



HAL
open science

Relier la biogéomorphologie fluviale à l'écologie évolutive : un focus sur les arbres riverains pionniers

Dov Jean-François Corenblit, Johannes Steiger, Lucas Mazal, Irène Till-Bottraud

► To cite this version:

Dov Jean-François Corenblit, Johannes Steiger, Lucas Mazal, Irène Till-Bottraud. Relier la biogéomorphologie fluviale à l'écologie évolutive : un focus sur les arbres riverains pionniers. *Géomorphologie : relief, processus, environnement*, 2020, 26 (1), pp.55-72. 10.4000/geomorphologie.14127. hal-02898846

HAL Id: hal-02898846

<https://hal.science/hal-02898846>

Submitted on 20 Nov 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Relier la biogéomorphologie fluviale à l'écologie évolutive : un focus sur les arbres riverains pionniers

Linking fluvial biogeomorphology to evolutionary ecology: a focus on riparian pioneer trees

Dov Corenblit , Johannes Steiger, Lucas Mazal et Irène Till-Bottraud



Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/geomorphologie/14127>
DOI : 10.4000/geomorphologie.14127
ISSN : 1957-777X

Éditeur

Groupe français de géomorphologie

Édition imprimée

Date de publication : 1 mai 2020
ISBN : 9782913282865
ISSN : 1266-5304

Référence électronique

Dov Corenblit , Johannes Steiger, Lucas Mazal et Irène Till-Bottraud, « Relier la biogéomorphologie fluviale à l'écologie évolutive : un focus sur les arbres riverains pionniers », *Géomorphologie : relief, processus, environnement* [En ligne], 1 | 2020, mis en ligne le 06 avril 2020, consulté le 27 mai 2020. URL : <http://journals.openedition.org/geomorphologie/14127> ; DOI : <https://doi.org/10.4000/geomorphologie.14127>



Relier la biogéomorphologie fluviale à l'écologie évolutive : un focus sur les arbres riverains pionniers

Linking fluvial biogeomorphology to evolutionary ecology: a focus on riparian pioneer trees

Dov Corenblit ^{a*}, Johannes Steiger ^a, Lucas Mazal ^a, Irène Till-Bottraud ^a

^a Université Clermont Auvergne, CNRS, GEOLAB UMR 6042, 4 rue Ledru, F-63000 Clermont-Ferrand, France.

RÉSUMÉ

Dans les cours d'eau, les arbres riverains tels que les peupliers ou les saules répondent au régime de crues, mais ils contrôlent également les processus hydrogéomorphologiques et la dynamique des formes fluviales. Il est maintenant reconnu que des rétroactions entre les arbres riverains et les processus hydrogéomorphologiques se produisent au cours de leur vie. Ces rétroactions conduisent à l'émergence d'unités biogéomorphologiques telles que des îles fluviales, des berges et des niveaux de plaine alluviale végétalisée. À partir de nos observations empiriques et d'une synthèse des découvertes les plus récentes en géomorphologie, écologie végétale et écologie évolutive, nous présentons les quatre étapes de la co-construction entre les forêts riveraines et les formes fluviales. Nous décrivons le couplage bidirectionnel étroit entre les composantes biologiques et géomorphologiques comme un « cycle de vie biogéomorphologique » au cours duquel le développement biologique de la plante nécessite une série de changements géomorphologiques des lits fluviaux sous contrôle biotique. Nous soulignons que les arbres riverains qui se développent dans des peuplements denses se protègent les uns les autres des contraintes mécaniques liées à l'écoulement et au transport sédimentaire. Ensemble, ils piègent également plus efficacement les sédiments fins, la matière organique et les nutriments. Ainsi, ils renforcent leur capacité à survivre, à exploiter les ressources et à atteindre la maturité sexuelle entre des crues exceptionnelles de forte magnitude, ce qui correspond à une interaction de facilitation. Nous suggérons que des interactions positives directes (coopération et altruisme) entre les plantes pourraient renforcer le processus écologique de construction de niche.

Mots clés : biogéomorphologie fluviale, arbres riverains, peupliers, saules, interactions positives, construction de niche.

ABSTRACT

Within rivers, riparian trees such as poplars or willows respond to the flood regime, but they also control hydrogeomorphological processes and fluvial landform dynamics. It is now recognized that feedbacks between riparian trees and hydrogeomorphological processes occur during their life, leading to the emergence of biogeomorphological units such as vegetated islands, river banks and floodplain surfaces. Based on our empirical observations and on a synthesis of the most recent findings in geomorphology, plant ecology and evolutionary ecology, we describe the four steps of co-construction between riparian trees and fluvial landforms. We describe the tight bi-directional coupling between the biological and geomorphological components as a "biogeomorphological life cycle" where the biological development of the plant requires a sequence of biotically driven geomorphological changes of the river channels. We point out that riparian trees which grow in dense stands enhance their capacity to protect each other from mechanical constraints related to water flow and sediment transport, to trap fine sediment, organic matter and nutrients and thus to survive, exploit resources, and reach sexual maturity between exceptional, high magnitude floods, i.e. facilitate each other. We suggest that direct positive interactions (cooperation and altruism) between plants could enhance the ecological process of niche construction.

Keywords: fluvial biogeomorphology, riparian trees, poplars, willows, positive interactions, niche construction.

INFORMATION SUR L'ARTICLE

Reçu le 16 décembre 2019.

Reçu sous sa forme révisée le 25 mars 2020.

Définitivement accepté le 28 mars 2020.

*Auteur correspondant. Tél : +33 (0)4 73 34 68 22 ;

Fax : +33 (0)4 73 34 68 24

Courriels : dov.corenblit@uca.fr (D. Corenblit)

johannes.steiger@uca.fr (J. Steiger)

lucas.mazal@uca.fr (L. Mazal)

irene.till@uca.fr (I. Till-Bottraud)

1. Introduction

Depuis le début de la conquête des continents par les plantes vasculaires au cours du Silurien (444-416 Ma), les espèces végétales riveraines, c'est-à-dire celles colonisant les rives et bordures des cours d'eau, développent des traits morphologiques, biomécaniques, physiologiques et d'histoire de vie qui augmentent leur résistance aux contraintes hydrauliques et géomorphologiques (Beerbower, 1985 ; Bashforth et al., 2011). Ces contraintes

hydrogéomorphologiques sont imposées par la variabilité hydrologique (hauteur d'eau, débit, vitesse et régime hydrologique), la contrainte de cisaillement liée à l'écoulement ou encore l'érosion, le transport et l'enfouissement sédimentaire. Grâce à certains traits biologiques, développés en réponse à ces contraintes (e.g., une plus grande souplesse, une meilleure résistance mécanique de leurs tiges et racines), les plantes riveraines interagissent fortement avec les processus hydrogéomorphologiques au cours des crues, notamment en ralentissant l'écoulement et en favorisant le piégeage

et la stabilisation des sédiments fins (limons et sables), de la matière organique et des nutriments (Rodrigues et al., 2007 ; Gurnell, 2014 ; Bätz et al., 2015).

À l'échelle des temps géologiques, l'évolution des traits de résistance et de résilience des plantes riveraines aux contraintes de l'environnement fluvial a conduit à des changements radicaux de la morphodynamique des cours d'eau sur l'ensemble de la surface terrestre durant toute l'ère Paléozoïque, en particulier entre le début du Dévonien (416-359 Ma) et la fin du Carbonifère (299 Ma) (fig. 1) (Cotter, 1978 ; Bashforth et al., 2011 ; Davies et Gibling, 2011 ; Gibling et Davies, 2012). C'est durant cette période charnière de l'évolution de la biosphère que les cours d'eau en tresses à îles, à méandres et en anastomoses se sont développés, en relation étroite

avec l'évolution des arbres riverains arborant un système racinaire robuste et profond. Les changements de morphodynamique fluviale liés à l'effet stabilisateur de la végétation riveraine sur les alluvions ont été à l'origine de grands bouleversements dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes continentaux (Algeo et Scheckler, 1998 ; DiMichele et al., 2009 ; Falcon-Lang et al., 2011). Ainsi, au cours des temps géologiques, un système complexe de rétroactions biotique-abiotique s'est mis en place entre, d'une part l'adaptation des plantes riveraines aux alternances de crues et d'étéiages, et d'autre part la transformation profonde et durable de l'environnement fluvial sous contrôle biotique (Corenblit et al., 2015).

Ce système de rétroactions œuvre encore aujourd'hui. Il implique que l'évolution des traits biologiques permettant l'adaptation des

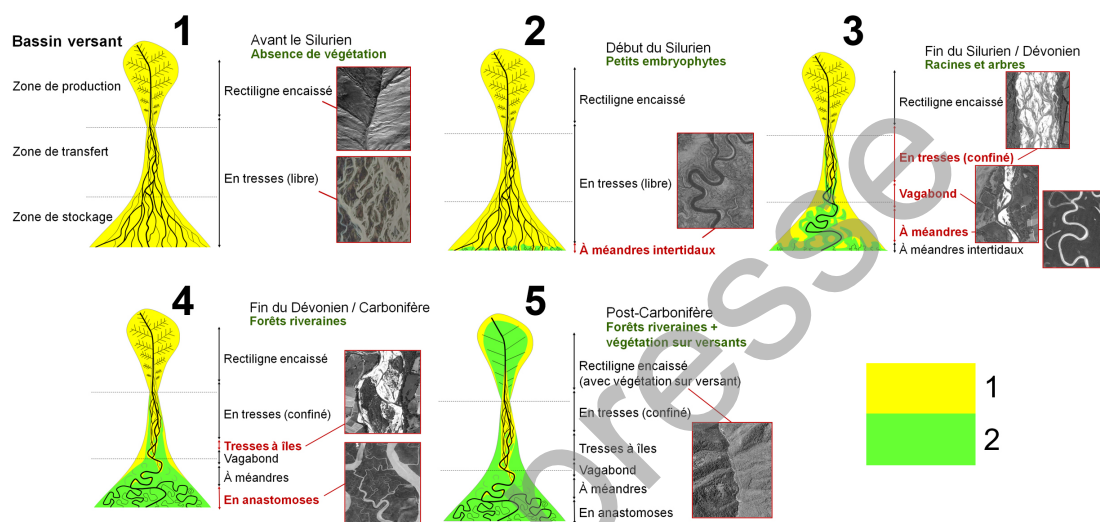


Fig. 1 - Transformation des styles fluviaux en relation avec l'évolution des plantes riveraines entre le Silurien et le Carbonifère (modifié de Corenblit et al., 2015).

1 : substrat nu ; 2 : végétation. (Photographies aériennes : Google Earth).

Fig. 1 - Transformation of fluvial styles in relation to the evolution of riparian plants between the Silurian and the Carboniferous (modified from Corenblit et al., 2015).

1 : bare substrate ; 2 : vegetation (Aerial photographs : Google Earth).

plantes riveraines à leur environnement fluvial est non seulement dépendante des conditions hydrogéomorphologiques non modifiées par les plantes (Karrenberg et al., 2002 ; Lytle et Poff, 2004 ; Bornette et al., 2008 ; Puijalon et al., 2011), mais également des changements hydrogéomorphologiques induits par les plantes elles-mêmes au cours de leur développement (e.g., la stabilisation des bancs alluviaux et des berges par les systèmes racinaires et l'exhaussement topographique des surfaces lié au piégeage sédimentaire ; Gurnell et Petts, 2006 ; Corenblit et al., 2009 ; Gibling et Davies, 2012 ; Wintenberger et al., 2015). En particulier, le processus de piégeage des sédiments fins, de matière organique et de nutriments au sein des unités de végétation pionnière favorise une rétroaction positive de construction des formes fluviales et de croissance/succession végétale. Cela a donné lieu, au cours du Dévonien et du Carbonifère, au développement de vastes forêts alluviales comportant des stratégies adaptatives variées et avec une structure verticale complexe dominées par de grands arbres tels les progymnospermes du genre *Archaeopteris* (fig. 2) (Meyer-Berthaud et al., 1999 ; Falcon-Lang et Bashforth, 2005 ; Davies et Gibling, 2010 ; Decombeix et al., 2011). Les unités biogéomorphologiques qui résultent de la



Fig. 2 - Paysage riverain du Dévonien.

Dessin : D. Corenblit.

Fig. 2 - Devonian riparian landscape.

Drawing : D. Corenblit.

rétroaction positive prennent la forme d'îles fluviales, de berges et de plaines alluviales boisées (Gurnell et al., 2001). L'édification de ces unités co-construites par les arbres riverains améliore leur survie, croissance et reproduction dans un environnement physique contraignant, perturbé par les crues et soumis à des stress liés aux submersions prolongées et à des déficits hydriques lors des étiages (Corenblit et al., 2009).

