of biomass by non-destructive sampling. Non-destructive sampling is useful to monitor the impact of major disturbances such as environmental changes due to global warming or catastrophic events such as widespread flood. *Scirpus maritimus* is a very nutritive plant having both its aboveground and belowground plant parts consumed by herbivores. Again, non-destructive sampling is an appropriate technique to quantify the cumulative impact of such disturbance.

Table 1. Dry above- and belowground biomass (g/m^2), shoot density (shoots/ m^2) and tuber density (tubers/ m^2) of *Scirpus maritimus* estimated with three quadrat sizes and three core sizes in 2003 in the St-Seren marsh in southern France.

Aboveground	Quadrat size (cm)			p^a	p^b
	15 x 15	25 x 25	40 x 40		
Total biomass (g/m^2)	865.2 \pm 115.8 ^c	698.1 \pm 83.2	707.7 \pm 55.8	0.34	0.19
Density (shoots/ m^2)	871.0 \pm 89.4	707.2 \pm 55.8	891.1 \pm 194.3	0.54	0.53
Belowground	Core size (cm)			p^a	p^b
	7.5 x 7.5 x 15	15 x 15 x 15	25 x 25 x 15		
Total biomass (g/m^2)	3951.5 \pm 457.5	3583.3 \pm 371.9	3383.8 \pm 321.4	0.58	0.29
Density (tubers/ m^2)	7731.6 \pm 702.8	7308.1 \pm 515.9	6569.6 \pm 319.3	0.32	0.58

^a One-way ANOVA for comparison of means ($\text{df}_{\text{factor}} = 2$, $\text{df}_{\text{error}} = 27$).

^b Brown-Forsythe F test for homogeneity of variances.

^c Values are means \pm 1 SE (N = 10).

Table 2. Allometric equations relating dry aboveground mass (A, g), stem height (H, cm) and shoot diameter (D, mm) of *Scirpus maritimus* sampled in the grazed St-Seren marsh (2002 and 2003), and the ungrazed Manche Nord des Relongues marsh (2003).

Marsh	Year	Equation	R^2	n	p	s^2
St-Seren	2002	$A = e^{(-6.748 + 1.209 \ln H + 1.040 \ln D)}$	0.954	115	< 0.0001	0.063
	2003	$A = e^{(-6.500 + 1.322 \ln H + 0.907 \ln D)}$	0.966	120	< 0.0001	0.055
Manche Nord des Relongues	2003	$A = e^{(-7.047 + 1.482 \ln H + 0.862 \ln D)}$	0.960	60	< 0.0001	0.071

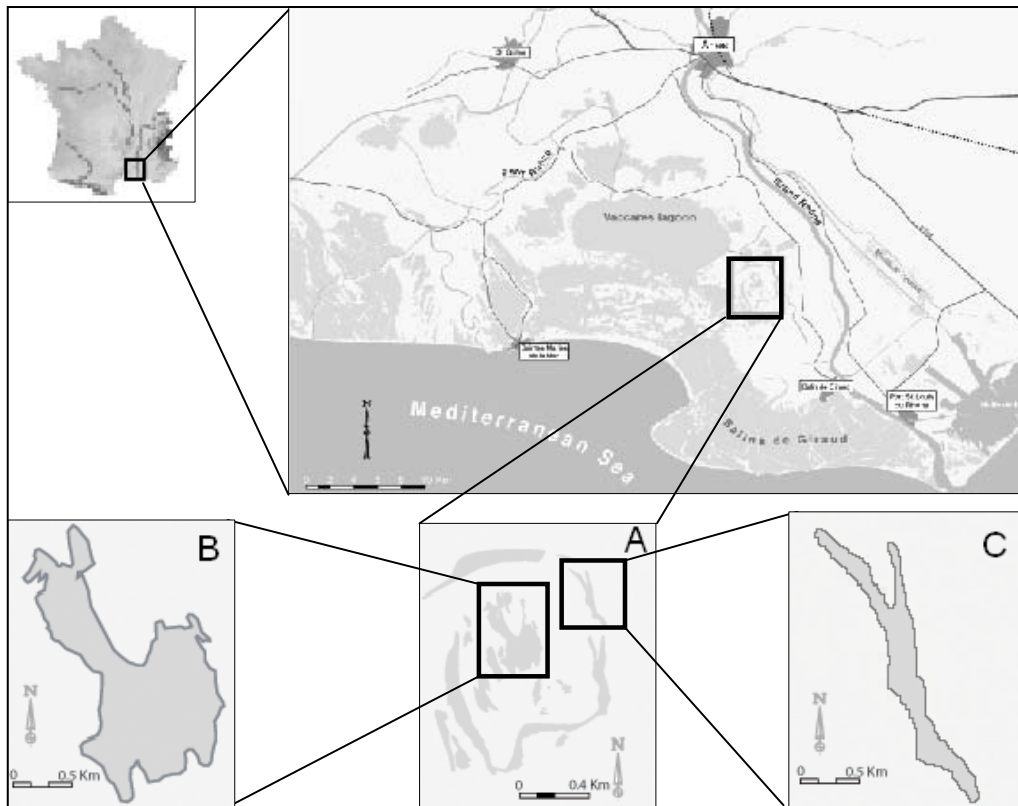


Figure 1. Location of the study site in Camargue, southern France, with (A) the Voluntary Nature Reserve of Tour du Valat, which comprises (B) the St-Seren marsh in the center and (C) the Manche Nord des Relongues marsh at the north-east.

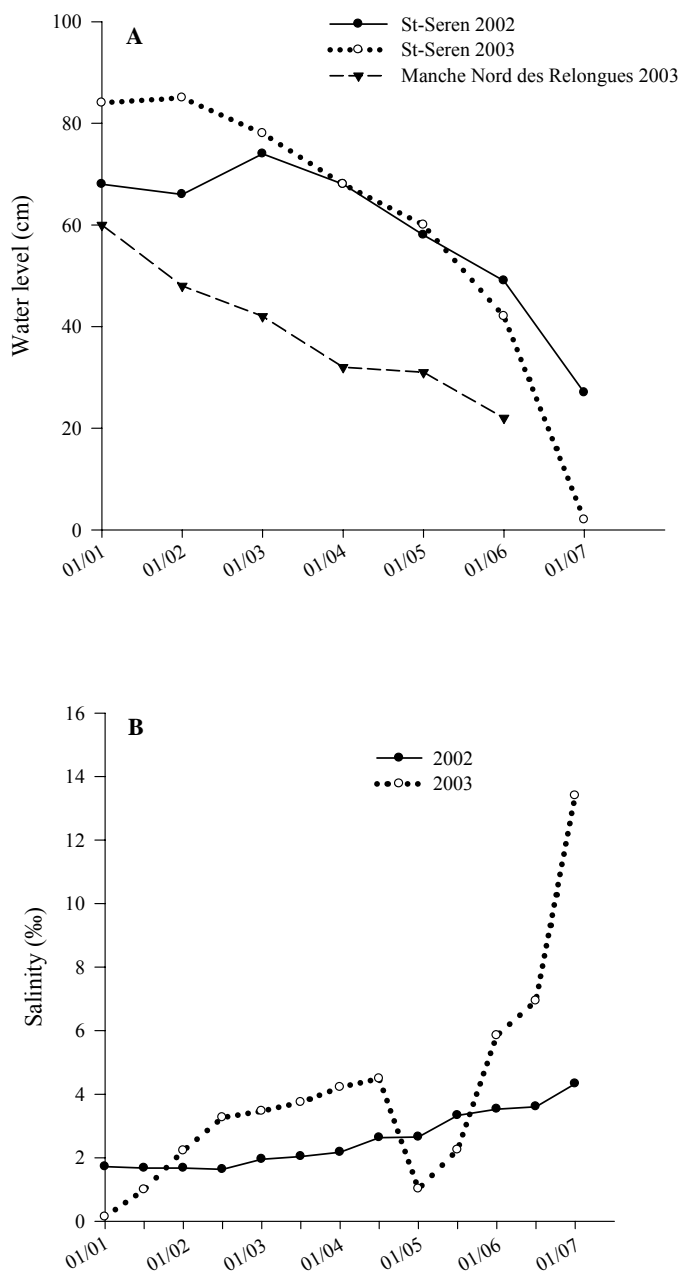


Figure 2. A. Water levels in the St-Seren marsh (grazed) in 2002 and 2003 and in the Manche Nord des Relongues (ungrazed) in 2003, during the emergence period of aboveground parts. B. Salinity (‰) during the period of growth of aboveground parts in 2002 and 2003 in the St-Seren marsh.

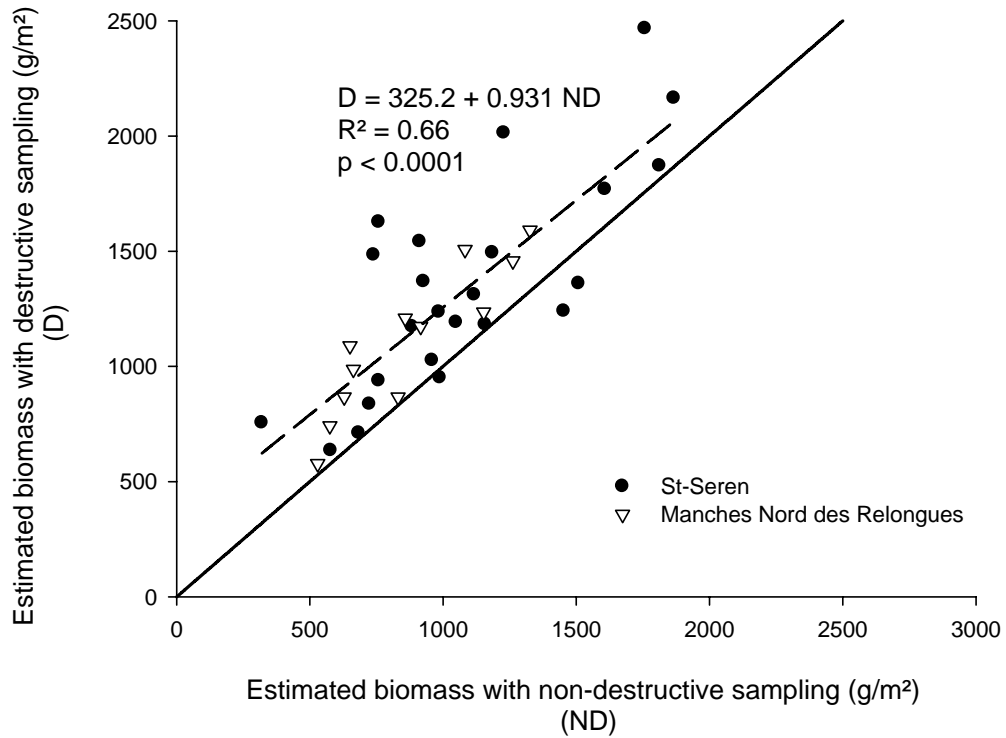


Figure 3. Relationship between biomass estimates obtained with non-destructive and destructive samplings in the St-Seren (grazed) and Manche Nord des Relongues (ungrazed) marshes in 2003. Solid line represents the theoretical model where $ND = D$.