Les preuves empiriques paléontologiques et actuelles de cette rétroaction positive entre construction des formes fluviales et aptitude à la survie et à la reproduction de la végétation riveraine conduisent à réexaminer le cycle de vie des arbres pionniers, en particulier ceux qui ont acquis la faculté d'affecter leur environnement hydrogéomorphologique et biologique au cours de leur existence (Corenblit et al., 2014). C'est le cas des peupliers et des saules riverains (genre *Populus* et *Salix* de la famille des Salicacées, e.g., *P. nigra* L. et *S. alba* L.), des arbres aujourd'hui très répandus dans les corridors fluviaux de l'hémisphère nord (Braatne et al., 1996). Le cycle de vie d'un arbre correspond à son développement biologique au cours d'une série d'étapes caractéristiques, depuis la germination jusqu'à la sénescence de l'individu. Les peupliers et les saules sont dioïques (les fleurs mâles et femelles se trouvent sur des individus différents). Dans le contexte fluvial, ce cycle débute par une graine qui est produite sur un arbre femelle et qui est emportée par un agent physique de transport, le vent (anémochorie) ou l'eau (hydrochorie). Dans des conditions hydrologiques et géomorphologiques favorables caractérisées par ni trop, ni trop peu d'eau, et des bancs alluviaux nus couverts de sédiments fins (Mahoney et Rood, 1998), la graine se dépose, germe et produit une plantule qui évoluera potentiellement vers sa phase de maturité sexuelle, en une dizaine d'années en moyenne (Braatne et al., 1996). Dès leur établissement, au bout d'environ 2-3 ans, les jeunes arbres riverains affectent la géomorphologie fluviale en interagissant avec l'écoulement et le transport sédimentaire. Les arbres adultes établis sur des formes fluviales co-construites et stabilisées par eux-mêmes, pourront ensuite se reproduire sexuellement ou de manière végétative et former de nouvelles graines ou de nouveaux clones (Legionnet et al., 1997). De nombreuses espèces de la famille des Salicacées occupent les corridors fluviaux depuis plusieurs dizaines de millions d'années, au moins depuis 58 Ma pour le peuplier (Eckenwalder, 1996). Le cycle de vie de la plupart des peupliers et des saules riverains est donc spécifiquement et étroitement lié aux

processus et structures hydrogéomorphologiques dans les corridors fluviaux (Edwards et al., 1999 ; Karrenberg et al., 2002 ; Lytle et Poff, 2004), qui eux-mêmes sont sous le contrôle plus ou moins fort des arbres riverains, tout au moins dans certaines configurations ou styles de rivière, e.g., en tresses à îles, méandriformes ou en anastomoses avec des berges, bancs, îles et plaines alluviales boisées (Gurnell, 2014 ; Corenblit et al., 2015).

Malgré de profondes modifications d'origine anthropique (Petts et al., 1989 ; Gregory, 2006 ; Dufour et Piégay, 2009), la dynamique hydrogéomorphologique des corridors fluviaux dans l'hémisphère nord dépend encore aujourd'hui très largement de la conquête des bancs alluviaux par les peupliers et les saules qui tendent à les stabiliser et à piéger de grandes quantités de sédiments fins et de matière organique et à construire les plaines alluviales (Nanson et Beach, 1977 ; Wintenberger et al., 2015 ; Corenblit et al., 2016). Ce processus de construction des formes fluviales mérite un nouvel éclairage concernant ses mécanismes biologiques intimes.

2. Le cycle de vie biogéomorphologique des peupliers et des saules

Le régime de perturbation hydrogéomorphologique, qui induit de fortes pressions de sélection sur les espèces végétales riveraines, a conduit à une sélection de traits biologiques (e.g., robustesse et flexibilité des tiges) qui confèrent aux individus une meilleure survie et donc une meilleure reproduction (Bornette et al., 2008). Ces traits de réponse confèrent en même temps aux individus la possibilité d'affecter les processus hydrogéomorphologiques (traits d'effet) du fait de leur persistance dans le fluide. L'environnement fluvial, qui se caractérise par de fortes contraintes physiques, exerce sur les arbres riverains une pression de sélection, mais l'effet des peupliers et des saules sur les composantes hydrogéomorphologiques de leur environnement atténue cette pression au cours du cycle de vie (Corenblit et al., 2014). Nous allons voir que le cycle de vie des peupliers et des saules en milieu riverain peut se dérouler en parallèle avec une transformation des composantes physiques et chimiques de l'environnement hydrogéomorphologique, au bénéfice des arbres riverains, et que les arbres et leur environnement s'influencent mutuellement selon une séquence en quatre phases (fig. 3) (Corenblit et al., 2007).

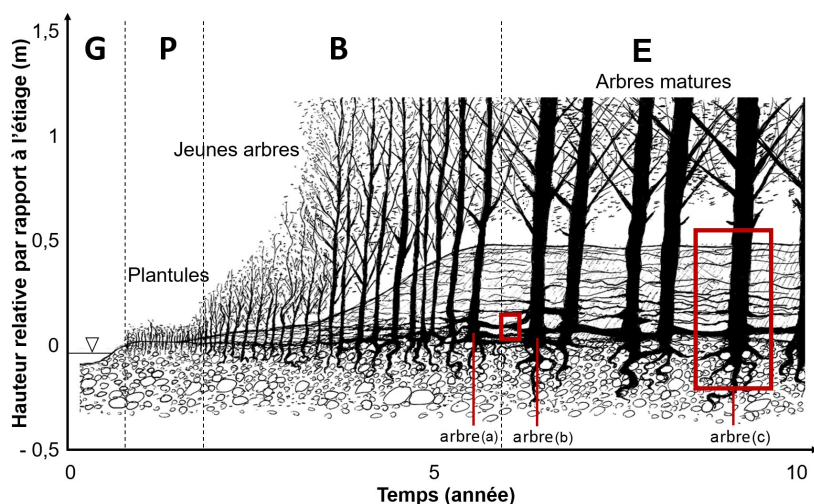


Fig. 3 - Schéma conceptuel du cycle de vie biogéomorphologique des arbres riverains.

L'axe des abscisses exprime un gradient spatiotemporel. G : phase géomorphologique, P : phase pionnière, B : phase biogéomorphologique, E : phase écologique. La fusion racinaire entre les arbres (a) et (b) est visible dans la Figure 10, et le système racinaire de l'arbre (c) dans la Figure 5 (modifié à partir de Corenblit et al., 2014).

Fig. 3 - Conceptual diagram of the biogeomorphological life cycle of riparian trees.

The horizontal axis reflects a spatiotemporal gradient. G: geomorphological phase, P: pioneer phase, B: biogeomorphological phase, E: ecological phase. Root fusion between trees (a) and (b) is shown in Figure 10, and the root system of tree (c) in Figure 5 (modified from Corenblit et al., 2014).

2.1. La phase géomorphologique : dispersion des graines et recrutement des plantules

La production des graines par un peuplier ou un saule adulte marque la première étape du cycle. Un peuplier ou un saule adulte produit plusieurs millions de graines par an qui sont dispersées efficacement par le vent et l'eau. Des traits morphologiques et biomécaniques très spécifiques (légèreté et présence d'un coton hydrofuge) confèrent aux graines de peupliers et de saules un fort potentiel de dispersion par ces deux agents de transport. Pour germer, ces graines doivent ensuite impérativement se déposer sur un substrat nu et humide au bon moment (Scott et al., 1996). La période de production et de dispersion des graines est donc cruciale. Elle doit être synchronisée avec le régime hydrologique et climatique (Baker, 1990). Cela implique une adaptation phénologique régionale. La durée et la « forme » de la libération des graines varient effectivement selon les contextes hydrogéomorphologique et climatique régionaux (Guilloy-Froget et al., 2002 ; Stella et al., 2006). Par exemple, dans la zone tempérée de l'hémisphère nord, la libération et dispersion des graines ont lieu généralement au printemps et au début de l'été à la suite de crues qui créent les surfaces alluviales nues propices au recrutement des plantules (Mahoney et Rood, 1998). Un tel synchronisme entre le régime hydrologique et la production/dispersion des graines, qui ne se produit pas nécessairement chaque

année, augmente la probabilité qu'une partie des graines rencontre une période et une zone propice au recrutement au cours de la phase géomorphologique.

2.2. La phase pionnière : établissement des jeunes individus

En contexte tempéré et dans des conditions d'habitat adéquates, les graines déposées sur les bancs alluviaux au printemps ou en début de l'été, germent rapidement au cours de la phase pionnière (fig. 4A). La germination des graines et la survie des plantules requièrent des conditions très spécifiques (Johnson, 2000 ; Caponi et al., 2019). Ces conditions ont été modélisées du point de vue théorique aux travers des concepts de « fenêtre de recrutement » (*Recruitment box model*) (Mahoney et Rood, 1998) et de « fenêtre d'opportunité » (*Window of opportunity*) (Balke et al., 2011, 2014). La présence de substrat nu et humide est nécessaire en début de cycle de vie pour assurer la germination des graines et la survie initiale des plantules (Guilloy-Froget et al., 2002). Cette phase critique pour le recrutement des peupliers se caractérise par un contrôle fort et unidirectionnel des composantes hydrogéomorphologiques (texture et humidité des sédiments ; altitude relative par rapport à l'étiage ; variabilité du débit et de la contrainte de cisaillement ; dynamique d'érosion, de transport et de dépôt des sédiments) et climatiques (précipitations et températures) sur la survie et la croissance des plantules (Shafroth



Fig. 4 - Illustrations des phases pionnière (A-B), biogéomorphologique (C-D), et écologique (E-F).

Photo A : I. Till-Bottraud (Allier) ; photo B : D. Corenblit (Tech) ; photos C et D : B. Hortobágyi (Allier) ; photos E et F : D. Corenblit (Tech).

Fig. 4 - Illustrations of the pioneer (A-B), biogeomorphological (C-D), and ecological (E-F) phases.

Photo A : I. Till-Bottraud (Allier) ; photo B : D. Corenblit (Tech) ; photos C et D : B. Hortobágyi (Allier) ; photos E et F : D. Corenblit (Tech).

et al., 1995 ; Scott et al., 1997). Les plantules de peupliers et de saules peuvent germer en grand nombre (parfois plus de 4000 plantules par m² ; Braatne et al., 1996), mais moins de 1 % de ces plantules survit généralement après la première année de croissance, le reste meurt desséché, enfoui sous des sédiments apportés par des hautes eaux ou arraché au cours de crues (Karrenberg et al., 2002 ; Dixon et Turner, 2006). En effet, les plantules qui germent le plus tôt dans l'année lors de hautes eaux de printemps sont en général situées trop haut sur la surface alluviale et, le plus souvent, ne parviennent pas à maintenir le contact avec la nappe alluviale en déclin durant les basses eaux de l'été. Ces plantules meurent ainsi au cours de l'été du fait d'un manque d'eau et de fortes températures sur les bancs alluviaux nus (Mahoney et Rood, 1998 ; Scott et al., 1999).

La deuxième étape critique a lieu en zone tempérée à l'automne-hiver, période où les dépressions atmosphériques apportent des précipitations à l'origine de nouvelles crues qui peuvent déraciner ou enfouir les plantules. Les semis de plantules situés à trop faible altitude relative par rapport à l'étiage ne survivent en général pas en raison de leur forte exposition à l'affouillement, à une immersion prolongée, c'est-à-dire en conditions anaérobies (en absence d'oxygène), et à l'enfouissement par les sédiments apportés par les hautes eaux. Seules les plantules situées à des niveaux intermédiaires ont des chances de survivre au cours de la première

année de croissance (Mahoney et Rood, 1998 ; Wintenberger et al., 2017). La reproduction sexuée peut ainsi échouer durant plusieurs années consécutives si toutes les conditions adéquates ne sont pas réunies. Durant cette phase pionnière du cycle de vie biogéomorphologique des peupliers et des saules, l'environnement hydrogéomorphologique exerce donc une pression extrêmement forte et unidirectionnelle sur les plantules.

Chez le peuplier et le saule, les adaptations morphologiques, biomécaniques ainsi que la formation des clones résultent de contraintes mécaniques et physiologiques (Moullia et al., 2015). En contexte fluvial, ces contraintes sont imposées par l'écoulement, l'enfouissement sédimentaire et le stress hydrique. L'environnement peut induire une réponse phénotypique contrastée (*i.e.*, plasticité phénotypique) chez les arbres riverains qui favorise l'ancrage, la résistance des parties aériennes et l'acquisition des ressources, et en retour impactent l'environnement hydrogéomorphologique (fig. 4B) (Hortobágyi et al., 2017, 2018). C'est en premier lieu l'ancrage extrêmement solide des jeunes individus dans les bancs alluviaux qui améliore leur résistance aux contraintes de cisaillement liées aux écoulements, notamment lors des crues, et cela dès la première année de croissance à l'issue de laquelle les racines peuvent atteindre une profondeur de 60 à 80 cm (Corenblit et al., 2014). Une racine pivotante robuste pousse rapidement après germination (fig. 5A),

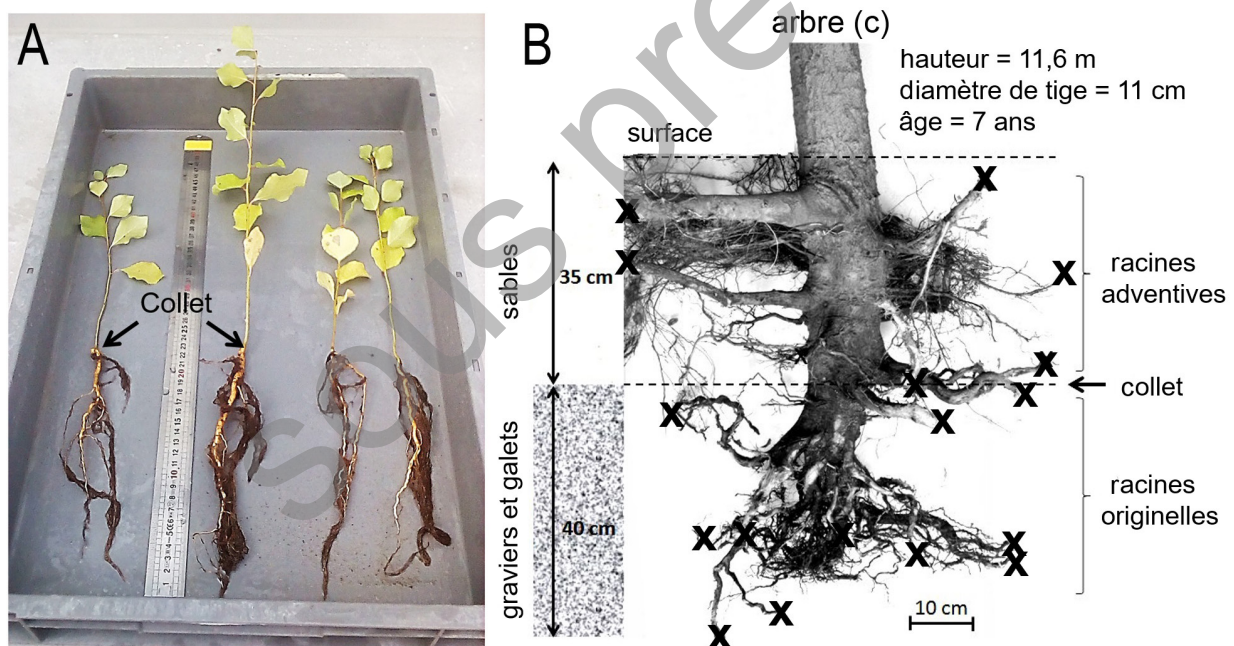


Fig. 5. – Système racinaire du peuplier noir.