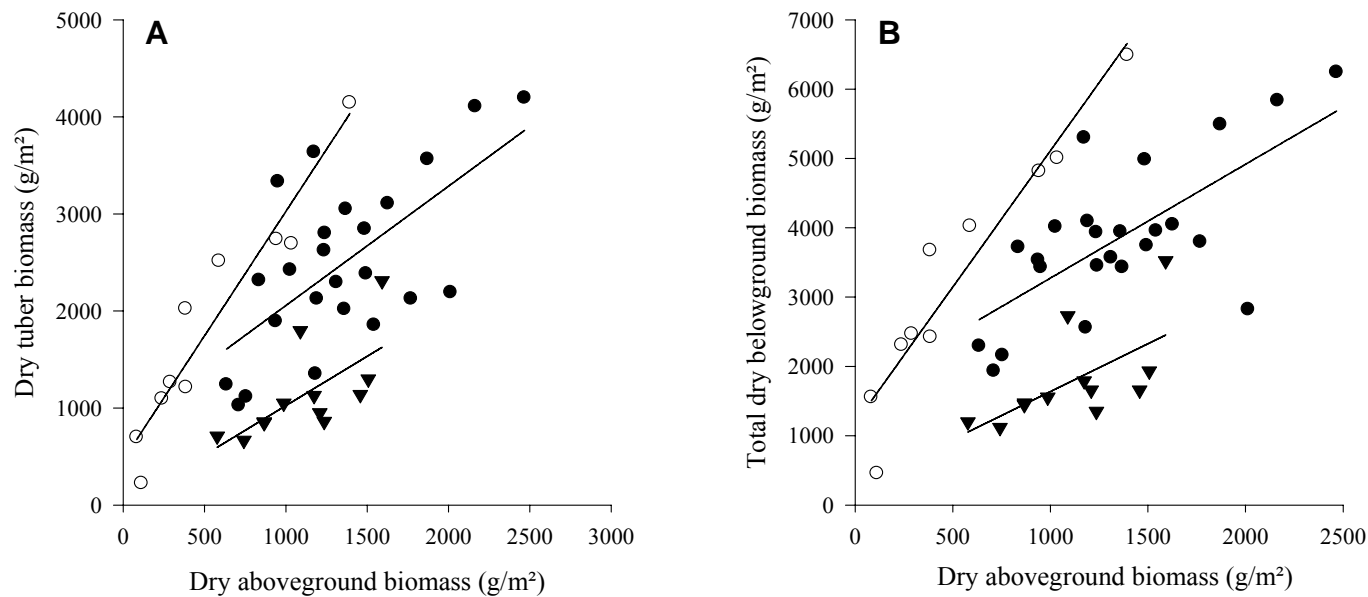


Figure 4. A. Regressions between dry aboveground biomass (A) and dry tubers biomass (T) (St-Seren (grazed) 2002: $T = 464 + 2.561 A$, $df_{\text{factor}} = 1$, $df_{\text{error}} = 8$, $R^2 = 0.91$ and $p < 0.0001$; St-Seren (grazed) 2003: $T = 826 + 1.230 A$, $df_{\text{factor}} = 1$, $df_{\text{error}} = 22$, $R^2 = 0.42$ and $p = 0.0006$; Manche Nord des Relongues (ungrazed) 2003: $T = 7.76 + 1.017 A$, $df_{\text{factor}} = 1$, $df_{\text{error}} = 10$, $R^2 = 0.45$ and $p = 0.0173$). B. Regressions between dry aboveground biomass (A) and total dry belowground biomass (B) (St-Seren (grazed) 2002: $B = 1\,178 + 3.932 A$, $df_{\text{factor}} = 1$, $df_{\text{error}} = 8$, $R^2 = 0.90$ and $p < 0.0001$; St-Seren (grazed) 2003: $B = 1\,631 + 1.643 A$, $df_{\text{factor}} = 1$, $df_{\text{error}} = 22$, $R^2 = 0.48$ and $p = 0.0002$; Manche Nord des Relongues (ungrazed) 2003: $B = 256 + 1.380 A$, $df_{\text{factor}} = 1$, $df_{\text{error}} = 10$, $R^2 = 0.40$ and $p = 0.0274$).

References

- Barclay A.M. and Crawford R.M.M. 1982. Plant-growth and survival under strict anaerobiosis. *J. Exp. Bot.* 33: 541-549.
- Baskerville G.L. 1972. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. *Can. J. For. Res.* 2: 49-53.
- Charpentier A., Mesléard F. and Thompson J.D. 1998. The effects of rhizome severing on the clonal growth and clonal architecture of *Scirpus maritimus*. *Oikos* 83: 107-116.
- Charpentier A. and Stuefer J.F. 1999. Functional specialization of ramets in *Scirpus maritimus* - Splitting the tasks of sexual reproduction, vegetative growth, and resource storage. *Plant Ecol.* 141: 129-136.
- Clevering O.A., Vanvierssen W. and Blom C.W.P.M. 1995. Growth, photosynthesis and carbohydrate utilization in submerged *Scirpus maritimus* L. during spring growth. *New Phytol.* 130: 105-116.
- Daoust R.J. and Childers D.L. 1998. Quantifying aboveground biomass and estimating net aboveground primary production for wetland macrophytes using a non-destructive phenometric technique. *Aquat. Bot.* 62: 115-133.
- de Leeuw J., Wielemaker A., de Munck W. and Herman P.M.J. 1996. Net aerial primary production (NAPP) of the marsh macrophyte *Scirpus maritimus* estimated by a combinaison of destructive and non-destructive sampling methods. *Vegetatio* 123: 101-108.
- Desnouhes L., Pichaud M., le Clainche N., Mesléard F. and Giroux J.-F. 2003. Activity budget of an increasing wintering population of Greylag geese in southern France. *Wildfowl* 54: 41-51.
- Dickerman J.A., Stewart A.J. and Wetzel R.G. 1986. Estimates of net aboveground production: sensitivity to sampling frequency. *Ecology* 67: 650-659.
- Giroux J.-F. and Bédard J. 1988. Estimating above- and below-ground macrophyte production in *Scirpus* tidal marshes. *Can. J. Bot.* 66: 368-374.

- Gross M.F., Hardisky M.A., Wolf P.L. and Klemas V. 1991. Relationship between aboveground and belowground biomass of *Spartina alterniflora* (Smooth Cordgrass). *Estuaries* 14: 180-191.
- Hardisky M.A. 1980. A comparison of *Spartina alterniflora* primary production estimated by destructive and nondestructive techniques. In: Kennedy V.S. (ed), *Estuarine perspective*. Academic Press, Inc., New York, NJ, USA, pp. 223-234.
- Hart B.T., Bailey P., Edwards R., Hortle K., James K., McMahon A., Meredith C. and Swadling K. 1991. A review of the salt sensitivity of the Australian freshwater biota. *Hydrobiologia* 210: 105-144.
- Hopkinson C.S., Gosselink J.G. and Parrando R. 1978. Aboveground production of seven marsh plant species in coastal Louisiana. *Ecology* 59: 760-769.
- Lieffers V.J. 1983. Growth of *Typha latifolia* in boreal forest habitats, as measured by double sampling. *Aquat. Bot.* 16: 163-181.
- Lieffers V.J. and Shay J.M. 1981. The effects of water level on the growth and reproduction of *Scirpus maritimus* var. *paludosus*. *Can. J. Bot.* 59: 118-121.
- Lillebø A.I., Pardal M.A., Neto J.M. and Marques J.C. 2003. Salinity as the major factor affecting *Scirpus maritimus* annual dynamics - Evidence from field data and greenhouse experiment. *Aquat. Bot.* 77: 111-120.
- Milner C. and Hughes R.E. 1968. *Methods for the measurement of the primary production of grassland*. Blackwell Scientific, Oxford, UK.
- Nixon S.W. and Oviatt C.A. 1973. Analysis of local variation in the standing crop of *Spartina alterniflora*. *Bot. Marina* 16: 103-109.
- Odum E.P. and Smalley A.E. 1959. Comparison of population energy flow of a herbivorous and a deposit-feeding invertebrate in a salt marsh ecosystem. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 45: 617-622.
- Plus M., Deslous-Paoli J.M., Auby I. and Dagault F. 2001. Factors influencing primary production of seagrass beds (*Zostera noltii* Hornem.) in the Thau lagoon (French Mediterranean coast). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 259: 63-84.

- Podlejski V.D. 1981. Observation sur *Scirpus maritimus* L. en Camargue. *Ecologia Mediterranea* 7: 63-78.
- Rasse D.P., Stolaki S., Peresta G. and Drake B.G. 2002. Patterns of canopy-air CO₂ concentration in a brackish wetland: analysis of a decade of measurements and the simulated effects on the vegetation. *Agr. Forest Meteorol.* 114: 59-73.
- Sall J., Lehman A. and Creighton L. 2001. *JMP start statistics. A guide to statistics and data analysis using JMP® and JMP IN® Software.* SAS Institute Inc., Duxbury, Pacific Grove, CA, USA.
- Shew D.M., Linthurst R.A. and Seneca E.D. 1981. Comparison of production computation methods in a southeastern North-Carolina *Spartina alterniflora* salt-marsh. *Estuaries* 4: 97-109.
- Sokal R.R. and Rohlf F.J. (eds). 1995. *Biometry*, 3rd edn. Freeman. New York, USA.
- Teal J.M. and Howes B.L. 1996. Interannual variability of a salt-marsh ecosystem. *Limnol. Oceanogr.* 41: 802-809.
- Thursby G.B., Chintala M.M., Stetson D., Wigand C. and Champlin D.M. 2002. A rapid, non-destructive method for estimating aboveground biomass of salt marsh grasses. *Wetlands* 22: 626-630.
- Whigham D.F. and Simpson R.L. 1978. The relationship between aboveground and belowground biomass of freshwater tidal wetland macrophytes. *Aquat. Bot.* 5: 355-364.
- Wiegert R.G. 1962. The selection of an optimum quadrat size for sampling the standing crop of grasses and forbs. *Ecology* 43: 125-129.

CHAPITRE 2

L'ALLOCATION DES RESSOURCES CHEZ LE SCIRPE MARITIME BROUTÉ PAR LE BÉTAIL ET LES OIES DANS LES MARAIS TEMPORAIRES

Ce chapitre sera soumis pour publication sous le titre suivant:

Resource allocation by *Scirpus maritimus* L. grazed by cattle and geese in temporary marshes.

Christophe Gouraud, Jean-François Giroux, François Mesléard, and Laurent Desnouhes.

Abstract: Vegetative multiplication, a clonal plant singularity, ensures reserve storage, anchorage in substrate, protection against damage, and dispersion. Our study is among the first to measure the combined effects of two distinct herbivores (cattle *Bos taurus* and *Equus caballus* that grazed aboveground parts and Greylag Goose *Anser anser anser* that grazed belowground parts) on the production of different organs of a clonal plant, *Scirpus maritimus*. We compared several above- and belowground morphometric parameters between a grazed and an ungrazed marsh and between two years with contrasting water regimes. Differences in aboveground biomass were observed between 2002 and 2003 in the grazed marsh. We also found differences in tuber biomass and density between the grazed and the ungrazed marsh in 2003. Sexual reproduction is favored in the ungrazed marsh whereas clonal propagation is favored in the grazed marsh.

Key Words: Herbivores, *Scirpus maritimus*, Resource allocation, Clonal plants, Marshes.

INTRODUCTION

Evolution of life history traits and their interactions can determine population dynamics of plants and animals (Stearns, 1992). Plants with clonal growth, however, have a much more complex life cycle than other plants. The study of their response to interactions such as herbivory may help to understand population dynamics. Sea Club-rush *Scirpus maritimus* var. *paludosus* (A. Nelson) Kükenthal (formerly classified as *Scirpus paludosus* A. Nelson, as *Scirpus campestris* var. *paludosus* (A. Nelson) Fernald, as *Bolboschoenus paludosus* (A. Nelson) Soó, and as *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla subsp. *Paludosus* (A. Nelson) Koyama) can reproduce clonally (tubers) to extend into new environments colonized sexually (seeds). Tubers act as storage organs for spring growth (Grace, 1993; Podlejski, 1981). In heterogeneous habitats such as temporary marshes, Charpentier and Stuefer (1999) observed that interconnected ramets of *S. maritimus* can specialize at a morphological level to exploit translocated resources. Performance and fitness of clones are enhanced by an adaptive strategy corresponding to variation in morphology and function between interconnected ramets (i.e. intra-clonal specialization, clonal growth, and sexual reproduction). In general, stems resulting from a vegetative propagation are able to survive where seed germination fails (de Steven, 1989).

Integration between ramets can attenuate the effects of domestic herbivores and geese (Amat, 1986b; Gu & Marshall, 1988; Jónsdóttir & Callaghan, 1989; Kantrud, 1996 for a review). However, an intensive and repeated consumption of above- and belowground parts can be detrimental for *S. maritimus* (Esselink *et al.*, 1997). The amount of remaining aboveground parts directly influences belowground biomass (Charpentier *et al.*, 1998). In return, tuber number and size remaining after grazing determine recolonization capacity because tuber size determines height of the first shoot and the total number of shoots during the first growth season (Charpentier

et al. 1998). Physiological severing of ramets by cattle (*Bos taurus*) and horse (*Equus caballus*) trampling and/or goose (*Anser anser anser*) grazing can therefore have drastic effects on clonal architecture, mode of reproduction and dynamics of *S. maritimus*. On the other hand, Sea Club-rush is very tolerant to salinity and water depth variation (Dodd & Coupland, 1966; Millar, 1976; Stewart & Kantrud, 1972; Ungar, 1970, 1974; Walker & Coupland, 1970), with maximum production reached at water depths of 5 – 20 cm and salinity of 0 – 10 ‰ (Lieffers & Shay, 1981; Lillebø *et al.*, 2003).