(A) Système racinaire de quatre peupliers noir de six mois ayant poussé dans un pot pour une expérimentation *ex-situ* ; (B) Système racinaire d'un peuplier noir de 7 ans sur la Garonne. Les croix représentent les zones sectionnées (modifié à partir de Corenblit et al., 2014). Photos : D. Corenblit.

Fig. 5 – Root system of the black poplar.

(A) Root system of four six months black poplars that have grown in pots for an *ex situ* experiment; (B) Root system of a 7 years black poplar of on the Garonne River. The « X » are the zones that were cut (modified from Corenblit et al., 2014). Photos : D. Corenblit.

bien souvent dans un substrat grossier composé en profondeur de graviers et de galets (fig. 5B). Cette racine pivotante a pour fonction première d'ancrer solidement la plante à son substrat et de traquer, au cours du premier été, la nappe alluviale en déclin. Le niveau

minimum de cette nappe alluviale marquera d'ailleurs la limite d'extension verticale du système racinaire en raison des conditions anaérobies.

2.3. La phase biogéomorphologique : construction de l'habitat par les jeunes peupliers et saules

C'est au cours de la phase biogéomorphologique que le système de rétroactions entre les composantes biologiques et géomorphologiques se met réellement en place (fig. 4B) (Corenblit et al., 2007 ; Hortobágyi et al., 2018). Il peut en résulter un développement plus ou moins rapide d'îles fluviales pionnières (*sensu* Gurnell et al., 2001) et de nouveaux niveaux de plaine alluviale arborée à partir des bancs alluviaux colonisés par les peupliers et saules pionniers (fig. 6) (Gurnell et al., 2001, 2014 ; Corenblit et al., 2016).

Après les 2-3 premières années de croissance, les jeunes peupliers et saules sont très fermement ancrés, bien connectés à la nappe alluviale et ont généralement développé une biomasse aérienne à la fois souple et résistante (Bywater-Reyes et al., 2015 ; Bankhead et al., 2017) souvent multicaule (composée de plusieurs tiges) qui augmente la rugosité de surface et conduit, lors des hautes eaux, à un piégeage important de la matière organique et des nutriments associé à des dépôts successifs de sédiments fins, souvent au sein de cohortes denses (fig. 4B, 7A) (Nanson et Beach, 1977 ; Steiger et Gurnell, 2003 ; Zong et Nepf, 2010). En retour, s'ils ne dépassent pas une épaisseur critique, ces dépôts affectent positivement la survie

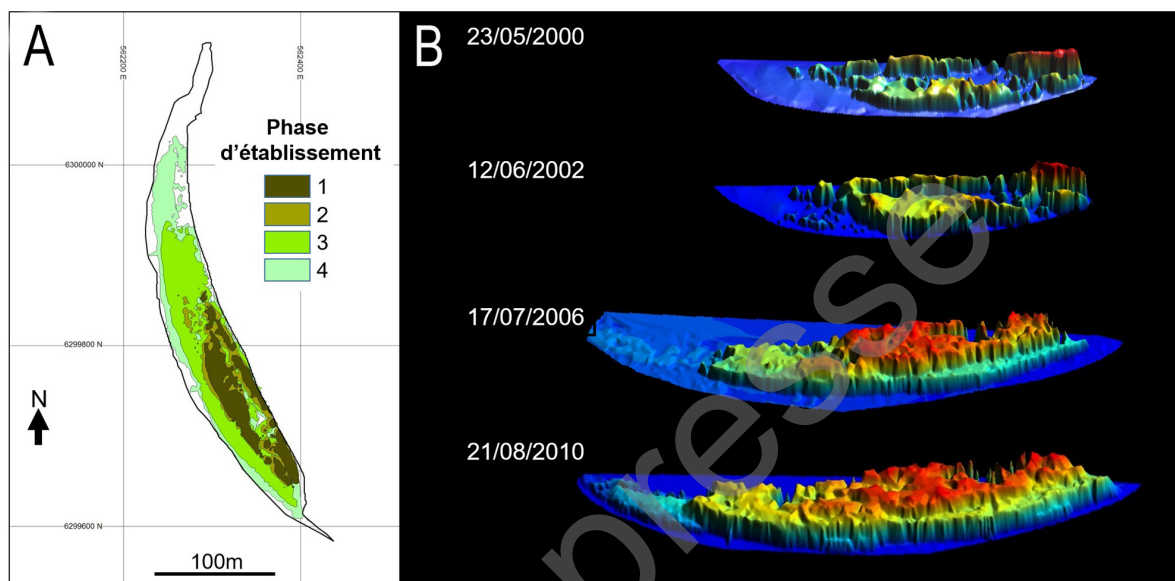


Fig. 6 - Reconstitution historique en 2D (SIG) (A), et 3D par photogrammétrie stéréoscopique (B) de la construction d'une île fluviale par le peuplier noir sur la Garonne en aval de Toulouse (modifié de Corenblit et al., 2016).

1 : antérieur à 2000 ; 2 : 2000-2002 ; 3 : 2002-2006 ; 4 : 2006-2010.

Fig. 6 - Historical reconstruction in 2D (GIS) (A), and 3D based on stereoscopic photogrammetry (B) of the construction of a fluvial island by black poplar on the Garonne River downstream from Toulouse (modified from Corenblit et al., 2016).

1 : before 2000 ; 2 : 2000-2002 ; 3 : 2002-2006 ; 4 : 2006-2010.

ainsi que la croissance aérienne et souterraine des peupliers et des saules (Corenblit et al., 2016 ; Kuri et Stella, 2016). Chaque nouveau dépôt de sédiment conduit à la formation de nombreuses nouvelles racines adventives, en particulier dans les zones de concentration de la matière organique, qui tracent horizontalement en sub-surface sur des distances de plusieurs dizaines de mètres (fig. 7B) (Hupp et Moris, 1990 ; Legionnet et al., 1997 ; Foussadier, 2003 ; Holloway et al., 2017). Au cours de cette phase, des drageons peuvent aussi émerger en surface à partir de ces racines adventives traçantes. Ces clones contribuent, au cours de la première dizaine d'années, au piégeage des sédiments fins et des ressources *via* l'accroissement de la rugosité de surface. Après quelques années, cette dynamique de rétroaction positive mène à la formation d'une vaste et dense rhizosphère largement influencée par les exsudats racinaires et les micro-organismes symbiotiques associés tels que des bactéries et des champignons mycorhiziens (Doty et al., 2005 ; Beauchamp et al., 2006 ; Gryta et al., 2006). Cette rhizosphère favorise à la fois un ancrage efficace et le stockage et l'absorption de l'eau et des éléments nutritifs au sein de l'habitat (Harner et al., 2011). La phase biogéomorphologique représente donc le pivot de la mise en

place de l'écosystème riverain arboré au travers d'une rétroaction positive très puissante entre composantes physiques, chimiques et biologiques.

La phase biogéomorphologique est également souvent initiée sur les bancs alluviaux des cours d'eau à forte énergie par le bois mort et les débris ligneux encore vivants. Ces éléments jouent même un rôle de biostabilisation et de bioconstruction prépondérant dans les cours d'eau en tresses à îles, *e.g.*, le Tagliamento dans le Nord de l'Italie (Edwards, 1999 ; Kollmann et al., 1999 ; Gurnell et al., 2001, 2005), les cours d'eau alpins français (Piégay et Marston, 1998 ; Piégay et al., 1999 ; Belletti et al., 2015), ainsi que nombreux autres cours d'eau dans le monde (Fetherston et al., 1995 ; Abbe et Montgomery, 1996 ; Pettit et Naiman, 2005). Les débris ligneux, en particulier, ont la capacité de se régénérer en formant des clones à la suite de leur dépôt à partir de petits fragments ou d'embâcles de plusieurs dizaines à centaines de mètres cubes. Comme l'ont souligné Gurnell et al. (2005), ces structures forment des points stables d'accrétion sédimentaire et de croissance végétale à l'origine de la formation et du développement des îles fluviales. De plus, les îles pionnières, dont la formation est issue du rejet des débris ligneux, facilitent le

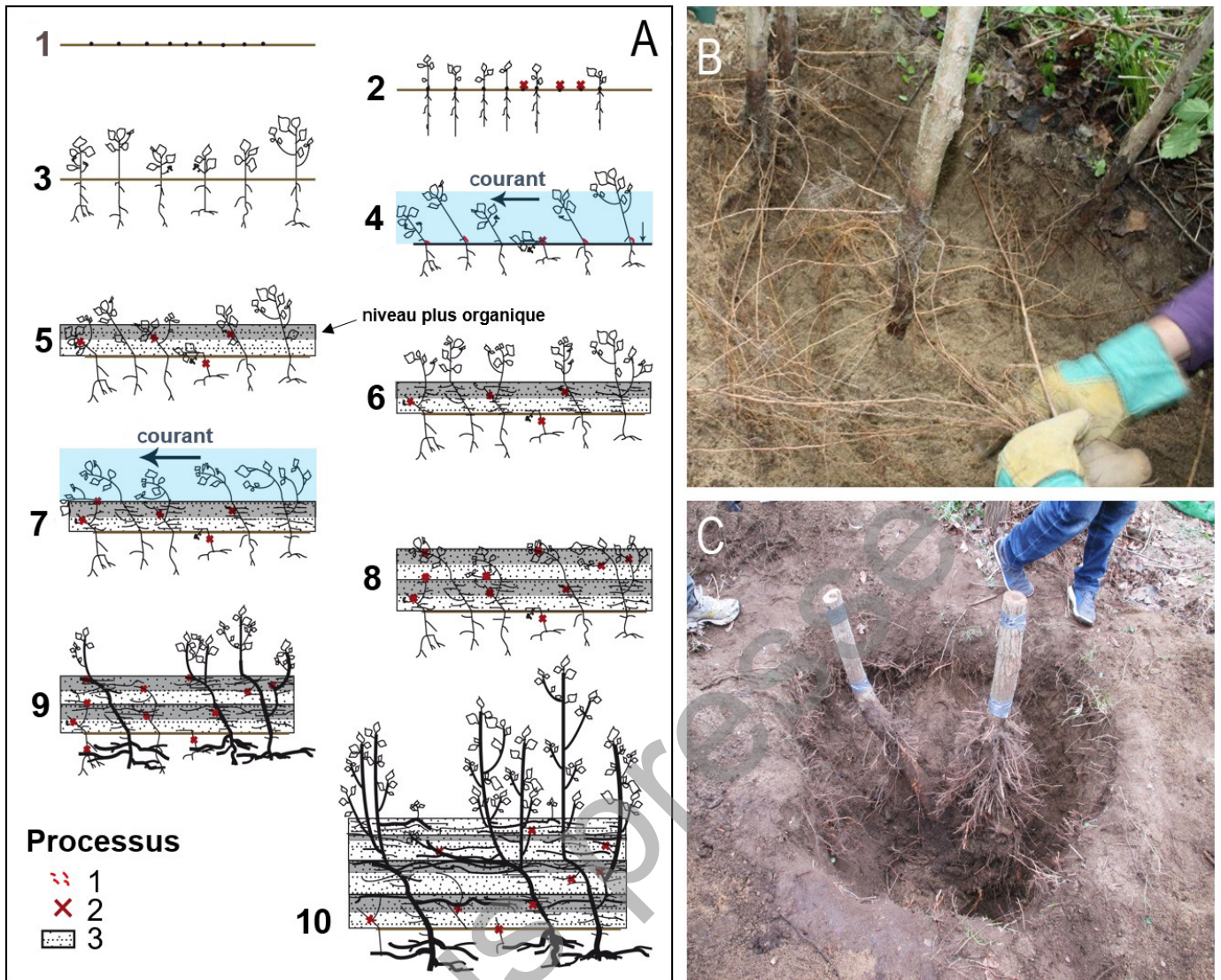


Fig. 7 - Modèle de croissance racinaire du peuplier noir à la suite des crues.