The objective of our study was to examine the combined cumulative effects of cattle and goose herbivory on *S. maritimus* resource allocation in temporary Mediterranean marshes. While many studies have documented the effects of grazing on above- and belowground parts of several species of macrophytes (Bélanger *et al.*, 1990; Esselink *et al.*, 1997; Giroux & Bédard, 1987a, b; Johnson & Lee Foote, 1997; Mesléard *et al.*, 1995), none has described the combined effects of both types of grazing. More specifically, we compared stem and tuber density between a grazed and an ungrazed marsh as well as the relative allocation to sexual reproduction and clonal propagation. Because of the importance of water levels and salinity, we compared the same parameters in the grazed marsh between two years with contrasting water conditions.

METHODS

Study area

We selected two adjacent shallow brackish marshes in the Tour du Valat Nature Reserve (43°30' N, 04°30' E) in the Camargue region of southern France. Vegetation is dominated by *S. maritimus*, which cover more than 50% of the marshes. The St-Seren marsh (70 ha) has been grazed by cattle since the middle of the 20th

century from April to October (60 bulls at the density of 0.5 bovine per hectare) to control growth of emergent vegetation (Sinnassamy & Pineau, 2001). It is also the most important wintering area for Greylag geese in the Camargue where the annual grazing pressure was estimated at more than 50000 goose-days between 1997 and 2002 (Desnouhes *et al.*, 2003). The number of geese has increased exponentially at 32% per year during this period. Tubers of *S. maritimus* account for 77 - 93% of the goose diet in this marsh (Desnouhes & Lepley, 2004). The other marsh, Manche Nord des Relongues, is unused by herbivores. Water levels in those marshes are naturally determined by autumn rains and artificially managed by pumping water from adjacent canals to ensure a short summer draining period before re-flooding at the beginning of August. The Manche Nord des Relongues marsh can artificially be filled but not emptied.

In the St-Seren marsh, water levels were recorded weekly using permanent geo-referenced gauges (± 1 cm). Precipitations (± 0.1 mm) and electrical conductivity (± 0.01 mS/cm) were also recorded weekly. Electrical conductivity was measured with a WTW salinity meter (Model 315i/SET, SSS Korrosionsschutztechnik GmbH & Co, Essen, Germany) and values were converted to gram per litre using a conversion factor of 0.68 (Hart *et al.*, 1991). We computed monthly averages of these two environmental parameters for the growing season (January – July).

Sampling procedures

We randomly located 10, 24, and 12 sampling stations in the St-Seren in 2002 and 2003 and in the Manche Nord des Relongues in 2003, respectively. One quadrat 15 x 15 cm for aboveground vegetation and one core 15 x 15 x 15 cm for belowground plant parts were sampled at each station in 2003. A quadrat 25 x 25 cm and a core 25 x 25 x 15 cm were used in 2002. Gouraud *et al.* (in prep.) showed no difference in means of above- and belowground biomass and their variances between

quadrat and core sizes. In each quadrat, we measured height with a ruler (± 1 mm) and diameter at ground level with a calliper (± 0.1 mm) of all shoots, counted the total number of leaves per shoot and noted the presence/absence of inflorescence. Vegetation was subsequently harvested by clipping shoots at ground level, washed to remove soil particles, dried at 70°C during 48 h, and weighed. Sampling was conducted when *S. maritimus* biomass reached its peak at the end of July (Podlejski, 1981). In 2002, shoots were not measured in the quadrats. However, independent random samples of shoots were taken near the stations in 2002 ($N = 115$) and 2003 ($N = 120$) and used for annual comparisons.

Sampling of belowground parts was conducted in the same quadrats to a depth of 15 cm to insure that all plant material was harvested (Charpentier & Stuefer, 1999). Ground samplings were placed into numbered pots filled with water to soften sediment during 12-24 h. Cores were washed on a 5-mm sieve to separate sediment and plant parts that were subsequently sorted into tubers, rhizomes, and dead material. The sorted material was frozen when necessary, then dried at 70°C during 48 h and weighed to obtain biomass estimates. We distinguished between the biomass represented by tubers and total biomass that included tubers, rhizomes, and dead material. Any aboveground parts found in the cores were sorted and added to the aboveground material. For each core, the total number of tubers was determined and a sub sample ($\approx 25\%$) was randomly selected to measure their diameter with a calliper (± 0.1 mm) and their individual dry mass (± 0.01 g).

Statistical analyses

All biomass values were transformed in g/m^2 of dry matter. ANOVAs and t -tests were performed to compare morphometric parameters of above- and belowground parts between marshes and years. We used covariance analyses to examine the influence of year and marsh type on the relationships between tuber

diameter and mass and between tuber density and biomass. Logarithmic transformations ($\ln + 1$) were used because tuber diameter and mass represent growth parameters. Inflorescence percentages were arcsine-transformed to compensate for the effects of being bounded by 0 and 100 (Sokal & Rohlf, 1995). Data were analysed with JMP IN SAS Institute (Sall *et al.*, 2001). Unless otherwise indicated, error values represent ± 1 SE and acceptable level of statistical significance was established at 5%.

RESULTS

Water levels in the St-Seren marsh were 10 cm higher at the beginning (January-February) of the growth period of *S. maritimus* in 2003 than in 2002 but were 20 cm lower towards the end (July) attributed to less precipitations (Figure 1). Although water levels in the Manche Nord des Relongues marsh were generally lower than in the St-Seren marsh, we observed the same seasonal fluctuation. Salinity followed an inverse pattern resulting from a dilution effect with increasing water levels. In 2002, salinity increased gradually from 2 to 6‰ during the growth of *S. maritimus*, between January and July then decreased to 0‰ on January 2003. In 2003, salinity gradually increased from January to April before decreasing in May and increasing rapidly until July to reach 13‰ (Figure 1).

Aboveground biomass was significantly larger in 2003 than 2002 in the St-Seren marsh (Table 1) and this was related to longer shoots (2002: 43.3 ± 2.0 cm, 2003: 60.2 ± 2.5 cm, $t = 5.22$, $df = 233$, $P < 0.0001$) and more leaves per shoot (2002: 7.2 ± 0.2 , 2003: 9.6 ± 0.3 , $t = 6.67$, $df = 233$, $P < 0.0001$). However, the taller shoots measured in the St-Seren marsh in 2003 compared to those measured in Manche Nord des Relongues during the same year did not result in significant differences in aboveground biomass between these two marshes despite similar shoot density (Table 1). The percentage of shoots with inflorescence in the Manche Nord des Relongues

was 7 fold higher than in the St-Seren. No difference in total tuber and belowground biomass was observed in the St-Seren marsh between the two years. No difference was observed in tuber size and mass between 2002 and 2003. Tuber mass did not differ between the two marshes in 2003 but mean tuber size was larger in the St-Seren marsh. There were relatively more small tubers (diameter < 8 mm) in Manche Nord des Relongues than in the St-Seren ($\chi^2 = 9.801$, $df = 5$, $P = 0.043$) (Figure 3). No difference was found between years in the size distribution of tubers ($\chi^2 = 5.382$, $df = 5$, $P = 0.371$) in the St-Seren. Belowground biomass was twice as large in the St-Seren as in the Manche Nord des Relongues in 2003 as a result of a greater number of tubers and larger tuber size (Table 1). The tuber:shoot density ratio was larger in the grazed St-Seren marsh than in the ungrazed Manche Nord des Relongues.

There was a strong relationship between tuber size and mass for each marsh and year (Figure 2). Although slopes were similar ($P > 0.05$), intercepts of these lines differed significantly between marshes (ANCOVA, intercept effect, $F_{1,32} = 10.58$ and $P = 0.0027$) and years (ANCOVA, intercept effect, $F_{1,30} = 17.70$ and $P = 0.0002$). In 2002, we found a positive correlation between tuber density and tuber size in the St-Seren ($r = 0.682$, $df = 9$, $P = 0.030$). Such relationship was not observed in 2003 in either marsh ($P > 0.05$). No correlation was found between tuber density and tuber mass whichever the year or the marsh ($P > 0.05$).

DISCUSSION

Several studies have shown that above- and belowground growth and reproduction of *S. maritimus* can be affected by water levels and salinity (Clevering *et al.*, 1996; Coops & Smit, 1991; Grace, 1989; Lieffers & Shay, 1981; Lillebø *et al.*, 2003). Water levels in marshes of the Tour du Valat Nature Reserve are managed by pumping water and operating gates in adjacent canals to ensure a short summer draining period before re-flooding at the beginning of August. Salinity is closely

related to water levels but did not show major differences between 2002 and 2003. Water levels varied between years during January, February and March, which correspond to the beginning of the growth period of *S. maritimus*. Thus, higher water levels could possibly explain the greater aboveground biomass in the St-Seren marsh resulting from the elongation of shoots to reach the surface. Water levels and salinity also differed during July but considering that sampling was carried out during this month, we think that the impact of this difference on our results was negligible. On the other hand, these annual variations in water levels did not influence below-ground production.

Removal of belowground parts and/or elimination of vegetative cover by geese or other herbivores can influence resource allocation, in particular between shoots and roots (Richards, 1984). Several studies highlighted the effects of one distinct herbivore on *S. maritimus* and *Scirpus pungens* (formerly classified as *Schoenoplectus pungens* (Vahl) Palla, as *Scirpus americanus* Pers., and as *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volkart *ex* Schinz & R. Keller), particularly in resource allocation. The impacts of herbivores, however, differ according to the systems (Amat, 1995; Bélanger *et al.*, 1990; Esselink *et al.*, 1997; Giroux & Bédard, 1987a, b). In the Camargue marshes that are grazed by two types of herbivores, we observed no grazing effect on aboveground biomass and a positive effect on belowground biomass.

Stem density and aboveground production were similar in the grazed and ungrazed marshes studied in 2003. These results differ from those of Amat (1995) who showed a greater number of shoots inside exclosures than outside. This study was conducted in marshes of Guadalquivir (SW Spain), the main wintering area of the North-Western European greylag geese population (Rooth, 1971). Peak winter counts of geese in these marshes reached nearly 80 000 in the mid-1980's (Amat, 1986a) and decreased to 50 000 – 60 000 in the following years possibly as a result of

overexploitation of the marshes (Amat, 1995). Amat (1995) estimated that geese can remove 35-65% of tubers, which is much higher than the 1.2% estimated by Desnouhes et al. (unpubl. data) in the St-Seren where 1 000 goose days ha⁻¹ has been recorded during the winter 2002. The grazing pressure by geese was thus much lower in southern France than in Spain and this could explain the lack of evidence of a grazing effect on aboveground production. The only difference was a greater percentage of shoots with inflorescence in the Manche Nord des Relongues, which is ungrazed. The repeated and cumulative grazing by cattle and horses (60 bulls at the density of 0.5 bovine per hectare from April to October) may favour a greater allocation of resource to clonal reproduction at the cost of sexual reproduction. A lower allocation to seed production by grazed plants has been noted for both *S. pungens* and *S. maritimus* (Giroux & Bédard, 1987a; Pehrsson, 1988).

We did not observe any reduction in belowground biomass of *S. maritimus* in the grazed marsh compared to Esselink *et al.* (1997) who showed an 85% reduction in tuber biomass in plots grazed by greylag geese at the border of the Netherlands and Germany. These authors reported densities that averaged 5000 goose days ha⁻¹ in fall and winter, which is 5-fold higher than in our study. Giroux and Bédard (1987a; 1988) who recorded more than 4 000 goose days ha⁻¹ during fall staging, highlighted a decrease in biomass of *S. pungens* when goose grazing increased. However, *S. maritimus* and *S. pungens* differ in their belowground architecture with *S. pungens* constituted of rhizomes without tubers and *S. maritimus* made of tubers linked with rhizomes. This biological difference could explain the dissimilarity in the response of these two species to herbivory.

According to Amat (1995), geese have a preference for small tubers in the Guadalquivir marshes and this appears to be the case in southern France. Desnouhes (unpubl. data) found that geese consume preferentially tubers less than 5 mm and 0.1 g. Smaller tubers have fewer rhizomes and roots to hold them to the substrate,

which allows an easier extraction by geese (Amat, 1995). Smaller tubers are also richer in proteins than large ones (Fiala, 1976). Ramets of *S. maritimus* have an important morphological variability with large tubers located at the apical end of rhizomes (Charpentier, 1998). Resilience capacity of *S. maritimus* after disturbance has a cost: newly produced tubers are smaller (Charpentier *et al.*, 1998). Moreover, release of buds from dormancy, due to rhizome severing caused by goose grazing and more importantly by cattle trampling, may be an important component of the response of *S. maritimus* since it will permit a rapid re-colonization after perturbation (Charpentier *et al.*, 1998). This re-colonization results in an important rhizome expansion, thus increasing belowground biomass. In conclusion, the strong physiological integration level of *S. maritimus* (Hutchings & Mogie, 1990) could therefore moderate herbivory effects.

In their review, Arsenault and Owen-Smith (2002) commented the increase of forage quality of some African herbivores through their own grazing impacts (i.e. self facilitation). Observations of Amat (1995) and Desnouhes (unpubl. data) on foraging preferences of geese in *S. maritimus* marshes on the one hand, and results of Charpentier *et al.* (1998) on the physiological integration and the cost associated to the resilience of *S. maritimus* on the other hand, conduct us to ask whether the geese – *S. maritimus* association in wintering areas in southern France could be considered a self facilitation process. Our results suggest that at present time, it would not be the case since we observed a larger size of tubers in the grazed marsh compared to the ungrazed marsh.

This study is one of the first to document the combined cumulative effects on plant production of two distinct herbivores consuming different plant parts. Our results suggest that both above- and belowground parts of the St-Seren *S. maritimus* is affected by domestic herbivores and greylag geese grazing. The sexual reproduction is favoured in the ungrazed marsh (i.e. increase of the proportion of

flowering shoots) whereas clonal propagation is favoured in the grazed marsh (i.e. increase of tuber density and proportion of large tubers). If flowering shoots are mainly produced by small tubers (Charpentier, 1998), dynamics and structure of *S. maritimus* population and especially trade-offs between sexual reproduction and clonal propagation could be affected. To evaluate the relative and specific impact of each herbivore, an experiment should be designed to exclude geese only, cattle/horse only, and all herbivores.

Table 1. Characteristics of above- and belowground parts of *S. maritimus* in the grazed St-Seren marsh (2002 and 2003) and the ungrazed Manche Nord des Relongues marsh (2003).

	St-Seren		Manche Nord des Relongues	<i>P</i>
	2002	2003	2003	
	<i>n</i> = 10	<i>n</i> = 24	<i>n</i> = 12	
Shoot Height (cm)	N/A	59.3 ± 3.2 A	46.4 ± 1.8 B	0.0095 ^b
Shoot Diameter (mm)	N/A	4.6 ± 0.2 A	4.1 ± 0.2 A	0.0634 ^b
Number of leaves per shoot	N/A	8.4 ± 0.2 A	8.2 ± 0.2 A	0.6349 ^b
(% of shoots with inflorescence)	N/A	0.60 ± 0.27 A	4.42 ± 1.68 B	0.0115 ^c
Shoot Density (n/m ²)	N/A	766.7 ± 48.6 A	900.0 ± 68.1 A	0.1215 ^b
Aboveground Biomass (g/m ²)	545.3 ± 135.2 A	1347.8 ± 87.2 B	1108.5 ± 123.4 B	< 0.0001 ^a
Tuber size (mm)	11.0 ± 0.6 A	10.3 ± 0.2 A	8.6 ± 0.2 B	< 0.0001 ^c
Tuber mass (g)	0.33 ± 0.05 A	0.37 ± 0.02 A	0.32 ± 0.02 A	0.3238 ^a
Tuber Density(n/m ²)	6552 ± 486 A	7298 ± 314 A	3615 ± 444 B	< 0.0001 ^a
Total Tuber Biomass (g/m ²)	1860.6 ± 277.0 AB	2483.7 ± 178.8 A	1134.8 ± 259.9 B	< 0.0001 ^c
Belowground Biomass (g/m ²)	3322.2 ± 383.0 A	3844.8 ± 247.3 A	1786.7 ± 349.7 B	< 0.0001 ^c
Tuber:shoot Density Ratio	N/A	10.34 ± 0.66 A	4.08 ± 0.94 B	< 0.0001 ^b

^a Values with the same letter are not significantly different ($P > 0.05$) according to Tukey tests.

^b Values with the same letter are not significantly different ($P > 0.05$) according to Student *t*-tests.

^c Values with the same letter are not significantly different ($P > 0.05$) according to Welch Anova tests for unequal variances.

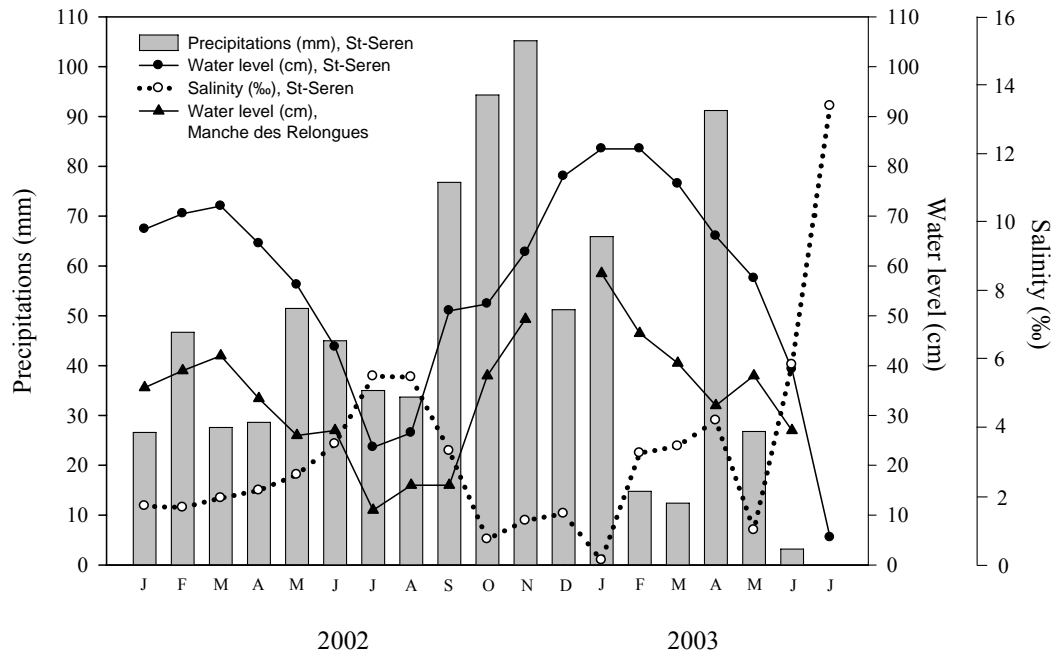


Figure 1. Monthly variation in precipitations, water level, and salinity in the St-Seren marsh (grazed) and variation in water level in the Manche Nord des Relongues marsh (ungrazed) during the period of growth of *S. maritimus* in 2002 and 2003. Water levels for Manche Nord des Relongues marsh were not available for December 2002 and July 2003.

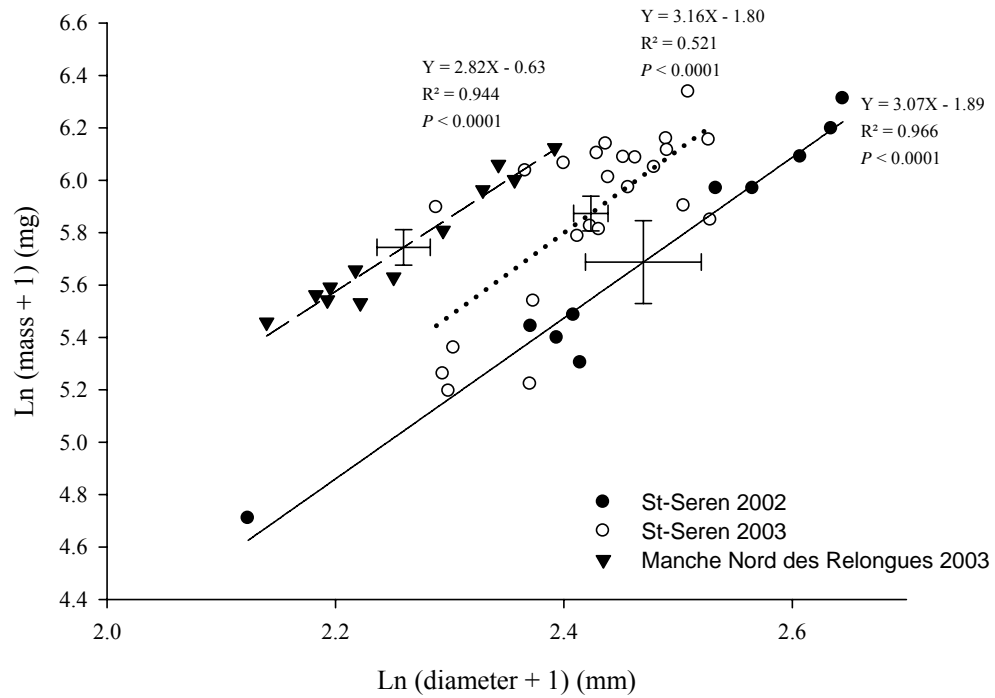


Figure 2. Relationships between tuber diameter and mass in the grazed St-Seren marsh (2002 and 2003) and the ungrazed Manche Nord des Relongues marsh (2003). Bi-directional bars represent diameter and mass means \pm 1 SE for each year and marsh.

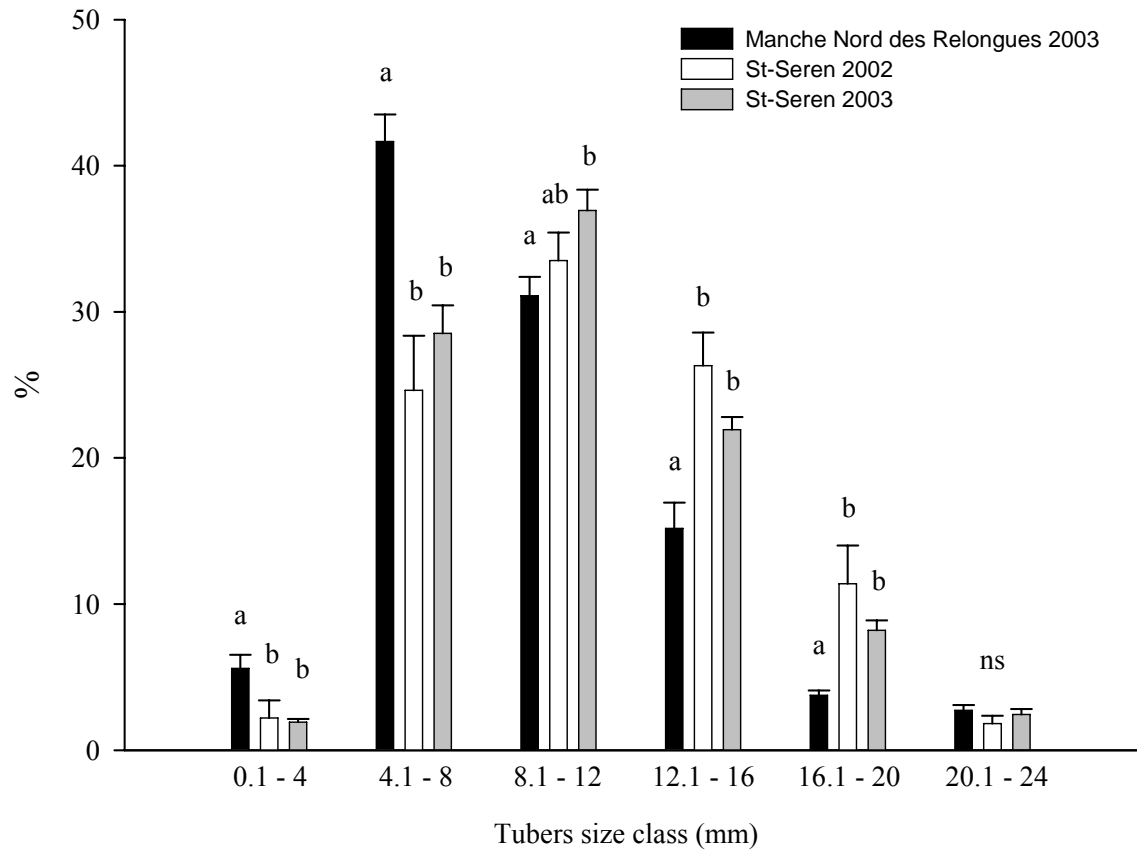


Figure 3. Percentage of tubers in different size class in the grazed St-Seren marsh (2002 and 2003) and the ungrazed Manche Nord des Relongues marsh (2003). Bars with the same letter are not significantly different. ns = non significant ($P > 0.05$).