(A) Les dix étapes représentées ici correspondent à deux ans de croissance (modifié de ZhuQing, 2014). Les crues se produisent au cours des étapes 4 et 7 et conduisent au dépôt de sédiments fins avec un niveau supérieur plus chargé en matière organique. Les racines adventives se développent systématiquement à partir du tronc enfoui sous les sédiments fins et ont tendance à croître de préférence dans les niveaux plus riches en matière organique pour exploiter les ressources. (B et C) Excavation manuelle des racines adventives de peupliers noirs d'une dizaine d'années sur la rivière Allier. 1 : scarification ; 2 : inhibition de croissance ; 3 : enfouissement. Photos : Garófano-Gómez et Nouvet.

Fig. 7 - Model of black poplar root growth after floods.

(A) The ten steps represented here correspond to two years of growth (modified from ZhuQing, 2014). Floods occur during steps 4 and 7 and lead to fine sediment deposition with a more organic upper level. Adventitious roots systematically develop from the buried trunk and tend to grow preferentially in the organic levels to exploit resources. (B and C) Manual excavation of the adventitious roots of young black poplars on the Allier River. 1 : scarification ; 2 : growth inhibition ; 3 : burial. Photos : Garófano-Gómez and Nouvet.

recrutement et l'établissement de nouvelles plantules de peupliers et de saules dans leur partie aval, qui est protégée du courant et du transport de charge grossière. Cet effet de facilitation a lieu en particulier dans les secteurs amont de bandes actives en tresses où les très fortes contraintes mécaniques empêchent la croissance végétale. C'est ce phénomène qui conduit à la croissance des îles fluviales et leur migration progressive vers l'aval dans les cours d'eau en tresses.

2.4. La phase écologique : reproduction sexuée des peupliers et saules matures

La rétroaction positive de construction de l'habitat, de croissance de la végétation et du développement du microbiote associé conduit,

principalement au cours des dix premières années, à l'émergence d'îles fluviales, de berges et de niveaux de plaine alluviale exhaussés, stabilisés et végétalisés à partir de surfaces alluviales nues, peu cohésives et très exposées à la dynamique fluviale. Cette phase se caractérise par une réduction de l'expansion clonale des individus adultes, avec de nombreux drageons mourant sur pied avant que leur partie aérienne desséchée et cassante ne soit emportée par les crues (Corenblit et al., 2014, 2016, 2018). Le même processus de mortalité a lieu pour des individus issus de graines. Cet auto-éclaircissement ou *self-thinning* (Yoda et al., 1963), probablement lié à une compétition intra-spécifique accrue pour les ressources dans un environnement stabilisé, permet aux peupliers et saules les plus compétitifs d'atteindre une grande taille (jusqu'à 25 m de hauteur) et *in fine* leur maturité sexuelle (en moyenne en 8 ans pour

le peuplier et le saule).

C'est l'accumulation de sédiments fins et d'éléments nutritifs associés à la forte augmentation de biomasses racinaire et aérienne du peuplier et du saule, qui conduit l'unité biogéomorphologique à un stade post-pionnier où s'effectue la mise en place d'un cycle endogène (sans apport extérieur) de production et de recyclage des ressources (Fisher et al., 2007 ; Bätz et al., 2015). Ce cycle satisfait les besoins des grands arbres arrivés à maturité sexuelle et des espèces symbiotiques associées (Doty et al., 2005 ; Gryta et al., 2006 ; Harner et al., 2011). De telles entités ont été décrites comme des entités biogéomorphologiques fonctionnelles (Corenblit et al., 2007 ; Fisher et al., 2007 ; Phillips, 2016) car leurs propriétés géomorphologiques et physicochimiques sont reliées aux fonctions de survie, nutrition et reproduction des espèces ingénieurs d'écosystème. Les entités biogéomorphologiques ont atteint leur stade écosystémique de maturité en tant qu'unité fonctionnelle de l'écosystème riverain comportant de nombreuses espèces en interaction (*e.g.*, bactéries, mycorhizes, invertébrés, insectes, plantes) capables de soutenir les besoins nutritifs et la reproduction sexuée des grands arbres matures. Désormais, seules les crues exceptionnelles, l'érosion latérale des chenaux pendant des débits à pleins bords, ou les activités anthropiques sont en mesure de causer leur destruction complète (Dufour et Piégay, 2010 ; Jourdain et al., 2017 ; Martínez-Fernández et al., 2017 ; Muñoz-Mas et al., 2017). La durée de la phase écologique dépend ainsi de la fréquence et de la magnitude des crues destructrices, mais aussi du degré de mobilité latérale du ou des chenaux qui peut causer, par sapement latéral, la destruction de ces entités biogéomorphologiques (Jourdain et al., 2017). Elle dépend aussi de la succession végétale qui peut faire évoluer, après plus de 50 à 60 ans, en l'absence d'une morphodynamique destructrice, la communauté riveraine de bois tendre dominée par le peuplier et le saule vers des formations terrestres de bois durs dominées par des essences telles que l'orme ou le frêne, et finalement le chêne (Pautou et al., 1985 ; Décamps et al., 1988 ; Steiger et al., 2005 ; Garófano-Gómez et al., 2017).

3. Construction de niche

3.1. Construction de niche par les arbres riverains et régénération des bancs alluviaux

Les biologistes suggèrent que les activités de transformation de l'environnement physique par des espèces ingénieurs induisent des rétroactions pouvant être bénéfiques pour le constructeur, voire pour d'autres espèces (Matthews et al., 2014). Dans ce cas, il s'agit d'une construction de niche positive *sensu* Odling-Smee et al. (2003). La construction de niche est définie comme le processus par lequel les organismes ingénieurs d'écosystème, par leurs actions sur leur environnement, modifient les pressions des sélections sur elles-mêmes et d'autres organismes présents dans l'écosystème (fig. 8) (Laland et al., 1999, 2016 ; Matthews et al., 2014). De nombreux exemples illustrent la construction de niche dans la nature, *e.g.*, la construction de terriers, monticules et de nids par des animaux ou encore la modification des conditions physicochimiques de l'habitat et du cycle des nutriments par les microorganismes et les plantes (Odling-Smee et al., 2003). En contexte riverain, l'exemple emblématique de construction de niche est la construction de

barrages sur les cours d'eau par *Castor canadensis* et l'effet de ces barrages sur la formation de retenues d'eau pérennes (Dawkins, 1976, 1982 ; Odling-Smee et al., 2003). Lorsque les modifications de l'environnement physique sous contrôle biotique altèrent les pressions de sélection, l'évolution par construction de niche devient alors possible (Wright et al., 2006 ; Laland et al., 2016).

Les entités biogéomorphologiques îles, berges et plaines alluviales boisées sont potentiellement le résultat d'une construction de niche par les arbres riverains pionniers (Corenblit et al., 2009, 2014). Chez le peuplier et le saule, la construction de niche conduirait à une capacité accrue de la cohorte dans son ensemble à survivre et exploiter les ressources au cours de la phase biogéomorphologique dans un environnement perturbé. Dans les cours d'eau à forte énergie, les jeunes peupliers ou saules augmentent leur chance de survie et leur potentiel de croissance par le biais du processus de construction de niche positive en construisant des formes fluviales stabilisées et déconnectées des contraintes mécaniques et du transport de la charge grossière de fond, *e.g.*, sous la forme d'îles fluviales. *In fine*, la construction de niche augmenterait les chances que certains individus atteignent leur maturité sexuelle dans l'intervalle entre les crues exceptionnelles destructrices.

Un argument contredisant notre hypothèse serait que les traits fonctionnels de résistance des espèces ligneuses salicacées qui leur permettent de construire leur niche et de boucler ainsi de manière efficace leur cycle de vie biogéomorphologique (la maturité sexuelle et la reproduction) auraient dû, à terme, donner lieu à la disparition de ces espèces en créant des corridors fluviaux végétalisés stabilisés et exhausés où la création de nouveaux bancs alluviaux nus pour le renouvellement du cycle serait inhibée. Toutefois, nous argumentons que les traits biomécaniques et physiologiques sélectionnés permettent aux arbres pionniers riverains de résister à des crues fréquentes qui ont une période de retour faible à moyenne (de la crue annuelle à la crue décennale) mais pas nécessairement aux crues rares et exceptionnelles qui continuent à créer des habitats pionniers pour le renouvellement du cycle, nécessaire à la survie de l'espèce à long terme (Ward et al., 2002 ; Steiger et al., 2005).

Comme l'ont montré les paléontologues, les effets rétroactifs de biostabilisation et de bioconstruction des formes fluviales liés aux adaptations des plantes riveraines aux contraintes hydrogéomorphologiques pour les crues fréquentes ont favorisé l'apparition des styles fluviaux à méandres et à anastomoses et l'évolution des espèces d'arbres à macrospores puis à graines qui ont ensuite conquis les continents (Cotter, 1978 ; Bashforth et al., 2011 ; Davies et Gibling, 2011 ; Falcon-Lang et al., 2011 ; Gibling et Davies, 2012). Cette bifurcation évolutive majeure liée à la stabilisation d'une partie des corridors fluviaux n'a néanmoins pas entraîné la disparition des arbres riverains pionniers car les cours d'eau sont demeurés des systèmes géomorphologiques qui ont maintenu leur capacité à entretenir une dynamique érosive importante à cause des événements imprédictibles de crues fortes à extrêmes. La possibilité du renouvellement des habitats à long terme est principalement dictée par les processus physiques liés à l'érosion de l'ensemble du corridor fluvial lors des crues exceptionnelles, mais aussi à l'érosion des berges par sapement latéral lors des débits à pleins bords et des crues ordinaires, et cela indépendamment des traits biologiques et de la trajectoire évolutive des espèces salicacées riveraines.

De plus, comme démontré par les observations de terrain

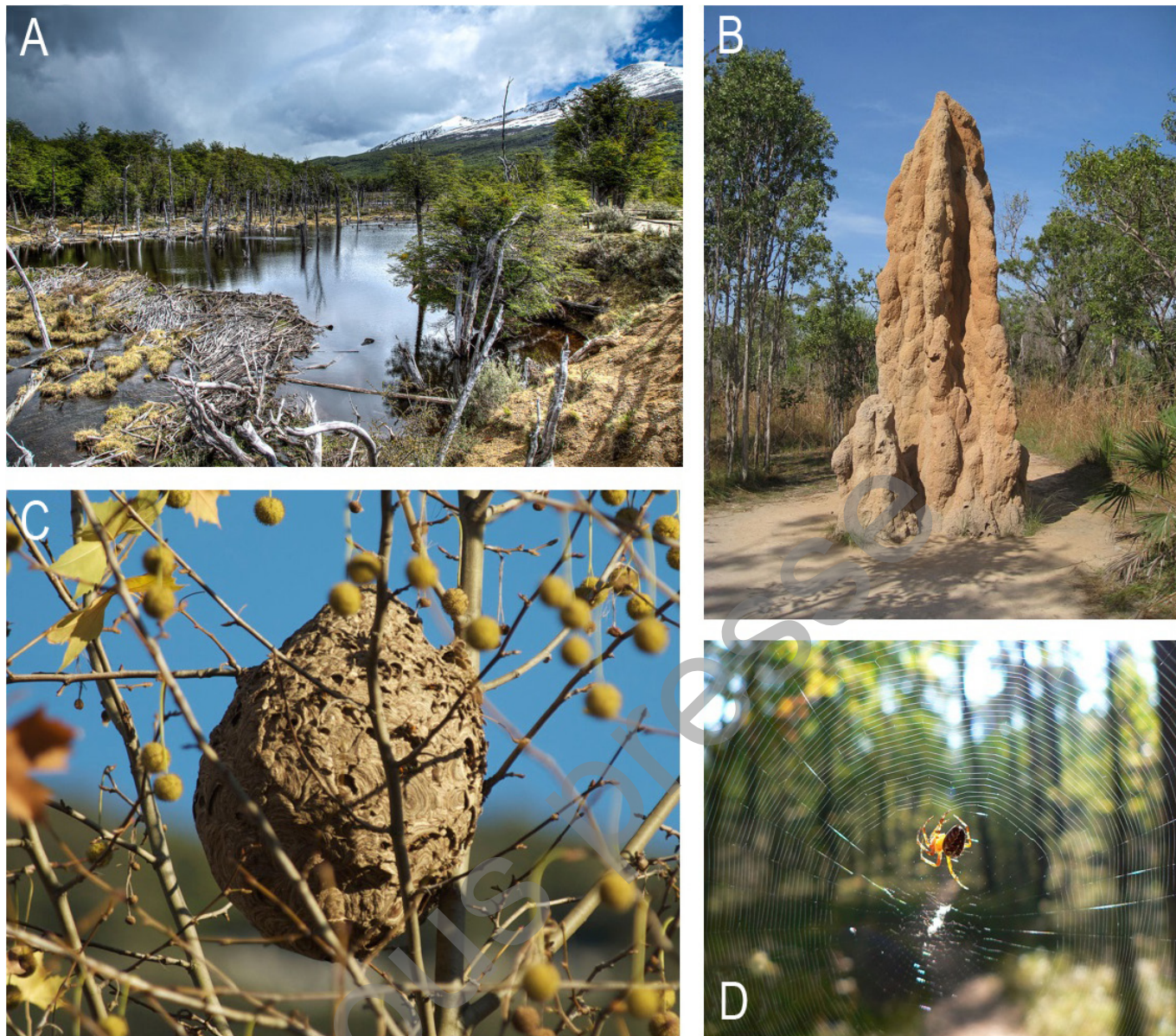


Fig. 8 - Exemple de construction de niche.