REFERENCES

- Amat, J.A. (1986a) Numerical trends, habitat use, and activity of Greylag Geese wintering in southwestern Spain. *Wildfowl*, **37**, 35-45.
- Amat, J.A. (1986b) Some aspects of the foraging ecology of a wintering greylag goose *Anser anser* population. *Bird study*, **33**, 74-80.
- Amat, J.A. (1995) Effects of wintering Greylag geese *Anser anser* on their *Scirpus* food plants. *Ecography*, **18**, 155-163.
- Arsenault, R. & Owen-Smith, N. (2002) Facilitation versus competition in grazing herbivore assemblages. *Oikos*, **97**, 313-318.
- Bélanger, L., Giroux, J.-F., & Bédard, J. (1990) Effects of goose grazing on the quality of *Scirpus americanus* rhizomes. *Canadian Journal of Zoology*, **68**, 1012-1014.
- Charpentier, A. (1998) Biologie des populations d'une espèce clonale: Architecture et fonctionnement clonal chez *Scirpus maritimus* dans les marais temporaires méditerranéens du sud de la France. Ph. D. thesis, Université Montpellier II, Montpellier, France.
- Charpentier, A., Mesléard, F., & Thompson, J.D. (1998) The effects of rhizome severing on the clonal growth and clonal architecture of *Scirpus maritimus*. *Oikos*, **83**, 107-116.
- Charpentier, A. & Stuefer, J.F. (1999) Functional specialization of ramets in *Scirpus maritimus* - Splitting the tasks of sexual reproduction, vegetative growth, and resource storage. *Plant Ecology*, **141**, 129-136.
- Clevering, O.A., Blom, C.W.P.M., & VanVierssen, W. (1996) Growth and morphology of *Scirpus lacustris* and *S. maritimus* seedlings as affected by water level and light availability. *Functional Ecology*, **10**, 289-296.
- Coops, H. & Smit, H. (1991) Effects of various water depths on *Scirpus maritimus* L.: field and experimental observations. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, **24**, 2706-2710.

- de Steven, D. (1989) Genet and ramet demography of *Oenocarpus mapora* ssp. *mapora*, a clonal palm of Panamanian tropical moist forest. *Journal of Ecology*, **77**, 579-596.
- Desnouhes, L. & Lepley, M. (2004) Wintering diet of greylag goose *Anser anser* in Camargue (France, Méditerranée) (In French with English summary). *Alauda*, **72**, 329-334.
- Desnouhes, L., Pichaud, M., le Clainche, N., Mesléard, F., & Giroux, J.-F. (2003) Activity budget of an increasing wintering population of Greylag geese in southern France. *Wildfowl*, **54**, 41-51.
- Dodd, J.D. & Coupland, R.T. (1966) Vegetation of saline areas in Saskatchewan. *Ecology*, **47**, 958-967.
- Esselink, P., Helder, G.J.F., Aerts, B.A., & Gerdes, K. (1997) The impact of grubbing by Greylag Geese (*Anser anser*) on the vegetation dynamics of a tidal marsh. *Aquatic Botany*, **55**, 261-279.
- Fiala, K. (1976) Underground organs of *Phragmites communis*, their growth, biomass and net production. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, **11**, 225-259.
- Giroux, J.-F. & Bédard, J. (1987a) The effects of grazing by greater snow geese on the vegetation of tidal marshes in the St. Lawrence estuary. *Journal of Applied Ecology*, **24**, 773-788.
- Giroux, J.-F. & Bédard, J. (1987b) Effects of simulated feeding by snow geese on *Scirpus americanus* rhizomes. *Oecologia*, **74**, 137-143.
- Giroux, J.-F. & Bédard, J. (1988) Use of Bulrush marshes by Greater Snow Geese during staging. *Journal of Wildlife Management*, **52**, 415-420.
- Grace, J.B. (1989) Effects of water depth on *Typha latifolia* and *Typha domingensis*. *American Journal of Botany*, **76**, 762-768.
- Grace, J.B. (1993) The adaptative significance of clonal reproduction in angiosperms: an aquatic perspective. *Aquatic Botany*, **44**, 159-180.

- Gu, J. & Marshall, C. (1988) The effect of tiller removal and tiller defoliation on competition between the main shoot and tillers of Spring Barley. *Annals of Applied Biology*, **112**, 597-608.
- Hart, B.T., Bailey, P., Edwards, R., Hortle, K., James, K., McMahon, A., Meredith, C., & Swadling, K. (1991) A review of the salt sensitivity of the Australian fresh-water biota. *Hydrobiologia*, **210**, 105-144.
- Hutchings, M.J. & Mogie, M. (1990). The spatial structure of clonal plants: control and consequences. In *Clonal growth in plants: regulation and function* (eds J. van Groenendael & H. de Kroon), pp. 57-78. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands.
- Johnson, L.A. & Lee Foote, A.L. (1997) Vertebrate herbivory in managed coastal wetlands : a manipulative experiment. *Aquatic Botany*, **59**, 17-32.
- Jónsdóttir, I.S. & Callaghan, T.V. (1989) Localized defoliation stress and the movement of ¹⁴C-photoassimilates between tillers of *Carex bigelowii*. *Oikos*, **54**, 211-219.
- Kantrud, H.A. (1996). The alkali (*Scirpus maritimus* L.) and saltmarsh (*S. robustus* Pursh) bulrushes: A literature review. Northern Prairie Wildlife Research Center. U.S. National Biological Service Information and Technology Report, Jamestown, ND, USA.
- Lieffers, V.J. & Shay, J.M. (1981) The effects of water level on the growth and reproduction of *Scirpus maritimus* var. *paludosus*. *Canadian Journal of Botany*, **59**, 118-121.
- Lillebø, A.I., Pardal, M.A., Neto, J.M., & Marques, J.C. (2003) Salinity as the major factor affecting *Scirpus maritimus* annual dynamics - Evidence from field data and greenhouse experiment. *Aquatic Botany*, **77**, 111-120.
- Mesléard, F., Grillas, P., & Ham, L.T. (1995) Restoration of seasonally-flooded marshes in abandoned ricefields in the Camargue (Southern France) - Preliminary results on vegetation and use by ducks. *Ecological Engineering*, **5**, 95-106.

- Millar, J.B. (1976). Wetland classification in western Canada: a guide to marshes and shallow open water wetlands in the grasslands and parklands of the Prairie Provinces. Canadian Wildlife Service Report Series No 37. Canadian Wildlife Service, Environment Canada, Ottawa, Ontario, Canada.
- Pehrsson, O. (1988) Effects of grazing and inundation on pasture quality and seed production in a salt marsh. *Vegetatio*, **74**, 113-124.
- Podlejski, V.D. (1981) Observation sur *Scirpus maritimus* L. en Camargue. *Ecologia Mediterranea*, **7**, 63-78.
- Richards, J.H. (1984) Root growth response to defoliation in 2 *Agropyron bunchgrasses*. Field observations with an improved root periscope. *Oecologia*, **64**, 21-25.
- Rooth, J. (1971) The occurrence of the greylag goose *Anser anser* in the western part of its distribution area. *Ardea*, **59**, 17-27.
- Sall, J., Lehman, A., & Creighton, L. (2001) *JMP start statistics. A guide to statistics and data analysis using JMP® and JMP IN® Software. SAS Institute Inc., Duxbury, Pacific Grove, CA, USA.*
- Sinnassamy, J.M. & Pineau, O. (2001). Plan de gestion de la Tour-du-Valat 2001-2005 (Camargue, France). Rapport Station Biologique de la Tour du Valat.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J., eds. (1995) *Biometry, 3rd edn. Freeman*, pp 240, New York, USA.
- Stearns, S.C. (1992) *The evolution of life histories* Oxford University Press, Oxford, UK.
- Stewart, R.E. & Kantrud, H.A. (1972). Vegetation of prairie potholes, North Dakota, in relation to quality of water and other environmental factors. U.S. Geological Survey Professional Paper 585-D. .
- Ungar, I.A. (1970) Species - soil relationships on sulfate dominated soils of South Dakota. *American Midland Naturalist*, **83**, 343-357.

- Ungar, I.A. (1974). Inland halophytes of the United States. In *Ecology of halophytes* (eds R.J. Reimold & W.H. Queen), pp. 235-305. Academic Press Inc., New York, NY, USA.
- Walker, B.H. & Coupland, R.T. (1970) Herbaceous wetland vegetation in the aspen grove and grassland regions of Saskatchewan. *Canadian Journal of Botany*, **48**, 1861-1878.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette étude avait pour premier objectif d'élaborer des relations allométriques dans le but d'estimer de manière non-destructive la biomasse aérienne du Scirpe maritime dans les marais temporaires du sud de la France. Toujours dans le but d'utiliser des méthodes non-destructives d'échantillonnage de la végétation, nous voulions également établir la relation existant entre les biomasses aérienne et souterraine. Ces deux outils (i.e. les équations) devraient permettre d'effectuer un suivi à long terme des impacts de deux herbivores que sont les oies cendrées et le bétail sur *Scirpus maritimus* dans les marais temporaires.

En un premier temps, nous avons démontré que les biomasses aérienne et souterraine ainsi que les densités de tiges et de tubercules n'étaient pas influencées par la taille des quadrats (pour les parties aériennes) ni la taille des carottes (pour les parties souterraines). Ainsi, nous préconisons l'utilisation de la plus petite taille d'échantillonnage soit 15 x 15 cm pour les quadrats et 7.5 x 7.5 x 15 cm pour les carottes. Cependant, pour des raisons techniques, nous avons préféré l'utilisation d'une carotteuse de 15 x 15 x 15 cm. En effet, la plus grande adhérence des sédiments aux parois de la carotteuse de 7.5 x 7.5 x 15 cm, rendait la récupération de ceux-ci plus laborieuse et demandait beaucoup plus de temps que pour celle de 15 x 15 x 15 cm. Nous avons utilisé des quadrats ayant une taille au moins deux fois plus petite que dans la majorité des autres études (Whigham et Simpson 1978, Hardisky 1980, Lieffers 1983, Giroux et Bédard 1988a, de Leeuw et al. 1996, Daoust et Childers 1998, Thursby et al. 2002).

Les relations allométriques établies dans cette étude étaient hautement significatives. La hauteur et le diamètre des tiges expliquaient plus de 95% de la variation de la biomasse des plants de Scirpe maritime. En comparaison à d'autres

études ayant eu recours à un échantillonnage non-destructif de la végétation, nous avons obtenu des modèles allométriques au moins aussi significatifs (Tableau 1). En revanche, nous avons mis en évidence que ces modèles allométriques différaient entre les années et entre les marais, rendant ainsi impossible toute généralisation des équations. Ceci a pour contrainte d'échantillonner de nouveaux plants afin d'élaborer de nouvelles relations allométriques chaque fois qu'une estimation de biomasse est requise. Ceci dit, dans le but de réduire le nombre de plants à échantillonner, nous avons montré que 20 plants était un nombre suffisant pour établir de nouvelles équations allométriques. Si Giroux et Bédard (1988b) ont obtenu une sur-estimation des biomasses estimées par l'échantillonnage non-destructif lors d'une étude sur le Scirpe américain, notre étude a quant à elle révélé une sous-estimation de la biomasse aérienne calculée par les modèles. Ainsi, pour des petites valeurs de biomasse ($< 600 \text{ g/m}^2$) issues de l'échantillonnage non-destructif, la sous-estimation a atteint 35% contre 6% pour les valeurs les plus grandes ($> 1\ 700 \text{ g/m}^2$). Ni la durée de submersion, ni l'herbivorie n'ont expliqué cette sous-estimation. Une régression confrontant les biomasses estimées par l'échantillonnage non-destructif à celles calculées par la méthode destructive nous a permis d'établir un facteur corrigeant cette sous-estimation.

Tout comme Whigham et Simpson (1978) et Giroux et Bédard (1988b), nous concluons que l'utilisation d'équations de régression permet d'estimer la biomasse souterraine (totale ou des tubercules) à partir de la biomasse aérienne. De façon similaire aux relations allométriques, nous avons mis en évidence un effet de l'année et du type de marais entre ces relations. Pour une même biomasse aérienne, les relations ont prédit une biomasse souterraine totale plus importante en 2002 qu'en 2003 d'une part et pour le marais brouté (St-Seren) que pour le marais non brouté (Manche Nord des Relongues) d'autre part. Des tendances similaires ont été retrouvées entre la biomasse de tubercules et la biomasse aérienne. En 2003, les niveaux d'eau ont été plus élevés qu'en 2002. Ainsi, il est possible que les tiges aient

eu à puiser plus d'énergie dans les tubercules afin d'émerger de l'eau et de développer des feuilles leur permettant d'effectuer la photosynthèse. Les organes souterrains, et plus particulièrement les tubercules, auraient donc été plus sollicités en 2003 qu'en 2002 lors de la période de croissance des parties épigées au printemps. En outre, nous suggérons que lorsqu'ils sont broutés, les plants de Scirpe maritime allouent plus d'énergie dans leurs parties souterraines. Les résultats du second chapitre confortent notre hypothèse. En effet, nous avons observé une plus grande production souterraine mais une proportion moins importante de tiges portant une inflorescence dans le St-Seren que dans la Manche Nord des Relongues. En prélevant des tubercules, les oies provoquent des déconnexions physiologiques dans les chaînes rhizomateuses. En observant une initiation plus importante de rhizomes, plus de tubercules dépourvus de parties aériennes et une plus faible densité de tiges dans les clones ayant subi des déconnexions que dans leurs témoins, Charpentier et al. (1998) qui ont étudié les effets des déconnexions des rhizomes sur la croissance et l'architecture clonales de *Scirpus maritimus*, confortent également notre hypothèse. En revanche, les résultats de Giroux et Bédard (1987b) et de Bélanger et al. (1990) sur le Scirpe américain en présence d'oies des neiges, sont contraires à nos observations.

Le deuxième objectif de la présente étude était d'appréhender la manière dont les plants de Scirpe maritime répondaient à l'herbivorie conjointe des oies et du bétail. En d'autres termes, nous voulions caractériser l'allocation des ressources chez *Scirpus maritimus* dépendamment que celui-ci soit brouté ou non par les herbivores. Nous avons observé une différence significative de la biomasse aérienne dans le St-Seren entre 2002 et 2003 ainsi qu'une différence de la biomasse souterraine totale et de la biomasse de tubercules entre les marais brouté et non brouté en 2003. Plusieurs études avancent la hauteur d'eau comme étant un facteur abiotique des plus importants dans la production des parties aériennes et souterraines de *Scirpus maritimus* (Lieffers et Shay 1981, Grace 1989, Coops et Smit 1991, Clevering et al.

1996). Nous attribuons la différence interannuelle de la biomasse aérienne dans le St-Seren à une hauteur d'eau plus importante en 2003. Cette année, les plants de Scirpe ont dû puiser plus d'énergie dans les parties souterraines afin d'émerger de l'eau et de développer des feuilles pour la photosynthèse. La différence des biomasses souterraine totale et de tubercules entre les deux marais en 2003, caractérisée par une densité et une taille des tubercules plus élevées dans le marais brouté (St-Seren) que dans le marais non brouté (Manche Nord des Relongues), serait quant à elle due à 1) une pression de broutement des oies insuffisante pour affecter les parties souterraines, 2) une pression de broutement du bétail plus importante que celle des oies, cumulée à une histoire plus ancienne. De plus, même si aucune donnée n'a été trouvée sur la taille maximale que pouvait atteindre un genet de Scirpe maritime, d'un point de vue de la structure horizontale, nous pensons fortement que celle-ci peut atteindre plusieurs mètres, témoignant ainsi de l'étroit niveau d'intégration physiologique de la plante mis en évidence par Hutchings et Mogie (1990). Ces arguments qui tamponneraient les effets des herbivores expliqueraient aussi pourquoi nos observations sont généralement différentes de la littérature. Ainsi, le broutement de l'Oie des neiges sur les communautés végétales des marais côtiers de l'est des États-Unis a été étudié mais n'a affecté ni la production des parties souterraines de *Scirpus robustus* (Smith et Odum 1981) ni celle des parties aériennes de *Scirpus pungens* (Smith 1983). Pourtant, plusieurs travaux ayant étudié l'impact d'un seul herbivore soutiennent le contraire (Giroux et Bédard 1987a, 1987b, Bélanger et al. 1990, Amat 1995, Esselink et al. 1997). Notre étude n'avait pas pour objectif de différencier les impacts de chacun des deux herbivores. Afin de préciser et d'approfondir cet aspect, une étude à long terme utilisant des exclos excluant les oies seulement, les vaches/chevaux seulement et tous les d'herbivores serait nécessaire.

Notre étude est l'une des premières à documenter les effets conjoints de deux herbivores distincts consommant des organes différents d'une même plante. Elle a

clairement mis en évidence des différences dans les productions aériennes et souterraines de *Scirpus maritimus* dépendamment que les plants de celui-ci sont en milieu brouté ou non. Des différences qui semblent même avoir eu des répercussions sur le mode de reproduction de cette plante macrophyte et par conséquent sur sa dynamique (i.e. favorisation de la propagation clonale dans le St-Seren et de la reproduction sexuée dans la Manche Nord des Relongues). Des expériences en milieu contrôlé ont montré que pour un taux de prélèvement des parties souterraines de 10%, le Scirpe maritime commençait à être affecté. Pour un taux de broutement excédant 20%, les plants ne semblent plus en mesure de compenser les effets de cette perturbation durant la période de croissance (Desnouhes, en préparation). En effet, un tiers des tubercules prélevés ne sont pas renouvelés et les tubercules produits sont plus petits.

Nous avons montré que les relations allométriques étaient un outil pouvant s'avérer très utile dans l'estimation des biomasses aérienne et souterraine. La non-destruction de la végétation représente un caractère singulier fort intéressant dans l'étude ou le suivi de la production végétale dans des milieux perturbés par des herbivores ou des changements environnementaux dus au changement global ou à des catastrophes naturelles. L'utilisation d'un tel outil par un gestionnaire de réserve naturelle paraît alors appropriée pour optimiser, à terme, l'aménagement d'un milieu soumis à des pressions de pâturage de plus en plus élevées de la part d'un herbivore sauvage (e.g. les oies cendrées dans la réserve naturelle de la Tour du Valat). Le gestionnaire pourra alors assurer le maintien d'une végétation propice à l'hivernage d'une grande diversité d'espèces d'oiseaux.

Tableau 1. Revue de littérature utilisant des équations allométriques pour estimer des biomasses aériennes. (*) Espèces faisant partie de la famille des Cyperacées, à laquelle appartient *Scirpus maritimus*.

Auteurs	Paramètres morphométriques utilisés pour les relations allométriques	r^2	Espèces étudiées
Lieffers (1983)	Hauteur des plants	0.88 - 0.97	<i>Typha latifolia</i> *
Giroux et Bédard (1988b)	Hauteur des plants	0.72	<i>Scirpus americanus</i> *
		0.77	<i>Sagittaria ssp</i>
		0.74	<i>Eleocharis ssp</i> *
		0.56	<i>Bidens cernua</i>
		0.35	<i>Cyperus rivularis</i> *
		0.86	<i>Sparganium ssp</i>
		0.76	<i>Scirpus torreyi</i> *
		0.83	<i>Scirpus validus</i> *
		0.69	<i>Sium suave</i>
0.83	<i>Juncus ssp</i>		
de Leeuw et al. (1996)	Hauteur des plants	0.72 - 0.93	<i>Scirpus maritimus</i> *
Daoust et Childers (1998)	12 paramètres différant selon l'espèce.	0.94	<i>Crinum americanum</i>
		0.91	<i>Hymenocallis palmeri</i>
		0.95	<i>Peltandra virginica</i>
		0.97	<i>Pontederia cordata</i>
		0.95	<i>Cladium jamaicense</i> *
		0.94	<i>Sagittaria lancifolia</i>
		0.95	<i>Eleocharis cellulosa</i> *
		0.92	<i>Panicum hemitomon</i>
		0.94	<i>Paspalidium geminatum</i>
Thursby et al. (2002)	Hauteur des plants	0.89	<i>Spartina alterniflora</i> *
		0.96	<i>Phragmites australis</i> *
Notre étude	Hauteur des plants Diamètre des plants au niveau du sol	0.95 - 0.97	<i>Scirpus maritimus</i> *

ANNEXE

LES SCIRPAIES CAMARGUAISES SONT-ELLES MYCORHIZÉES?

Christophe Gouraud, Jean-François Giroux, François Mesléard, Sylvain Gutjahr, et
Laurent Desnouhes.

Résumé: Longtemps, les familles de plantes inféodées aux marais ont été considérées comme non-mycorhizées. Mais depuis le début des années 90, de plus en plus d'études ont révélé chez ces espèces des taux significatifs de colonisation par des mycorhizes à arbuscules (MA) (ou endomycorhizes). Les rôles de telles structures fongiques sont très souvent bénéfiques pour la croissance (meilleure nutrition minérale et hydrique, augmentation de l'activité photosynthétique, etc.) des végétaux auxquels elles sont associées. L'importance de la présence d'une symbiose mycorhizienne sur l'allocation des ressources nous a amené à vérifier l'existence de celle-ci chez *Scirpus maritimus*. Deux marais ont été échantillonnés à raison de 125 racines récoltées sur 25 tubercules dans 5 stations pour chaque marais. Les 250 racines ont été colorées afin d'y déceler la présence de structures fongiques (vésicules, arbuscules, hyphes ou spores). Après observation au microscope (400 X), aucune symbiose mycorhizienne n'a été mise en évidence. Les endomycorhizes ne joueraient donc pas de rôle important chez *Scirpus maritimus*.

Mots clés: Marais, mycorhizes, *Scirpus maritimus*, racines.

INTRODUCTION

La symbiose mycorhizienne, une relation impliquant un échange bi-directionnel des ressources entre les plantes et les champignons, est une des associations biologiques les plus communes et largement étudiées entre des plantes et des microorganismes. Il a d'ailleurs été suggéré que 80% des espèces de plantes terrestres, 90% des espèces de plantes vasculaires et plus de 95% de l'ensemble des familles de plantes sont mycorhizées (Harley 1989, Allen 1991, Smith et Read 1997, respectivement).

Les mycéliums structurés en réseaux complexes prospectent leur environnement spatial dans les trois dimensions, de telle sorte qu'ils permettent une exploration très efficace du sol, ce que ne peuvent faire les plantes dont le système racinaire est limité. Les hyphes présents dans le sol transportent les nutriments, particulièrement le phosphore, aux racines des plantes plus rapidement que les nutriments ne peuvent diffuser dans le sol seulement. La plupart des éléments minéraux se retrouvent en quantités limitantes dans le sol et leur mobilité est souvent limitée (Marschner 1995). Griffiths et al. (1994) ont démontré que la présence d'un réseau mycélien contribue à augmenter la disponibilité et la mobilité des éléments nutritifs dans la rhizosphère, et ce, en accélérant l'altération des minéraux. En retour, les MA reçoivent du carbone de la part de la plante (Allen 1991, Smith et Read 1997). Cette relation est souvent considérée comme du mutualisme.

Que la symbiose mycorhizienne augmente ou non l'activité photosynthétique ou la prise des nutriments, une amélioration du "fitness" (en termes de performance) est souvent observée. Les changements dans la performance des plantes peuvent être décrits par une augmentation dans la production primaire qui peut être mesurée pour un individu, une communauté ou un écosystème. La colonisation mycorhizienne des plantes dans un marais peut augmenter la production primaire et la prise de

nutriments (Miller et Sharitz 2000). Les individus mycorhizés ont une meilleure croissance, ce qui peut affecter les interactions compétitives à travers les plantes (Hetrick et al. 1994), tout comme la structure de la communauté (Francis et Read 1994) et la biodiversité des plantes (Ozinga et al. 1997, van der Heijden et al. 1998, Hartnett et Wilson 1999).

Outre leur intérêt au niveau nutritif, les MA jouent également d'importants rôles dans la protection des plantes contre les pathogènes (Marx 1969, Dehne 1982), la salinité (Davis et Young 1985) et la résistance aux stress hydriques (Jasper et al. 1989, Subramanian et al. 1995). Cependant, l'établissement de structures fongiques avec le système racinaire des plantes n'est pas toujours un avantage pour la plante hôte (Johnson et al. 1992, Lerat et al. 2003). Si ces processus (qu'ils soient positifs ou négatifs pour la plante hôte) sont suffisants pour affecter la croissance et la nutrition des plantes, alors la présence de MA pourrait altérer significativement la dynamique des nutriments.

Plusieurs familles de plantes caractéristiques des marais, telles que les Cyperaceae (dont fait partie le genre *Scirpus*), ont été dans le passé catégorisées dans les plantes non-mycorhizées car trop peu d'espèces arborant des champignons ont été observées (Khan 1974, Powell 1975). Pourtant, depuis le début des années 90, avec l'avènement de nouvelles techniques, plusieurs études ont révélé la présence significative de structures fongiques chez plusieurs espèces de plantes associées étroitement aux marais (Wigand et Stevenson 1994, Brown et Bledsoe 1996, Wetzel et vanderValk 1996, Cooke et Lefor 1998, Turner et Friese 1998, Bauer et al. 2003, Dunham et al. 2003).

L'objectif de notre étude était de vérifier la présence de structures fongiques au sein des scirpaies que nous avons étudiées dans les mares temporaires du sud de la France.

MÉTHODES

Echantillonnage sur le terrain

Cinq stations d'échantillonnage furent établies aléatoirement dans les marais du St-Seren et de la Manche Nord des Relongues entre la fin août et le début septembre 2004. Pour chacune des stations cinq tubercules ont été prélevés et cinq racines (unité d'échantillonnage) par tubercule (unité expérimentale) ont été placées dans des tubes Eppendorf identifiés et remplis d'alcool à 70% afin de conserver les structures végétales et fongiques intactes pour le transport au laboratoire. Une description plus détaillée des marais est présentée dans Gouraud et al. (en préparation).