(A) barrage de castor de l'espèce *Castor Canadensis* (Tierra del Fuego National Park, Argentine). Photo : Anne Dirkse ; (B) Termitière cathédrale de l'espèce *Nasutitermes triodiae* (Litchfield National Park, Australie). Photo : J. Brew ; (C) Nid de frelon de l'espèce *Vespa velutina* (Saint-Laurent-Le-Minier, Gard, France). Photo : Fredciel ; (D) Toile d'araignée de l'espèce *Araneus diadematus*. Photo : Wojsyl ; Photos licenciées sous Creative Commons.

Fig. 8 - Example of niche construction.

(A) Beaver dam of the species *Castor Canadensis* (Tierra del Fuego National Park, Argentina). Photo: Anne Dirkse; (B) Cathedral termite mound of the species *Nasutitermes triodiae* (Litchfield National Park, Australia). Photo: J. Brew; (C) Hornet's nest of the species *Vespa velutina* (Saint-Laurent-Le-Minier, Gard, France). Photo: Fredciel; (D) Spider web of the species *Araneus diadematus*. Photo: Wojsyl; Photos are licensed under Creative Commons.

(Corenblit et al., 2007, 2016) et les études expérimentales dans des canaux hydrauliques (Tal et Paola, 2010), par son effet de construction des formes fluviales (îles et plaines alluviales), la végétation elle-même favorise l'érosion du fond du chenal et des berges en concentrant et repoussant les flux liquides et solides vers la, ou les berges opposées. Cette dynamique est d'ailleurs à l'origine de la formation des méandres mobiles qui garantissent la formation récurrente de surfaces alluviales nues prenant dans les rivières à méandres la forme de bancs de convexité (*point bars*). À partir d'un modèle numérique, Lazarus et Constantine (2013) ont montré que la résistance à l'écoulement liée à la rugosité de la végétation sur les bancs alluviaux augmente la mobilité et la sinuosité du chenal. La

modélisation numérique de la dynamique des méandres proposée par Asahi et al. (2013) a également montré que lorsqu'une végétation dense s'établit sur les bancs alluviaux, de grandes quantités de sédiments fins se déposent en raison de l'augmentation de la rugosité. Le piégeage des sédiments fins et l'effet de blindage offert par les racines augmente rapidement l'élévation, la longueur et la largeur des bancs, ce qui entraîne, sur quelques années à plusieurs décennies, la construction de la plaine alluviale et la migration latérale d'un chenal simplifié et rétréci (voir fig. 6) (Bywater-Reyes et al., 2017). Vargas-Luna et al. (2019), en utilisant un ensemble d'expériences dans des canaux hydrauliques, ont montré qu'avec une végétation dense établie sur les bancs alluviaux, l'érosion sur

la rive opposée est renforcée. Cela entraîne une augmentation de l'amplitude des méandres et une augmentation de la sédimentation sur les bancs de convexité végétalisés (Bennett et al., 2002 ; Perucca et al., 2007). Les observations empiriques de Corenblit et al. (2016) sur la Garonne convergent avec les observations numériques et expérimentales. Elles montrent que la colonisation des bancs de convexité par la forêt riveraine pionnière crée les conditions initiales de formation des méandres et d'accrétion de la plaine alluviale (fig. 6).

Seul l'immense impact anthropique actuel sur les cours d'eau à l'échelle planétaire (régulation des débits et chenalisation) semble susceptible de compromettre la reproduction des arbres riverains pionniers du fait de la perte de la dynamique hydrogéomorphologique naturelle et des possibilités de régénération des habitats pionniers. Ce phénomène, qui a été largement décrit en France (Dufour et Piégay, 2009 ; Corenblit et al., 2016) et aux Etats-Unis (Nadler et Schumm, 1981 ; Osterkamp, 1998 ; Dixon et Johnson, 1999 ; Johnson, 1994, 1998), met actuellement et plus que jamais en danger la biodiversité riveraine et ses fonctions associées (Millennium Ecosystem Assessment, 2005).

3.2. De potentielles interactions positives

Généralement, ce ne sont pas les effets d'un arbre riverain isolé qui mènent à la construction des unités biogéomorphologiques en contexte fluvial énergétique (fig. 9) (Corenblit et al., 2018 ; Hortobágyi et al., 2018). Au cours du processus de construction de niche, depuis l'établissement jusqu'à la maturité sexuelle, les jeunes arbres se protègent mutuellement contre les contraintes de cisaillement (liés à l'écoulement) et la destruction. Les plantes poussant en groupes denses sont en effet moins exposées aux forces de traînée et donc



Fig. 9 - Exemple d'un individu adulte isolé de *Salix Purpurea* L. sur un banc alluvial de la rivière Durance.

Ne bénéficiant pas d'un effet de protection par le groupe, l'architecture prostrée de cet individu isolé résulte des effets destructifs répétés des crues très puissantes sur cette rivière torrentielle. Le piégeage sédimentaire, et donc la construction de niche, demeure aussi très limité. Photo : L. Lambs.

Fig. 9 - Example of an isolated adult individual from *Salix Purpurea* L. on an alluvial bar of the Durance River.

This individual does not benefit from a protective effect provided by the group. The prostrated architecture of this isolated individual results from the repeated destructive effects of flash floods on this torrential river. Sediment trapping, and thus niche construction, also remains very limited. Photo: L. Lambs.

moins susceptibles d'être arrachées au cours des crues que les individus isolés (Edwards et al., 1999 ; Corenblit et al., 2016). En plus de l'effet de protection mécanique contre la destruction, le maintien d'une forte densité d'individus et de tiges pour un même individu (*i.e.*, reproduction végétative et formation de clones) au cours de la phase d'établissement renforce leur rôle d'ingénieur d'écosystème en améliorant le piégeage de matières minérales et organiques. Ceci est interprété comme de la facilitation (Bertness et Callaway, 1994 ; Bruno et al., 2003) car une forte densité améliore la survie et la croissance des jeunes arbres en contexte perturbé (fig. 4A-B).

Il est cependant possible que, en plus de la facilitation, des interactions intra-spécifiques positives directes, telles que la coopération et l'altruisme (Hamilton, 1963, 1964 ; Axelrod et Hamilton, 1981), entrent en action pendant le processus de construction de niche. Les individus pourraient coopérer localement (1) en réduisant la compétition vis-à-vis de leurs proches voisins si ceux-ci leur sont apparentés, et (2) activement pour acquérir des nutriments en soutenant mutuellement un microbiote reliant en réseau les plantes entre elles, avec les mycorhizes, les bactéries, le sol et les eaux souterraines. Ce réseau influencerait de manière positive sur le transfert et l'échange des nutriments au sein du peuplement et améliorerait la survie et la croissance des jeunes arbres (Harner et al., 2011 ; Holloway et al., 2017).

Au cours des phases biogéomorphologique et écologique, la probabilité des fusions ou "anastomoses racinaires" entre les arbres voisins augmente également (fig. 10) (Holloway et al., 2017). Cela pourrait représenter un avantage biomécanique et physiologique pour l'ancrage et l'acquisition et l'échange des nutriments au sein du peuplement (Fraser et al., 2006 ; Tarroux et al., 2010, 2014 ; Tarroux and DesRochers, 2011 ; Holloway et al., 2017 ; Corenblit et al., 2018). Les cohortes de peupliers et de saules restent denses sur

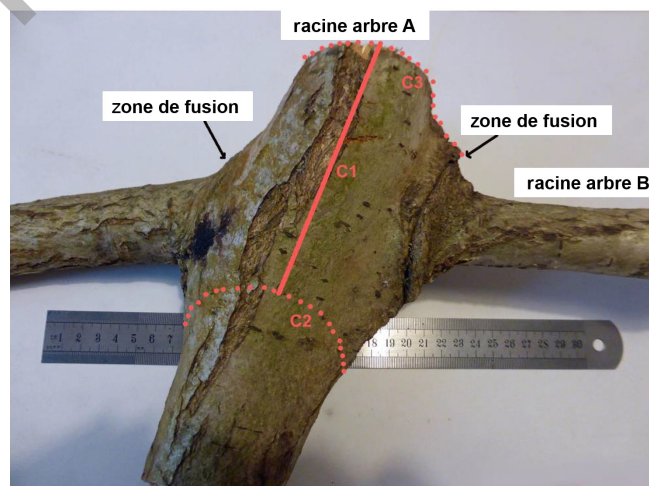


Fig. 10 - Fusion racinaire entre deux peupliers noirs sur la rivière Allier.

C1, C2 et C3 représentent les zones de découpe pour l'analyse anatomique. Modifié à partir de Corenblit et al. (2018). Photo : L. Lambs.

Fig. 10 - Root fusion between two black poplars on the Allier River.

C1, C2 and C3 represent the cutting zones for the anatomical analysis. Modified from Corenblit et al. (2018). Photo: L. Lambs.

les bancs alluviaux jusqu'à ce qu'un seuil de croissance, mais peut-être aussi de construction des formes fluviales et de déconnexion hydrosédimentaire, c'est-à-dire une diminution suffisante des contraintes liées aux écoulements et à la dynamique sédimentaire, soit atteint (fig. 4C). La compétition intra-spécifique pour les ressources devient alors prépondérante (*stress gradient hypothesis* ; Bertness et Callaway, 1994) et induit une réduction de densité dans la cohorte (*i.e.*, un auto-éclaircissement), liée à la concurrence pour l'accès aux ressources. L'auto-éclaircissement (*self-thinning*) est généralement interprété comme le processus qui réduit la densité d'individus lorsqu'ils sont trop nombreux par rapport à la quantité de ressources disponibles dans un espace limité. Une hypothèse alternative est que l'auto-éclaircissement correspond à une forme d'altruisme si les individus qui perdent leurs tiges aériennes laissent un système racinaire fonctionnel soudé à d'autres individus (fig. 3, 10) (Lev-Yadun, 2011 ; Tarroux et DesRochers, 2011). Sans forcément laisser en place le système racinaire, le simple fait de « mourir pour l'autre » lui laisse la place et le loisir de prendre tout ce dont il a besoin sans devoir partager les ressources. Cela augmente ainsi la probabilité que certains individus arrivent à maturité sexuelle dans de bonnes conditions, grâce notamment à un système fonctionnel constitué par le microbiote et les anastomoses racinaires entre les différents individus. Les individus connectés par fusion racinaire et ayant perdu leur partie aérienne ne peuvent plus produire de graines mais ils pourraient contribuer à la reproduction de leurs proches voisins. Si ces voisins sont génétiquement apparentés, des traits permettant une meilleure survie ou une meilleure reproduction des voisins, même liés à un coût élevé pour l'individu qui les porte (*e.g.*, absence de reproduction), pourraient être favorisés par sélection de parentèle.

4. Conclusion

Le concept de cycle de vie biogéomorphologique, proposé pour la première fois par les auteurs en 2014 et élargi dans cet article, a été conçu à partir d'un corpus de connaissances issues de recherches interdisciplinaires effectuées depuis une quarantaine d'années à l'interface entre la géomorphologie, l'écologie végétale et, plus récemment, l'écologie évolutive, tout en se focalisant principalement sur des espèces riveraines pionnières arborées. Ces recherches ont fait considérablement progresser nos connaissances concernant les mécanismes de rétroactions entre dynamique des arbres riverains et dynamique fluviale. La nouveauté du concept de cycle de vie biogéomorphologique repose sur la conception que le développement de la plante et les composantes physiques de son milieu puissent être inextricablement liées, depuis la graine jusqu'à la sénescence. La faculté des arbres riverains à répondre à leur environnement hydrogéomorphologique à différentes échelles temporelles leur permet de mieux résister ou se régénérer mais également d'affecter durablement cet environnement géomorphologique au cours de leur croissance d'une manière qui leur est favorable et qui leur permet *in fine* d'atteindre leur maturité sexuelle. Dans cette conception, la frontière entre l'organisme ingénieur d'écosystème et son environnement physique s'estompe, comme déjà suggéré en biologie et écologie évolutive par Dawkins (1982), Lewontin (2000), Scott Turner (2000), et Odling-Smee et al. (2003), avec respectivement les concepts de « phénotype étendu »,

« organisme étendu », « triple hélice » et « construction de niche ». La relation entre forme et fonction, qui est un principe central en biologie, prend ici une nouvelle ampleur avec les composantes géomorphologiques de l'écosystème, donc extérieures à l'enveloppe de la plante, qui façonnent et sont façonnées par les processus biologiques. Notre modèle rend le cycle de vie des espèces riveraines telles que *Populus nigra* ou *Salix alba* inextricablement lié à un cycle de construction des formes fluviales (construction des îles fluviales, berges et plaines alluviales boisées) et de transformation des conditions physicochimiques de l'habitat que les plantes elles-mêmes contrôlent. Le modèle proposé peut certainement s'appliquer à un large éventail d'espèces ligneuses riveraines de genres différents, *e.g.*, *Alnus* (Aulnes) et *Tamarix* (tamaris) dans les régions tempérées, mais également à de nombreux autres genres dans d'autres contextes bioclimatiques, *e.g.*, subpolaires et tropicaux.