Coloration des structures fongiques

Les 250 racines (2 marais x 5 stations/marais x 5 tubercules/station x 5 racines/tubercule) ont tout d'abord été blanchies à l'aide de peroxyde d'hydrogène (Koske et Gemma 1989) puis colorées suivant la technique mise au point par (Vierheilig et al. 1998). L'observation des structures fongiques (hyphes, vésicules, arbuscules et/ou spores) a été effectuée par microscopie optique à un grossissement de 100 - 400 X (Brundrett et al. 1984).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Aucune structure fongique n'a été décelée sur les 250 racines récoltées. Nous pouvons conclure par conséquent que les deux scirpaies échantillonnées n'étaient pas mycorhizées. Les racines ont été récoltées à la fin de l'été, c'est-à-dire assez tardivement par rapport à la saison de croissance de la plante qui peut débuter sa sénescence à partir de la mi-juillet. Nous pourrions alors nous demander si un tel résultat aurait été observé si nous avions prélevé les racines plus tôt cette même

année, par exemple au moment où le système racinaire était en pleine expansion (i.e. vers avril, Podlejski 1981). Par conséquent, notre étude devrait être complétée par un échantillonnage à d'autres périodes, en particulier au printemps. Les MA se retrouvent le plus souvent dans les parties racinaires les plus jeunes (Sutton 1973, Smith et Walker 1981, Sanders et Sheikh 1983). Il est alors plus aisé pour le champignon de coloniser la racine en traversant la couche de l'épiderme et de se développer dans le cortex. En outre, les racines différenciées (dont la croissance est terminée) sont souvent mieux protégées (paroi cellulaire plus épaisse, présence d'un exoderme réduisant la perméabilité des racines). Brundrett et Kendrick (1988) ont constaté que la majorité des racines qu'ils ont étudiées étaient trop vieilles pour contenir des MA. La présence d'hyphes de MA dans ces racines constituait la preuve d'une inoculation mycorhizienne passée; ce qui ne fut pas le cas dans notre expérience. Les marais étudiés ici ne semblent donc avoir jamais été colonisés auparavant.

BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE

- Allen, M. F. 1991.** The Ecology of Mycorrhizae. Cambridge University Press, New York, NY, USA.
- Alpert, P. et J. F. Stuefer. 1997.** Division of labour in clonal plants. Sous la direction de de Kroon, H. et J. van Groenendael, *The ecology and evolution of clonal plants*. Pages 137-154. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Amat, J. A. 1986.** Some aspects of the foraging ecology of a wintering greylag goose *Anser anser* population. *Bird study*, vol. 33, p. 74-80.
- 1995.** Effects of wintering Greylag geese *Anser anser* on their *Scirpus* food plants. *Ecography*, vol. 18, p. 155-163.
- Bauer, C. R., C. H. Kellogg, S. D. Bridgham et G. A. Lamberti. 2003.** Mycorrhizal colonization across hydrologic gradients in restored and reference freshwater wetlands. *Wetlands*, vol. 23, p. 961-968.
- Bélanger, L., J.-F. Giroux et J. Bédard. 1990.** Effects of goose grazing on the quality of *Scirpus americanus* rhizomes. *Canadian Journal of Zoology*, vol. 68, p. 1012-1014.
- Brown, A. M. et C. Bledsoe. 1996.** Spatial and temporal dynamics of mycorrhizas in *Jaumea carnosa*, a tidal saltmarsh halophyte. *Journal of Ecology*, vol. 84, p. 703-715.
- Brundrett, M. C. et B. Kendrick. 1988.** The mycorrhizal status, root anatomy, and phenology of plants in a sugar maple forest. *Canadian Journal of Botany*, vol. 66, p. 1153-1173.
- Brundrett, M. C., Y. Piche et R. L. Peterson. 1984.** A new method for observing the morphology of vesicular-arbuscular mycorrhizae. *Canadian Journal of Botany*, vol. 62, p. 2128-2134.
- Caritey, C. 1995.** L'évolution de l'embouchure du Rhône du milieu du XVIIIème à la fin du XIXème. Relations avec le régime du fleuve. Institut de Géographie. UFR

des Sciences Géographiques et de l'Aménagement, Université de Provence Aix-Marseille I, France 100 p.

- Charpentier, A. 1998.** Biologie des populations d'une espèce clonale: Architecture et fonctionnement clonal chez *Scirpus maritimus* dans les marais temporaires méditerranéens du sud de la France. Ph. D. thesis. Université Montpellier II, Montpellier, France.
- Charpentier, A., P. Grillas et J. D. Thompson. 2000.** The effects of population size limitation on fecundity in mosaic populations of the clonal macrophyte *Scirpus maritimus* (Cyperaceae). *American Journal of Botany*, vol. 87, p. 502-507.
- Charpentier, A., F. Mesléard et J. D. Thompson. 1998.** The effects of rhizome severing on the clonal growth and clonal architecture of *Scirpus maritimus*. *Oikos*, vol. 83, p. 107-116.
- Charpentier, A. et J. F. Stuefer. 1999.** Functional specialization of ramets in *Scirpus maritimus* - Splitting the tasks of sexual reproduction, vegetative growth, and resource storage. *Plant Ecology*, vol. 141, p. 129-136.
- Clevering, O. A. 1995.** Life-history characteristics of *Scirpus lacustris* and *Scirpus maritimus*. Ph. D. thesis. Univ. Nijmegen, Wageningen, The Netherlands.
- Clevering, O. A., C. W. P. M. Blom et W. VanVierssen. 1996.** Growth and morphology of *Scirpus lacustris* and *S. maritimus* seedlings as affected by water level and light availability. *Functional Ecology*, vol. 10, p. 289-296.
- Cooke, J. C. et M. W. Lefor. 1998.** The mycorrhizal status of selected plant species from Connecticut wetlands and transition zones. *Restoration Ecology*, vol. 6, p. 214-222.
- Coops, H. et H. Smit. 1991.** Effects of various water depths on *Scirpus maritimus* L.: field and experimental observations. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, vol. 24, p. 2706-2710.
- Daoust, R. J. et D. L. Childers. 1998.** Quantifying aboveground biomass and estimating net aboveground primary production for wetland macrophytes using a non-destructive phenometric technique. *Aquatic Botany*, vol. 62, p. 115-133.

- Davis, E. A. et J. L. Young. 1985.** Endomycorrhizal colonization of glasshouse-grown wheat as influenced by fertilizer salts when banded or soil-mixed. *Canadian Journal of Botany*, vol. 63, p. 1196-1203.
- de Kroon, H. et M. J. Hutchings. 1995.** Morphological plasticity in clonal plants - The foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology*, vol. 83, p. 143-152.
- de Leeuw, J., A. Wielemaker, W. de Munck et P. M. J. Herman. 1996.** Net aerial primary production (NAPP) of the marsh macrophyte *Scirpus maritimus* estimated by a combinaison of destructive and non-destructive sampling methods. *Vegetatio*, vol. 123, p. 101-108.
- Dehne, H. W. 1982.** Interaction between vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and plant-pathogens. *Phytopathology*, vol. 72, p. 1115-1119.
- Delany, S. et D. A. Scott. 2002.** Waterbird population estimates. Wetlands International Global Series, N°12. Wageningen, The Netherlands. 226 p.
- Desnouhes, L. et M. Lepley. 2004.** Wintering diet of greylag goose *Anser anser* in Camargue (France, Méditerranée) (In French with English summary). *Alauda*, vol. 72, p. 329-334.
- Dick, G., N. Bacetti, D. Boukhalfa, A. Darolova, S. Farago, A. Leito, J. Markkola et J. Witkowski. 1999.** Greylag Goose *Anser anser*. Northwest Europe. Sous la direction de Madsen, J., G. Cracknell, et A. D. Fox, *Goose populations of the Western Palearctic. A review of status and distribution*. Pages 202-213. Wetlands International, National Environmental Research Institute, Wageningen, The Netherlands & Rønde, Denmark.
- Dickerman, J. A., A. J. Stewart et R. G. Wetzel. 1986.** Estimates of net aboveground production: sensitivity to sampling frequency. *Ecology*, vol. 67, p. 650-659.
- Dodd, J. D. et R. T. Coupland. 1966.** Vegetation of saline areas in Saskatchewan. *Ecology*, vol. 47, p. 958-967.

- Dunham, R. M., A. M. Ray et R. S. Inouye. 2003.** Growth, physiology, and chemistry of mycorrhizal and nonmycorrhizal *Typha latifolia* seedlings. *Wetlands*, vol. 23, p. 890-896.
- Dykyjová, D. et J. Kvet. 1978.** Pond Littoral Ecosystems. Structure and Functioning. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- E.R.I. 1999.** Diagnostic de l'état de la flore du Parc National de l'Ichkeul. Ministère de l'Environnement et de l'Aménagement du Territoire, Agence Nationale de l'Environnement. République Tunisienne. 91 p.
- Esselink, P., G. J. F. Helder, B. A. Aerts et K. Gerdes. 1997.** The impact of grubbing by Greylag Geese (*Anser anser*) on the vegetation dynamics of a tidal marsh. *Aquatic Botany*, vol. 55, p. 261-279.
- Francis, R. et D. J. Read. 1994.** The contributions of mycorrhizal fungi to the determination of plant community structure. *Plant and Soil*, vol. 159, p. 11-25.
- Giroux, J.-F. et J. Bédard. 1987a.** The effects of grazing by greater snow geese on the vegetation of tidal marshes in the St. Lawrence estuary. *Journal of Applied Ecology*, vol. 24, p. 773-788.
- **1987b.** Effects of simulated feeding by snow geese on *Scirpus americanus* rhizomes. *Oecologia*, vol. 74, p. 137-143.
- **1988a.** Above- and below-ground macrophyte production in *Scirpus* tidal marshes of the St-Lawrence estuary, Quebec. *Canadian Journal of Botany*, vol. 66, p. 955-962.
- **1988b.** Estimating above- and below-ground macrophyte production in *Scirpus* tidal marshes. *Canadian Journal of Botany*, vol. 66, p. 368-374.
- Gordon, I. et P. Duncan. 1988.** Pastures new for conservation. *New Scientist*, vol. 117, p. 54-59.
- Grace, J. B. 1989.** Effects of water depth on *Typha latifolia* and *Typha domingensis*. *American Journal of Botany*, vol. 76, p. 762-768.
- **1993.** The adaptative significance of clonal reproduction in angiosperms: an aquatic perspective. *Aquatic Botany*, vol. 44, p. 159-180.

- Griffiths, R. P., J. E. Baham et B. A. Caldwell. 1994.** Soil solution chemistry of ectomycorrhizal mats in forest soil. *Soil Biology & Biochemistry*, vol. 26, p. 331-337.
- Grime, J. P. 1979.** Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- Gross, M. F., M. A. Hardisky, P. L. Wolf et V. Klemas. 1991.** Relationship between aboveground and belowground biomass of *Spartina alterniflora* (Smooth Cordgrass). *Estuaries*, vol. 14, p. 180-191.
- Gu, J. et C. Marshall. 1988.** The effect of tiller removal and tiller defoliation on competition between the main shoot and tillers of Spring Barley. *Annals of Applied Biology*, vol. 112, p. 597-608.
- Hardisky, M. A. 1980.** A comparison of *Spartina alterniflora* primary production estimated by destructive and nondestructive techniques. Sous la direction de Kennedy, V. S., *Estuarine perspective*. Pages 223-234. Academic Press, Inc., New York, NJ, USA.
- Harley, J. L. 1989.** The significance of mycorrhiza. *Mycological Research*, vol. 92, p. 129-139.
- Hartnett, D. C. et G. W. T. Wilson. 1999.** Mycorrhizae influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie. *Ecology*, vol. 80, p. 1187-1195.
- Hetrick, B. A. D., D. C. Hartnett, G. W. T. Wilson et D. J. Gibson. 1994.** Effects of mycorrhizae, phosphorus availability, and plant-density on yield relationships among competing tallgrass prairie grasses. *Canadian Journal of Botany*, vol. 72, p. 168-176.
- Hopkinson, C. S., J. G. Gosselink et R. Parrando. 1978.** Aboveground production of seven marsh plant species in coastal Louisiana. *Ecology*, vol. 59, p. 760-769.
- Hroudová, Z. et P. Zákřavský. 1995.** *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla-tuber production and dormancy in natural habitats. *Abstracta Botanica*, vol. 19, p. 89-94.