Malgré les dernières avancées conceptuelles et empiriques, de nombreuses interrogations demeurent. Nous devons encore progresser dans la quantification des mécanismes qui sous-tendent le couplage réciproque entre phénomènes à échelle fine (*e.g.*, sélection et expression des traits de réponse et d'effet ; interaction de facilitation ou de coopération entre individus constituant les cohortes denses ; sélection de parentèle) et dynamique des formes fluviales. Un effort important de recherche reste à entreprendre pour intégrer de manière formelle la dimension évolutive au sein du modèle de cycle de vie biogéomorphologique. Le cadre conceptuel proposé dans cet article a pour vocation de servir de socle pour la formulation des nouvelles questions, hypothèses et pour la conception des futures expérimentations *in situ* et *ex situ* pour l'intégration de la dimension évolutive au sens biologie du terme à la dynamique fluviale. Notamment, prouver que la coopération entre jeunes peupliers en cours d'établissement sur les bancs alluviaux perturbés par la dynamique hydrosédimentaire favorise la construction de niche en l'absence de processus comportementaux au sens strict est un défi qui peut se traduire par un changement de paradigme en biogéomorphologie, c'est-à-dire dans notre perception des plantes et leurs interactions et rétroactions avec leur environnement physique.

Remerciements

Nous remercions le projet de recherche AAP-MSH « CONSILPOP » financé par la Maison des Sciences Humaines (MSH USR CNR 3550), Clermont-Ferrand, France, ainsi que l'I-Site CAP 20-25, 16-IDEX-000, programme Emergence. Nous remercions également le Ministère de l'Enseignement Supérieur, de la Recherche et de l'Innovation pour le financement de la thèse (contrat doctoral) de L. Mazal. Des supports financiers ont également été apportés par la LTSER Zone Atelier Loire - CNRS et la Fédération des Recherches en Environnement (FR 3467 UCA/CNRS/INRAE), Clermont-Ferrand. Nous remercions Bruno Corbara pour la relecture d'une version antérieure de ce manuscrit.

Annexe

Altruisme : interaction intra-spécifique dans laquelle l'aide est



coûteuse pour celui qui la prodigue et bénéfique à celui qui la reçoit.

Anastomose racinaire : fusion fonctionnelle des racines de deux plantes, en général appartenant à la même espèce. C'est un phénomène naturel encore sous-estimé qui a été observé sur les racines de nombreuses espèces d'arbres.

Carbonifère : période géologique du Paléozoïque s'étendant de 359 à 299 millions d'années (Ma). Elle a été marquée par un fort développement des fougères géantes telles les *lepidodendron* de 40 mètres de hauteur, ainsi que par l'apparition des grands arbres à graines.

Contrainte de cisaillement : contrainte appliquée de manière parallèle ou tangentielle à la surface d'un objet, par opposition aux contraintes normales qui sont appliquées de manière perpendiculaire.

Coopération : interaction directe de nature mutuellement profitable entre individus de la même espèce.

Dévonien : quatrième période du Paléozoïque qui s'étend de -416 millions d'années à -359 millions d'années. Cette période a été marquée par l'important développement des forêts alluviales comportant de grands arbres aux racines profondes (les progymnospermes).

Dragoons : nouvelle pousse se formant en surface à partir de la racine d'une plante. Cette pousse peut devenir autonome ; il s'agit d'un clone.

Facilitation : situation d'interaction où la présence d'une espèce améliore l'installation, la vie ou la survie d'autres espèces, sans que la relation de dépendance ou interdépendance soit aussi forte que dans le cas de la coopération ou de la symbiose. On dit qu'il y a « facilitation » (d'une espèce envers une autre) quand cette relation profite à au moins l'un des participants sans causer de dommage à aucun des deux.

Ingénieur d'écosystème : espèce contrôlant la structure et fonctionnement d'un écosystème via la modification des propriétés physiques de l'habitat.

Interaction intra-spécifique : interactions entre individus d'une même espèce.

Plasticité phénotypique : capacité d'un génotype à produire différents phénotypes de manière reproductible dans des environnements différents.

Microbiote : ensemble des micro-organismes (bactéries, levures, champignons, virus) vivant dans un environnement spécifique.

Phénologie : variations de phénomènes périodiques de la vie d'un organisme en fonction des saisons (p. ex. débourrage des bourgeons au printemps et perte des feuilles au début de l'hiver).

Sélection de parentèle : mécanisme évolutif par lequel un trait peut être sélectionné si il favorise non pas directement un porteur mais ses apparentés, parfois même au détriment de la survie ou de la reproduction du porteur (voir altruisme).

Silurien : période géologique qui s'étend de 444 à 416 Ma au cours de laquelle le processus de terrestrialisation prend son essor avec des végétaux trachéophytes tel *Cooksonia*. La vie sur les continents se limite alors aux zones humides en bordure des cours d'eau et des lagunes.

Traits biologiques : les « traits biologiques » d'une espèce sont des descripteurs (p. ex. physiologiques, morphologiques, biomécaniques, phénologiques, comportementaux) mesurables au niveau d'un individu. Ils renseignent sur le rôle des espèces dans les écosystèmes (traits fonctionnels) ou sur les capacités de survie ou de reproduction des individus dans un environnement (traits d'histoire de vie).

Références

- Abbe T.B., Montgomery D.R. (1996)** – Large woody debris jams, channel hydraulics and habitat formation in large rivers. *Regulated Rivers Research & Management*, 12 (2-3), 201-21.
DOI : 10.1002/(SICI)1099-1646(199603)12:2/3<201::AID-RRR390>3.0.CO;2-A
- Algeo T.J., Scheckler S.E. (1998)** – Terrestrial-marine teleconnections in the Devonian: links between the evolution of land plants, weathering processes, and marine anoxic events. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, 353 (1365), 113-130.
DOI : 10.1098/rstb.1998.0195
- Asahi K., Shimizu Y., Nelson J., Parker G. (2013)** – Numerical simulation of river meandering with self-evolving banks. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*, 118 (4), 2208-2229.
DOI : 10.1002/jgrf.20150
- Axelrod R., Hamilton W.D. (1981)** – The evolution of cooperation. *Science*, 211 (4489), 1390-1396.
DOI : 10.1126/science.7466396
- Baker W.L. (1990)** – Climatic and hydrologic effects on the regeneration of *Populus angustifolia* James along the Animas River, Colorado. *Journal of Biogeography*, 17 (1), 59-73.
DOI : 10.2307/2845188
- Balke T., Bouma T.J., Horstman E.M., Webb E.L., Erfemeijer P.L.A., Herman, P.M.J. (2011)** – Windows of opportunity: thresholds to mangrove seedling establishment on tidal flats. *Marine ecology - progress series*, 440, 1-9.
DOI : 10.3354/meps09364
- Balke T., Herman P.M.J., Bouma T.J. (2014)** – Critical transitions in disturbance-driven ecosystems: identifying windows of opportunity for recovery. *Journal of Ecology*, 102 (3), 700-708.
DOI : 10.1111/1365-2745.12241
- Bankhead N.L., Thomas R.E., Simon, A. (2017)** – A combined field, laboratory and numerical study of the forces applied to, and the potential for removal of, bar top vegetation in a braided river. *Earth Surface Processes and Landforms*, 42 (3), 439-459.

- DOI : 10.1002/esp.3997
- Bashforth A.R., Drabkova J., Oplustil S., Gibling M.R., Falcon-Lang H.J. (2011)** – Landscape gradients and patchiness in riparian vegetation on a Middle Pennsylvanian braided-river plain prone to flood disturbance (Nyrany Member, Central and Western Bohemian Basin, Czech Republic). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 163 (3-4), 153-189.
DOI : 10.1016/j.revpalbo.2010.10.001
- Bätz N., Verrecchia E.P., Lane S.N. (2015)** – The role of soil in vegetated gravelly river braid plains: more than just a passive response? *Earth Surface Processes and Landforms*, 40 (2), 143-156.
DOI : 10.1002/esp.3631
- Beauchamp V.B., Stromberg J.C., Stutz J.C. (2006)** – Arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Populus-Salix* stands in a semiarid riparian ecosystem. *New Phytologist*, 170 (2), 369-380.
DOI : 10.1111/j.1469-8137.2006.01668.x
- Beerbower J.R. (1985)** – Early development of continental ecosystems. In Tiffany B.H. (Eds.): *Geologic Factors and the Evolution of Plants*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA, 47-91.
- Belletti B., Dufour S., Piégay H. (2015)** – What is the relative effect of space and time to explain the braided river width and island patterns at a regional scale? *River Research and Applications*, 31 (1), 1-15.
DOI : 10.1002/rra.2714
- Bennett S.J., Pirim T., Barkdoll B.D. (2002)** – Using simulated emergent vegetation to alter stream direction within a straight experimental channel. *Geomorphology*, 44 (1), 115-126.
DOI : 10.1016/S0169-555X(01)00148-9
- Bertness M.D., Callaway R. (1994)** – Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 9 (5), 191-193.
DOI : 10.1016/0169-5347(94)90088-4
- Bornette G., Tabacchi E., Hupp C., Puijalon S., Rostan J.C. (2008)** – A model of plant strategies in fluvial hydrosystems. *Freshwater Biology*, 53 (8), 1692-1705.
DOI : 10.1111/j.1365-2427.2008.01994.x
- Braatne J.H., Rood S.B., Heilman P.E. (1996)** – Life-history, Ecology, and Conservation of Riparian Cottonwoods in North America. In Stettler R.F., Bradshaw H.D., Heilman P.E., Hinckley T.M. (Eds.): *Biology of Populus and its Implications for Management and Conservation*. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada, 57-86.
- Bruno J.F., Stachowicz J.J., Bertness M.D. (2003)** – Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 18 (3), 119-125.
DOI : 10.1016/S0169-5347(02)00045-9
- Bywater-Reyes S., Wilcox A.C., Diehl R.M. (2017)** – Multiscale influence of woody riparian vegetation on fluvial topography quantified with ground-based and airborne lidar. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*, 122 (6), 1218-1235.
DOI : 10.1002/2016JF004058
- Bywater-Reyes S., Wilcox A.C., Stella J.C., Lightbody A.F. (2015)** – Flow and scour constraints on uprooting of pioneer woody seedlings. *Water Resources Research*, 51 (1), 9190-9206.
DOI : 10.1002/2014WR016641
- Caponi F., Koch A., Bertoldi W., Vetsch D.F., Siviglia A. (2019)** – When does vegetation establish on gravel bars? Observations and modeling in the Alpine Rhine River. *Frontiers in Environmental Science*, 7, 124.
DOI : 10.3389/fenvs.2019.00124
- Corenblit D., Davies N.S., Steiger J., Gibling M.R., Bornette G. (2015)** – Considering river structure and stability in the light of evolution: feedbacks between riparian vegetation and hydrogeomorphology. *Earth Surface Processes and Landforms*, 40 (2), 189-207.
DOI : 10.1002/esp.3643
- Corenblit D., Steiger J., Charrier G., Darrozes J., Garófano-Gómez V., Garreau A., González E., Gurnell A.M., Hortobágyi B., Julien F., Lambs L., Larrue S., Otto T., Roussel E., Vautier F., Voltaire O. (2016)** – *Populus nigra* L. establishment and fluvial landform construction: biogeomorphic dynamics within a channelized river. *Earth Surface Processes and Landforms*, 41 (9), 1276-1292.
DOI : 10.1002/esp.3954
- Corenblit D., Steiger J., González E., Gurnell A.M., Charrier G., Darrozes J., Dousseau J., Julien F., Lambs L., Larrue S., Roussel E., Vautier F., Voltaire O. (2014)** – The biogeomorphological life cycle of poplars during the fluvial biogeomorphological succession: a special focus on *Populus nigra* L. *Earth Surface Processes and Landforms*, 39 (4), 546-563.
DOI : 10.1002/esp.3515
- Corenblit D., Steiger J., Gurnell A.M., Naiman R.J. (2009)** – Plants intertwine fluvial landform dynamics with ecological succession and natural selection: a niche construction perspective for riparian systems. *Global Ecology and Biogeography*, 18 (4), 507-520.
DOI : 10.1111/j.1466-8238.2009.00461.x
- Corenblit D., Tabacchi E., Steiger J., Gurnell A.M. (2007)** – Reciprocal interactions and adjustments between fluvial landforms and vegetation dynamics in river corridors: a review of complementary approaches. *Earth-Science Reviews*, 84 (1-2), 56-86.
DOI : 10.1016/j.earscirev.2007.05.004
- Corenblit D., Till-Bottraud I., Garófano-Gómez V., González E., Hortobágyi B., Julien F., Lambs L., Otto T., Roussel E., Steiger J., Tabacchi E. (2018)** – Niche construction within rivers: The unexplored role of intra-specific positive interaction in Salicaceae trees. *Geomorphology*, 305, 112-122.
DOI : 10.1016/j.geomorph.2017.09.016
- Cotter E. (1978)** – The Evolution of Fluvial Style, with Special Reference to the Central Appalachian Paleozoic. In Miall A.D. (Eds.). *Fluvial Sedimentology*. Canadian Society of Petroleum Geologists, Calgary, 361-383.
- Davies N.S., Gibling M.R. (2010)** – Cambrian to Devonian evolution of alluvial systems: The sedimentological impact of the earliest land plants. *Earth-Science Reviews*, 98 (3-4), 171-200.
DOI : 10.1016/j.earscirev.2009.11.002
- Davies N.S., Gibling M.R. (2011)** – Evolution of fixed-channel alluvial plains in response to Carboniferous vegetation. *Nature Geoscience*, 4, 629-633.
DOI : 10.1038/ngeo1237
- Dawkins R. (1976)** – *The Selfish Gene*. Oxford University Press, Oxford, UK, 592 p.



- Dawkins R. (1982)** – The Extended Phenotype. Freeman, Oxford, UK, 496 p.
- Décamps H., Fortuné M., Gazelle F., Pautou G. (1988)** – Historical influence of man on the riparian dynamics of a fluvial landscape. *Landscape Ecology*, 1, 163-173.
DOI : 10.1007/BF00162742
- Decombeix A.L., Meyer-Berthaud B., Galtier J. (2011)** – Transitional changes in arborescent lignophytes at the Devonian - Carboniferous boundary. *Journal of the Geological Society of London*, 168 (2), 547-557.
DOI : 10.1144/0016-76492010-074
- DiMichele W.A., Montanez I.P., Poulsen C.J., Tabor N.J. (2009)** – Climate and Vegetational regime shifts in the late Paleozoic ice age earth. *Geobiology*, 7 (2), 200-226.
DOI : 10.1111/j.1472-4669.2009.00192.x
- Dixon M.D., Johnson WC. (1999)** – Riparian vegetation along the middle Snake River, Idaho: Zonation, geographical trends, and historical changes. *Great Basin Naturalist*, 59 (1), 18-34.
- Dixon M.D., Turner M.G. (2006)** – Simulated recruitment of riparian trees and shrubs under natural and regulated flow regimes on the Wisconsin River, USA. *River Research and Applications*, 22 (10), 1057-1083.
DOI : 10.1002/rra.948
- Doty S.L., Doshier M.R., Singleton G.L., Moore A.L., van Aken B., Stettler R.F., Strand S.E., Gordon M/P. (2005)** – Identification of an endophytic Rhizobium in stems of *Populus*. *Symbiosis*, 39 (1), 27-36.
- Dufour S., Piégay H. (2009)** – From the myth of a lost paradise to targeted river restoration: forget natural references and focus on human benefits. *River Research and Applications*, 25 (5), 568-581.
DOI : 10.1002/rra.1239
- Dufour S., Piégay H. (2010)** – Channel vertical mobility, hydrogeomorphic disturbances and understory vegetation in floodplain forests of the Ain River (France). *Géomorphologie : Relief, Processus, Environnement*, 16 (4), 371-386.
DOI : 10.4000/geomorphologie.8101
- Eckenwalder J.E. (1996)** – Systematics and Evolution of *Populus*. In Stettler R.F., Bradshaw H.D., Heilman P.E., Hinckley T.M. (Eds.). *Biology of Populus and its Implications for Management and Conservation*. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada, 7-32.
- Edwards P.J., Kollmann J., Gurnell A.M., Petts G.E., Tockner K., Ward J.V. (1999)** – A conceptual model of vegetation dynamics on gravel bars of a large Alpine river. *Wetlands Ecology and Management*, 7, 141-153.
DOI : 10.1023/A:1008411311774
- Falcon-Lang H.J., Bashforth A.R. (2005)** – Morphology, anatomy, and upland ecology of large cordaitalean trees from the Middle Pennsylvanian of Newfoundland. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 135 (3-4), 223-243.
DOI: 10.1016/j.revpalbo.2005.04.001
- Falcon-Lang H.J., Jud N.A., Nelson W.J., DiMichele W.A., Chaney D.S., Lucas S.G. (2011)** – Pennsylvanian coniferopsid forests in sabkha facies reveal the nature of seasonal tropical biome. *Geology*, 39 (4), 371-374.
DOI : 10.1130/G31764.1
- Fetherston K.L., Naiman R.J., Bilby R.E. (1995)** – Large woody debris, physical process, and riparian forest development in montane river networks of the Pacific Northwest. *Geomorphology*, 13 (1-4), 133-144.
DOI : 10.1016/0169-555X(95)00033-2
- Fisher S.G., Heffernan J.B., Sponseller R.A., Welter J.R. (2007)** – Functional ecomorphology: Feedbacks between form and function in fluvial landscape ecosystems. *Geomorphology*, 89 (1-2), 84-96.
DOI : 10.1016/j.geomorph.2006.07.013
- Foussadier R. (2003)** – Les systèmes racinaires des arbres de la ripisylve : effets des contraintes physiques et exemples. In Piégay H., Pautou G., Ruffinoni C. (Eds.) : *Les Forêts Riveraines des Cours d'Eau, Écologie, Fonctions et Gestion*. Institut pour le Développement Forestier, Paris, 124-133.
- Fraser E.C., Lieffers V.J., Landhäuser S.M. (2006)** – Carbohydrate transfer through root grafts to support shaded trees. *Tree Physiology*, 26 (8), 1019-1023.
DOI : 10.1093/treephys/26.8.1019
- Garófano-Gómez V., Metz M., Egger G., Díaz-Redondod M., Hortobágyi B., Geerling G., Corenblit D., Steiger J. (2017)** – Vegetation succession processes and fluvial dynamics of a mobile temperate riparian ecosystem: the lower Allier River (France). *Géomorphologie : Relief, Processus, Environnement*, 23 (3), 187-202.
DOI : 10.4000/geomorphologie.11805
- Gibling M.R., Davies NS. (2012)** – Palaeozoic landscapes shaped by plant evolution. *Nature Geoscience*, 5, 99-105.
DOI : 10.1038/ngeo1376
- Gregory K.J. (2006)** – The human role in changing river channels. *Geomorphology*, 79 (3), 172-191.
DOI : 10.1016/j.geomorph.2006.06.018
- Gryta H., Carrionde F., Charcosset J.Y., Jargeat P., Gardes M. (2006)** – Population dynamics of the ectomycorrhizal fungal species *Tricholoma populinum* and *Tricholoma scalpturatum* associated with black poplar under differing environmental conditions. *Environmental Microbiology*, 8 (5), 773-786.
DOI : 10.1111/j.1462-2920.2005.00957.x
- Guilloy H., Muller E., Barsoum N., Hughes F.M.R. (2002)** – Regeneration of *Populus nigra* L. (Salicaceae), seed dispersal, germination and survival in changing hydrological conditions. *Wetlands*, 22, 478-488.
DOI : 10.1672/0277-5212(2002)022[0478:DGASOP]2.0.CO;2
- Gurnell A.M. (2014)** – Plants as river system engineers. *Earth Surface Processes and Landforms*, 39 (1), 4-25.
DOI : 10.1002/esp.3397
- Gurnell A.M., Petts G.E. (2006)** – Trees as riparian engineers: the Tagliamento River, Italy. *Earth Surface Processes and Landforms*, 31 (12), 1558-1574.
DOI : 10.1002/esp.1342
- Gurnell A.M., Petts G.E., Hannah D.H., Smith B.P.G., Edwards P.J., Kollmann J., Ward J.V., Tockner K. (2001)** – Riparian vegetation and island formation along the gravel-bed Fiume Tagliamento, Italy. *Earth Surface Processes and Landforms*, 26 (1), 31-62.
DOI : 10.1002/1096-9837(200101)26:1<31::AID-ESP155>3.0.CO;2-Y
- Gurnell A.M., Tockner K., Petts G.E., Edwards P.J. (2005)** – Effects

- of deposited wood on biocomplexity of river corridors. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3 (7), 377-382.
DOI : 10.1890/1540-9295(2005)003[0377:EODWOB]2.0.CO;2
- Hamilton W.D. (1963)** – The evolution of altruistic behaviour. *The American Naturalist*, 97 (896), 354-356.
DOI : 10.1086/497114
- Hamilton W.D. (1964)** – The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 7 (1), 1-16.
DOI : 10.1016/0022-5193(64)90038-4
- Harner M.J., Opitz N., Geluso K., Tockner K., Rillig M.C. (2011)** – Arbuscular mycorrhizal fungi on developing islands within a dynamic river floodplain: an investigation across successional gradients and soil depth. *Aquatic Sciences*, 73 (1), 35-42.
DOI : 10.1007/s00027-010-0157-4
- Holloway J.V., Rillig M.C., Gurnell A.M. (2017)** – Underground riparian wood: buried stem and coarse root structures of black poplar (*Populus nigra* L.). *Geomorphology*, 279, 188-198.
DOI : 10.1016/j.geomorph.2016.08.002
- Hortobágyi B., Corenblit D., Steiger J., Peiry J.L. (2018)** – Niche construction within riparian corridors. Part I: Exploring biogeomorphic feedback windows of three pioneer riparian species, Allier River, France. *Geomorphology*, 305, 94-111.
DOI : 10.1016/j.geomorph.2017.08.048
- Hortobágyi B., Corenblit D., ZhuQing D., Lambs L., Steiger J. (2017)** – Above- and belowground response of *Populus nigra* L. to mechanical stress within the Allier River, France. *Géomorphologie : Relief, Processus, Environnement*, 23 (3), 219-231.
DOI : 10.4000/geomorphologie.11748
- Hupp C.R., Morris E.E. (1990)** – A dendrogeomorphic approach to measurement of sedimentation in a forested wetland, Black Swamp, Arkansas. *Wetlands*, 10 (1), 107-124.
DOI : 10.1007/BF03160827
- Johnson W.C. (1994)** – Woodland expansion in the Platte River, Nebraska - patterns and causes. *Ecological Monographs*, 64 (1), 45-84.
DOI : 10.2307/2937055
- Johnson W.C. (1998)** -Adjustment of riparian vegetation to river regulation in the great plains, USA. *Wetlands*, 18 (4), 608-618.
DOI : 10.1007/BF03161676
- Johnson W.C. (2000)** – Tree recruitment and survival in rivers: influence of hydrological processes. *Hydrological Processes*, 14 (16-17), 3051-3074.
DOI : 10.1002/1099-1085(200011/12)14 :16/17<3051 : :AID-HYP134>3.0.CO ;2-1
- Jourdain C., Belleudy P., Tal M., Malavoi J.-R. (2017)** – Le rôle de l'hydrologie sur la destruction de la végétation dans le lit d'une rivière à galets aménagée : l'Isère en Combe de Savoie. *Géomorphologie : Relief, Processus, Environnement*, 23 (3), 203-217.
DOI : 10.1007/s13157-018-1121-7
- Karrenberg S., Edwards P.J., Kollmann J. (2002)** – The life-history of Salicaceae living in the active zone of floodplains. *Freshwater Biology*, 47 (4), 733-748.
DOI : 10.1046/j.1365-2427.2002.00894.x
- Kollmann J., Vieli M., Edwards P.J., Tockner K., Ward J.V. (1999)** – Interactions between vegetation development and island formation in the Alpine river Tagliamento. *Applied Vegetation Science*, 2 (1), 25-36.
DOI : 10.2307/1478878
- Kui L., Stella J.C. (2016)** – Fluvial sediment burial increases mortality of riparian tree seedlings but induces compensatory growth response in survivors. *Forest Ecology and Management*, 366, 32-40.
DOI : 10.1016/j.foreco.2016.02.001
- Laland K.N., Matthews B., Feldman M.W. (2016)** - An introduction to niche construction theory. *Evolutionary Ecology*, 30 (2), 191-202.
DOI : 10.1007/s10682-016-9821-z
- Laland K.N., Odling-Smee F.J., Feldman M.W. (1999)** - Evolutionary consequences of niche construction and their implications for ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96 (18), 10242-7.
DOI : 10.1073/pnas.96.18.10242
- Lazarus E.D., Constantine J.A. (2013)** – Generic theory for channel sinuosity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110 (21), 8447-8452.
DOI : 10.1073/pnas.1214074110
- Legionnet A., Faivre-Rampant P., Villar M., Lefèvre F. (1997)** – Sexual and asexual reproduction in natural stands of *Populus nigra*. *Botanica Acta*, 110 (3), 257-263.
DOI : 10.1111/j.1438-8677.1997.tb00638.x
- Lev Yadun S. (2011)** – Why should trees have natural root grafts? *Tree Physiology*, 31 (6), 575-578.
DOI : 10.1093/treephys/tpr061
- Lewontin R.C. (2000)** – The Triple Helix. Gene, Organism and Environment. Harvard University Press, Cambridge, USA, 144 p.
- Lytle D.A., Poff N.L. (2004)** – Adaptation to natural flow regimes. *Trends in Ecology & Evolution*, 19 (2), 94-100.
DOI : 10.1016/j.tree.2003.10.002
- Mahoney J.M., Rood S.B. (1998)** – Streamflow requirements for cottonwood seedling recruitment - an integrative model. *Wetlands*, 18 (4), 634-645.
DOI : 10.1007/BF03161678
- Martínez-Fernández V., González del Tánago M., Maroto J., García de Jalón D. (2017)** – Fluvial corridor changes over time in regulated and non-regulated rivers (Upper Esla River, NW Spain). *River Research and Applications*, 33 (2), 214-223.
DOI : 10.1002/rra.3032
- Matthews B., De Meester L., Jones C.G., Ibelings B.W., Bouma T.J., Nuutinen V., van de Koppel J., Odling-Smee J. (2014)** – Under niche construction: an operational bridge between ecology, evolution, and ecosystem science. *Ecological Monographs*, 84 (2), 245-263.
DOI : 10.1890/13-0953.1
- Meyer-Berthaud B., Scheckler S.E., Wendt J. (1999)** – Archaeopteris is the earliest known modern tree. *Nature*, 398 (6729), 700-701.
DOI : 10.1038/19516
- Millennium Ecosystem Assessment (2005)** - Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis. In. World Resources Institute, Washington, DC, USA.
- Moulija B., Coutand C., Julien J.-L. (2015)** – Mechanosensitive control of plant growth: bearing the load, sensing, transducing, and responding. *Frontiers in Plant Science*, 6, 1-20.