- Hutchings, M. J. et H. de Kroon. 1994.** Foraging in plants - the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research*, vol. 25, p. 159-238.
- Hutchings, M. J. et M. Mogie. 1990.** The spatial structure of clonal plants: control and consequences. Sous la direction de van Groenendael, J. et H. de Kroon, *Clonal growth in plants: regulation and function*. Pages 57-78. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands.
- Jasper, D. A., L. K. Abbott et A. D. Robson. 1989.** Hyphae of a vesicular arbuscular mycorrhizal fungus maintain infectivity in dry soil, except when the soil is disturbed. *New Phytologist*, vol. 112, p. 101-107.
- Johnson, N. C., P. J. Copeland, R. K. Crookston et F. L. Pflieger. 1992.** Mycorrhizae - possible explanation for yield decline with continuous corn and soybean. *Agronomy Journal*, vol. 84, p. 387-390.
- Jónsdóttir, I. S. et T. V. Callaghan. 1989.** Localized defoliation stress and the movement of ¹⁴C-photoassimilates between tillers of *Carex bigelowii*. *Oikos*, vol. 54, p. 211-219.
- Kantrud, H. A. 1996.** The alkali (*Scirpus maritimus* L.) and saltmarsh (*S. robustus* Pursh) bulrushes: A literature review. U.S. National Biological Service Information and Technology Report 6. Jamestown, ND, USA. 77 p.
- Kayser, Y., C. Girard, G. Massez, Y. Chérain, D. Cohez, H. Hafner, A. Johnson, A. Tamisier et P. Isenmann. 2003.** Compte-rendu ornithologique camarguais pour les années 1995-2000. *Revue d'écologie*, vol. 58, p. 5-76.
- Kayser, Y., O. Pineau et H. Hafner. 1992.** Evolution des effectifs de quelques oiseaux peu communs hivernant en Camargue. *Faune de Provence*, vol. 13, p. 25-26.
- Khan, A. G. 1974.** Occurrence of mycorrhizas in halophytes, hydrophytes and xerophytes, and of endogone spores in adjacent soils. *Journal of General Microbiology*, vol. 81, p. 7-14.

- Koske, R. E. et J. N. Gemma. 1989.** A modified procedure for staining roots to detect VA mycorrhizas. *Mycological Research*, vol. 92, p. 486-488.
- Lerat, S., L. Lapointe, S. Gutjahr, Y. Piché et H. Vierheilig. 2003.** Carbon partitioning in a split-root system of arbuscular mycorrhizal plants is fungal and plant species dependent. *New Phytologist*, vol. 157, p. 589-595.
- Lieffers, V. J. 1983.** Growth of *Typha latifolia* in boreal forest habitats, as measured by double sampling. *Aquatic Botany*, vol. 16, p. 163-181.
- Lieffers, V. J. et J. M. Shay. 1981.** The effects of water level on the growth and reproduction of *Scirpus maritimus* var. *paludosus*. *Canadian Journal of Botany*, vol. 59, p. 118-121.
- **1982a.** Distribution and variation in growth of *Scirpus maritimus* var. *paludosus* on the Canadian prairies. *Canadian Journal of Botany*, vol. 60, p. 1938-1949.
- **1982b.** Seasonal growth and standing crop of *Scirpus maritimus* var. *paludosus* in Saskatchewan. *Canadian Journal of Botany*, vol. 60, p. 117-125.
- Lillebø, A. I., M. A. Pardal, J. M. Neto et J. C. Marques. 2003.** Salinity as the major factor affecting *Scirpus maritimus* annual dynamics - Evidence from field data and greenhouse experiment. *Aquatic Botany*, vol. 77, p. 111-120.
- Madsen, J., G. Cracknell et A. D. Fox. 1999.** Goose populations of the Western Palearctic. A review of status and distribution. Wetlands International Publication N°48. Wetlands International, National Environmental Research Institute. Wageningen, The Netherlands & Rönne, Denmark. 344 p.
- Marschner, H. 1995.** Mineral nutrition of higher plants, Second edition. Academic Press, London, UK.
- Marx, D. H. 1969.** The influence of ectotrophic mycorrhizal fungi on the resistance of pine roots to pathogenic infections. I. Antagonism of mycorrhizal fungi to pathogenic fungi and soil bacteria. *Phytopathology*, vol. 115, p. 153-163.
- McNaughton, S. J., R. W. Ruess et S. W. Seagle. 1988.** Large mammals and process dynamics in African ecosystems. *Bioscience*, vol. 38, p. 794-800.

- Mesléard, F. et C. Perennou. 1996.** La végétation aquatique émergente, écologie et gestion. Conservation des zones humides méditerranéennes. N°6. Tour-du-Valat. Arles (France). 86 p.
- Millar, J. B. 1976.** Wetland classification in western Canada: a guide to marshes and shallow open water wetlands in the grasslands and parklands of the Prairie Provinces. Canadian Wildlife Service Report Series No 37. Canadian Wildlife Service, Environment Canada. Ottawa, Ontario, Canada. 38 p.
- Miller, S. P. et R. R. Sharitz. 2000.** Manipulation of flooding and arbuscular mycorrhiza formation influences growth and nutrition of two semiaquatic grass species. *Functional Ecology*, vol. 14, p. 738-748.
- Milner, C. et R. E. Hughes. 1968.** Methods for the measurement of the primary production of grassland. Blackwell Scientific, Oxford, UK.
- Molinier, R. et G. Tallon. 1974.** Documents pour un inventaire des plantes vasculaires de la Camargue. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle de Marseille*, vol. 34, p. 7-165.
- Nilsson, L., A. Follestad, K. Koffijberg, E. Kuijken, J. Madsen, J. Mooji, J. B. Mouronval, H. Persson, V. Schricke et B. Voslamber. 1999.** Greylag Goose *Anser anser*. Northwest Europe. Sous la direction de Madsen, J., G. Cracknell, et A. D. Fox, *Goose populations of the Western Palearctic. A review of status and distribution*. Pages 182-201. Wetlands International, National Environmental Research Institute, Wageningen, The Netherlands & Rönne, Denmark.
- Nixon, S. W. et C. A. Oviatt. 1973.** Analysis of local variation in the standing crop of *Spartina alterniflora*. *Botanica Marina*, vol. 16, p. 103-109.
- Oosterheld, M. 1992.** Effect of defoliation intensity on aboveground and belowground relative growth rates. *Oecologia*, vol. 92, p. 313-316.
- Ozinga, W. A., J. VanAndel et M. P. McDonnellAlexander. 1997.** Nutritional soil heterogeneity and Mycorrhiza as determinants of plant species diversity. *Acta Botanica Neerlandica*, vol. 46, p. 237-254.

- Pitelka, L. F. et J. W. Ashmun. 1985.** Physiology and integration of ramets in clonal plants. Sous la direction de Jackson, J. B. C., L. W. Buss, et R. E. Cook, *Population biology and evolution of clonal organisms*. Pages 399-435. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA.
- Podlejski, V. D. 1981.** Observation sur *Scirpus maritimus* L. en Camargue. *Ecologia Mediterranea*, vol. 7, p. 63-78.
- Powell, C. L. 1975.** Rushes and sedges are non-mycotrophic. *Plant and Soil*, vol. 42, p. 481-484.
- Richards, J. H. 1984.** Root growth response to defoliation in 2 *Agropyron bunchgrasses*. Field observations with an improved root periscope. *Oecologia*, vol. 64, p. 21-25.
- Sanders, F. E. et N. A. Sheikh. 1983.** The development of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in plant-root systems. *Plant and Soil*, vol. 71, p. 223-246.
- Shew, D. M., R. A. Linthurst et E. D. Seneca. 1981.** Comparison of production computation methods in a southeastern North-Carolina *Spartina alterniflora* salt-marsh. *Estuaries*, vol. 4, p. 97-109.
- Smith, S. E. et D. J. Read. 1997.** Mycorrhizal symbiosis, second edition. Academic Press, Inc., San Diego, CA, USA.
- Smith, S. E. et N. A. Walker. 1981.** A quantitative study of mycorrhizal infection in *Trifolium*: separate determination of the rates of infection and of mycelial growth. *New Phytologist*, vol. 89, p. 225-240.
- Smith, T. J. I. 1983.** Alteration of salt marsh plant community composition by grazing snow geese. *Holarctic Ecology*, vol. 6, p. 204-210.
- Smith, T. J. I. et W. E. Odum. 1981.** The effects of grazing by snow geese on coastal salt marshes. *Ecology*, vol. 62, p. 98-106.
- Stearns, S. C. 1992.** The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford, UK.

- Stewart, R. E. et H. A. Kantrud. 1972.** Vegetation of prairie potholes, North Dakota, in relation to quality of water and other environmental factors: U.S. Geological Survey Professional Paper 585-D. 36 p.
- Stuefer, J. F. 1997.** Division of labour in clonal plants ? On the response of stoloniferous herbs to environmental heterogeneity. Ph. D. thesis. Utrecht University, Utrecht, The Netherlands.
- **1998.** Two types of division of labour in clonal plants : benefits, costs and constraints. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, vol. 1, p. 47-60.
- Subramanian, K. S., C. Charest, L. M. Dwyer et R. I. Hamilton. 1995.** Arbuscular mycorrhizas and water relations in maize under drought stress at tasselling. *New Phytologist*, vol. 129, p. 643-650.
- Sutton, J. C. 1973.** Development of vesicular-arbuscular mycorrhizae in crop plant. *Canadian Journal of Botany*, vol. 51, p. 2487-2493.
- Tamisier, A. et O. Dehorter. 1999.** Fonctionnement et devenir d'un prestigieux quartier d'hiver : Camargue, Canards et Foulques. Centre Ornithologique du Gard, Nîmes, France.
- Teal, J. M. et B. L. Howes. 1996.** Interannual variability of a salt-marsh ecosystem. *Limnology and Oceanography*, vol. 41, p. 802-809.
- Teissier, G. 1948.** La relation d'allométrie, sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, vol. 4, p. 14-53.
- Thursby, G. B., M. M. Chintala, D. Stetson, C. Wigand et D. M. Champlin. 2002.** A rapid, non-destructive method for estimating aboveground biomass of salt marsh grasses. *Wetlands*, vol. 22, p. 626-630.
- Turner, S. D. et C. F. Friese. 1998.** Plant-mycorrhizal community dynamics associated with a moisture gradient within a rehabilitated prairie fen. *Restoration Ecology*, vol. 6, p. 44-51.
- Ungar, I. A. 1970.** Species - soil relationships on sulfate dominated soils of South Dakota. *The American Midland Naturalist*, vol. 83, p. 343-357.

- , 1974. Inland halophytes of the United States. Sous la direction de Reimold, R. J. et W. H. Queen, *Ecology of halophytes*. Pages 235-305. Academic Press Inc., New York, USA.
- van der Heijden, M. G. A., J. N. Klironomos, M. Ursic, P. Moutoglis, R. Streitwolf-Engel, T. Boller, A. Wiemken et I. R. Sanders. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, vol. 396, p. 69-72.
- Vierheilig, H., A. P. Coughlan, U. Wyss et Y. Piché. 1998. Ink and vinegar, a simple staining technique for arbuscular-mycorrhizal fungi. *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 64, p. 5004-5007.
- Vulink, J. T., (ed.). 2001. Hungry Herds: Management of temperate lowland wetlands by grazing. Van Zee tot Land 66, Rijksuniversiteit Groningen, The Netherlands.
- Walker, B. H. et R. T. Coupland. 1970. Herbaceous wetland vegetation in the aspen grove and grassland regions of Saskatchewan. *Canadian Journal of Botany*, vol. 48, p. 1861-1878.
- Walmsley, J. G. 1988. Origine probable des Oies cendrées *Anser anser* hivernant en Camargue. *Faune de Provence*, vol. 9, p. 37-38.
- Wetzel, P. R. et A. G. vanderValk. 1996. Vesicular-arbuscular mycorrhizae in prairie pothole wetland vegetation in Iowa and North Dakota. *Canadian Journal of Botany*, vol. 74, p. 883-890.
- Whigham, D. F. et R. L. Simpson. 1978. The relationship between aboveground and belowground biomass of freshwater tidal wetland macrophytes. *Aquatic Botany*, vol. 5, p. 355-364.
- Wigand, C. et J. C. Stevenson. 1994. The presence and possible ecological significance of mycorrhizae of the submersed macrophyte, *Vallisneria americana*. *Estuaries*, vol. 17, p. 206-215.

Zákravský, P. et Z. Hroudová. 1994. The effect of submergence on tuber production and dormancy in 2 subspecies of *Bolboschoenus maritimus*. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, vol. 29, p. 217-226.