- DOI : 10.3389/fpls.2015.00052
- Muñoz-Mas R., Garófano-Gómez V., Andrés-Doménech I., Corenblit D., Egger G., Francés F., Ferreira M.T., García-Arias A., Politti E., Rivaes R., Rodríguez-González P.M., Steiger J., Vallés-Morán F.J., Martínez-Capel F. (2017)** – Exploring the key drivers of riparian woodland successional pathways across three European river reaches. *Ecohydrology*, 10 (8), e1888.
DOI : 10.1002/eco.1888
- Nadler C.T., Schumm S.A. (1981)** - Metamorphosis of South Platte and Arkansas rivers, eastern Colorado. *Physical Geography*, 2 (2), 95-115.
DOI : 10.1080/02723646.1981.10642207
- Nanson G.C., Beach H.F. (1977)** – Forest succession and sedimentation on a meandering river floodplain, northeastern British Columbia, Canada. *Journal of Biogeography*, 4 (3), 229-251.
DOI : 10.2307/3038059
- Odling-Smee F.J., Laland K.N., Feldman M.W. (2003)** – Niche Construction: the Neglected Process in Evolution. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA, 488 p.
- Osterkamp W.R. (1998)** – Processes of fluvial island formation, with examples from Plum Creek, Colorado and Snake River, Idaho. *Wetlands*, 18 (4), 530-545.
DOI : 10.1007/BF03161670
- Pautou G., Décamps H., Amoros C., Bravard J.P. (1985)** – Successions végétales dans les couloirs fluviaux. L'exemple de la plaine alluviale du Haut-Rhône français. *Bulletin d'Écologie*, 16 (3), 203-212.
- Perucca E., Camporeale C., Ridolfi L. (2007)** – Significance of the riparian vegetation dynamics on meandering river morphodynamics. *Water Resources Research*, 43 (3), W03430.
DOI : 10.1029/2006WR005234
- Pettit N.E., Naiman R.J. (2005)** – Flood deposited wood debris and its contribution to heterogeneity and regeneration in a semi-arid riparian landscape. *Oecologia*, 145 (3), 434-44.
DOI : 10.1007/s00442-005-0143-z
- Petts G.E., Möller H., Roux, A.L. (Eds) (1989)** – Historical Change of Large Alluvial Rivers: Western Europe. J. Wiley & Sons, Chichester, 355 p.
- Phillips J.D. (2016)** – Landforms as extended composite phenotypes. *Earth Surface Processes and Landforms*, 41 (1), 16-26.
DOI : 10.1002/esp.3764
- Piégay H., Marston R. (1998)** – Distribution of coarse woody debris along the concave bank of a meandering river (the Ain river, France). *Physical Geography*, 19 (4), 318-340.
DOI : 10.1080/02723646.1998.10642654
- Piégay H., Thevenet A., Citterio A. (1999)** – Input, storage and distribution of large woody debris along a mountain river continuum, the Drôme River, France. *Catena*, 35 (1), 19-39.
DOI : 10.1016/S0341-8162(98)00120-9
- Puijalon S., Bouma T.J., Douady C.J., Groenendaal J.V., Anten N.P.R., Martel E., Bornette G. (2011)** – Plant resistance to mechanical stress: evidence of an avoidance–tolerance trade-off. *New Phytologist*, 191 (4), 1141-1149.
DOI : 10.1111/j.1469-8137.2011.03763.x
- Rodrigues S., Bréhéret J.-G., Macaire J.-J., Greulich S., Villar M. (2007)** – In-channel woody vegetation controls on sedimentary processes and the sedimentary record within alluvial environments: a modern example of an anabranch of the River Loire, France. *Sedimentology*, 54 (1), 223-242.
DOI : 10.1111/j.1365-3091.2006.00832.x
- Scott M.L., Auble G.T., Friedman J.M. (1997)** – Flood dependency of cottonwood establishment along the Missouri River, Montana, USA. *Ecological Applications*, 7 (2), 677-690.
DOI : 10.1890/1051-0761(1997)007[0677:FDOCEA]2.0.CO;2
- Scott M.L., Friedman J.M., Auble G.T. (1996)** – Fluvial process and the establishment of bottomland trees. *Geomorphology*, 14 (4), 327-339.
DOI : 10.1016/0169-555X(95)00046-8
- Scott M.L., Shafroth P.B., Auble G.T. (1999)** – Responses of riparian cottonwoods to alluvial water table declines. *Environmental Management*, 23 (3), 347-358.
DOI : 10.1007/s002679900191
- Scott Turner J. (2000)** - The Extended Organism: The Physiology of Animal-Built Structures. Harvard University Press, 256 p.
- Shafroth P.B., Auble G.T., Scott M.L. (1995)** – Germination and establishment of native plains cottonwood (*Populus deltoides* subsp. *monilifera*) and the exotic Russian olive (*Elaeagnus angustifolia*). *Conservation Biology*, 9 (5), 1169-1175.
DOI : 10.1046/j.1523-1739.1995.9051159.x-i1
- Steiger J., Gurnell, A.M. (2003)** – Spatial hydrogeomorphological influences on sediment and nutrient deposition in riparian zones: Observations from the Garonne River, France. *Geomorphology*, 49 (1-2), 1-23.
DOI : 10.1016/S0169-555X(02)00144-7
- Steiger J., Tabacchi E., Dufour S., Corenblit D., Peiry, J.L. (2005)** – Hydrogeomorphic processes affecting riparian habitat within alluvial channel-floodplain river systems: a review for the temperate zone. *River Research and Applications*, 21 (7), 719-737.
DOI : 10.1002/rra.879
- Stella J.C., Battles J.J., Orr B.K., McBride J.R. (2006)** – Synchrony of seed dispersal, hydrology and local climate in a semi-arid river reach in California. *Ecosystems*, 9 (7), 1200-1214.
DOI : 10.1007/s10021-005-0138-y
- Tal M., Paola C. (2010)** – Effects of vegetation on channel morphodynamics: results and insights from laboratory experiments. *Earth Surface Processes and Landforms*, 35 (9), 1014-1028.
DOI : 10.1002/esp.1908
- Tarroux E., DesRochers A. (2011)** – Effect of natural root grafting on growth response of jack pine (*Pinus banksiana*; Pinaceae). *American Journal of Botany*, 98 (6), 967-974.
DOI : 10.3732/ajb.1000261
- Tarroux E., DesRochers A., Krause C. (2010)** – Effect of natural root grafting on growth response of jack pine (*Pinus banksiana*) after commercial thinning. *Forest Ecology and Management*, 260 (4), 526-535.
DOI : 10.1016/j.foreco.2010.05.008
- Tarroux E., DesRochers A., Tremblay F. (2014)** – Molecular analysis of natural root grafting in jack pine (*Pinus banksiana*) trees: how does genetic proximity influence anastomosis occurrence? *Tree Genetics & Genomes*, 10 (3), 667-677.
DOI : 10.1007/s11295-014-0712-6
- Vargas-Luna A., Duró G., Crosato A., Uijttewaal W. (2019)**

- Morphological adaptation of river channels to vegetation establishment: A laboratory study. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*, 124 (7), 1981-1995.
DOI : 10.1029/2018JF004878
- Ward J.V., Tockner K., Arscott D.B., Claret C. (2002)** - Riverine landscape diversity. *Freshwater Biology*, 47 (4), 517-539.
DOI : 10.1046/j.1365-2427.2002.00893.x
- Wintenberger C.L., Rodrigues S., Breheret J.G., Villar M. (2015)** – Fluvial islands: First stage of development from nonmigrating (forced) bars and woody-vegetation interactions. *Geomorphology*, 246, 305-320.
DOI : 10.1016/j.geomorph.2015.06.026
- Wintenberger C.L., Rodrigues S., Jugé P., Villar M. (2017)** – Survie des semis de ligneux pionniers dans les lits fluviaux : approche in et ex-situ des facteurs de contrôle abiotiques et biologiques des espèces *Populus nigra* et *Salix alba*. *Géomorphologie: Relief, Processus, Environnement*, 23 (3), 233-252.
DOI : 10.4000/geomorphologie.11789
- Wright J.P., Jones C.G., Boeken B., Shachak M. (2006)** - Predictability of ecosystem engineering effects on species richness across environmental variability and spatial scales. *Journal of Ecology*, 94 (4), 815-824.
DOI : 10.1111/j.1365-2745.2006.01132.x
- Yoda K., Kira T., Ogawa H., Hozumi H. (1963)** – Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Journal of Biology*, Osaka City University, 14, 107-129.
- ZhuQing D. (2014)** – Réponse du Système Racinaire de *Populus nigra* L. aux Contraintes Hydrogéomorphologiques sur les Bancs Alluviaux de l'Allier. Mémoire de Master 2 Géoenvironnement, Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, 57 pp.
- Zong L., Nepf H. (2010)** – Flow and deposition in and around a finite patch of vegetation, *Geomorphology*, 116 (3), 363-372.
DOI : 10.1016/j.geomorph.2009.11.020

Abridged english version

We present an updated overview of the art and discussion on complex biotic-abiotic feedbacks occurring within vegetated river corridors, with a main focus on the link between fluvial biogeomorphology and evolutionary ecology. Within rivers, riparian plants such as poplars or willows respond to the flood regime, but they also control hydrogeomorphological processes and fluvial landform dynamics over geological (millions of years) and ecological (one single flood event to several decades) timescales. The evolution of resistance and resilience traits of riparian plants related to fluvial environmental constraints led to drastic changes in river morphodynamics and styles over the entire Earth surface throughout the Palaeozoic era, in particular between the beginning of the Devonian (416-359 Ma) and the end of the Carboniferous (299 Ma) (Gibling and Davies, 2012). During this geological period, complex biotic-abiotic feedbacks occurred between riparian floods and morphodynamics. On the one hand, riparian plants developed adaptations to floods (i.e., to submersions, shear stress, sediment transport and erosion) and low water stages. On the other hand, the fluvial environment was transformed under plant control in relation with sediment stabilisation by roots and trapping by aerial structures, which led to the development of meandering

and anastomosing rivers (Gibling and Davies, 2012; Corenblit et al., 2015). Long term feedback dynamics between vegetation dynamics and fluvial geomorphology resulted in a tight coupling between plants and geomorphology at the ecological timescale. It implies that the evolution of plant traits, allowing them to survive, grow and reproduce in disturbed fluvial environments, are not only dependent on the hydrogeomorphological constraints such as described by Bornette et al. (2008), but also on hydrogeomorphological changes induced by the plants themselves on the geomorphological environment during their development. It is now recognized that feedbacks between riparian trees and hydrogeomorphological processes which occur during their life cycle lead to the emergence of biogeomorphological entities such as vegetated islands, river banks and floodplains. We show that the life cycle of poplars and willows in high energy river reaches can take place in parallel with a sequence of changes of the physical and chemical components of the environment, for the benefit of riparian trees, and that trees and their environment influence each other in a four-phase sequence as described by Corenblit et al. (2007). The tight bi-directional coupling between the biological and geomorphological components of the riparian ecosystem during the four phases was described by Corenblit et al. (2014) as a “biogeomorphological life cycle” where the biological development of the plants requires biotically driven geomorphological changes. Based on our empirical observations and recent findings in geomorphology, plant ecology and evolutionary ecology, we describe the four steps of co-adjustment between riparian trees and fluvial landforms: (i) the geomorphological phase dominated by hydrogeomorphological processes and related to the dispersal of seeds and the recruitment of seedlings on bare alluvial surfaces; (ii) the pioneer phase related to the establishment of young poplar and willow individuals on the exposed bare alluvial surfaces. This phase is characterized by a strong unidirectional control of hydrogeomorphological components on plant dynamics; (iii) the biogeomorphological phase related to the construction of habitat and fluvial landforms by pioneer trees that were successfully established. It is during the biogeomorphological phase that the feedback dynamics between biological and geomorphological components occur (Corenblit et al., 2007; Hortobágyi et al., 2018). This can result in a more or less rapid development of pioneer fluvial islands (Gurnell et al., 2001) and new floodplain surfaces colonized by poplar and willow cohorts (Gurnell et al., 2001, 2014; Corenblit et al., 2016). The biogeomorphological phase can also often be initiated on alluvial surfaces of high energy braided rivers by dead and living woody debris; (iv) the ecological phase that is reached on biotically constructed fluvial islands and floodplains when poplars and willows reach sexual maturity. At this fourth stage, the biogeomorphological entities have reached their stage of exosystemic maturity as functional units with many interacting species (e.g., bacteria, mycorrhiza, insects, invertebrates, plants) capable of supporting the nutritional requirements and sexual reproduction of the large mature trees. Only exceptional floods and lateral erosion of the banks or anthropogenic activities are capable to cause the complete destruction of such stabilized and resistant biogeomorphological entities (Jourdain et al., 2017; Martínez-Fernández et al., 2017; Muñoz-Mas et al., 2017). We suggest that the vegetated islands, banks and floodplains are potentially the result of a positive niche construction (Odling-Smee et al., 2003) by pioneer engineer trees. Niche construction is defined as the process by which ecosystem engineer species, by their actions



on their environment, change the selection pressures for themselves and other organisms present in the ecosystem. Niche construction in high energy river reaches would lead to an increased ability of the poplar and willow cohorts to survive and exploit resources during the biogeomorphological phase in an unstable and disturbed environment and would enhance the ability of certain trees to reach sexual maturity. We also point out that riparian trees which grow in dense stands enhance their capacity to protect each other from mechanical constraints related to water flow and sediment transport, to trap fine sediment, organic matter and nutrients and thus to survive, exploit resources, and reach sexual maturity between exceptional, high magnitude floods, i.e., facilitate each other. We suggest that direct positive interactions (cooperation and altruism) between plants could additionally enhance the process of niche construction.

Sous presse