



HAL
open science

Interactions intraspécifiques chez *Populus nigra* L. en contexte riverain : rôle de la sélection de parentèle au stade pionnier

Lucas Mazal

► To cite this version:

Lucas Mazal. Interactions intraspécifiques chez *Populus nigra* L. en contexte riverain : rôle de la sélection de parentèle au stade pionnier. Géographie. Université Clermont Auvergne, 2021. Français. ⟨NNT : 2021UC-FAL016⟩. ⟨tel-03616693⟩

HAL Id: tel-03616693

<https://theses.hal.science/tel-03616693v1>

Submitted on 22 Mar 2022

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.



HAL Authorization



Laboratoire de
géographie physique
et environnementale



THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ CLERMONT AUVERGNE

Présenté par

Lucas Mazal

Thèse dirigée par **Irène Till-Bottraud**, CNRS GEOLAB, et codirigée par **Dov Corenblit**, UCA, et **Boris Fumanal**, UCA

Préparé au sein du laboratoire **GEOLAB** (UMR 6042 CNRS/UCA/UL) dans l'**École Doctorale Lettres Sciences Humaines et Sociales**



Interactions intraspécifiques chez *Populus nigra* L. en contexte riverain : rôle de la sélection de parentèle au stade pionnier

Thèse soutenue publiquement le 02 décembre 2021, devant le jury composé de :

Madame Sara PUIJALON

Directrice de recherche, LEHNA, CNRS (Lyon), Rapportrice

Monsieur Fabrice ROUX

Directeur de recherche, LIPM, CNRS (Toulouse), Rapporteur

Madame Jacqui SHYKOFF

Directrice de recherche, ESE, CNRS (Orsay), Présidente du jury

Monsieur Boris FUMANAL

Maître de Conférences, PIAF, INRAE, UCA (Clermont-Ferrand), Co-encadrant de thèse

Monsieur Dov CORENBLIT

Maître de Conférences HDR, GEOLAB UCA (Clermont-Ferrand), Co-directeur de thèse

Irène TILL-BOTTRAUD

Directrice de recherche, GEOLAB, CNRS (Clermont-Ferrand), Directrice de thèse

Table des matières

Résumé	6
Abstract.....	7
Valorisations des travaux de thèse.....	9
Articles publiés.....	9
Articles soumis et en préparation	9
Communications dans des colloques	10
Poster	10
Communications orales	10
Communications à venir	10
Chapitre I : Introduction générale.....	11
1.1. La sélection de parentèle	14
1.2. Reconnaissance de parentèle : un prérequis à sélection de parentèle	16
2. Interactions organismes-environnement : quand les organismes ne sont plus passifs	22
2.1. La construction de niche.....	24
2.2. Un exemple de dynamique éco-évolutive : la construction de niche par les espèces végétales riveraines.....	25
3. Modèle d'étude : le Peuplier noir	30
3.1. Biologie du Peuplier noir.....	30
3.2. Le peuplier noir comme modèle d'étude des interactions entre individus apparentés.....	34
4. Problématique et organisation de la thèse	35
4.1. Axe 1 : Analyse de la structure génétique spatiale	38
4.3. Synthèse générale et perspectives	39

Chapitre II : Étude de la structure génétique spatiale du Peuplier noir en populations naturelles.....	40
1. Contexte	40
2. La SGS dans différents stades de vie du Peuplier noir : articles 1 et 2.....	41
2.1. Objectifs.....	41
2.2. Site d'étude	42
2.3. Stratégie d'échantillonnage.....	43
3. Résultats et discussion des études sur la SGS en populations naturelles	44
4. Article 1: Fine-scale spatial genetic structure and intra-specific interactions of <i>Populus nigra</i> within a natural river corridor along the lower Allier River (France).....	47
5. Perspectives sur l'étude de la SGS	82
5.1. Limites dans les études de SGS en populations naturelles	82
5.2. Étudier la sélection de parentèle chez les espèces longévives en populations naturelles grâce à des suivis de cohortes.....	82
Chapitre III : Construction de niche et sélection de parentèle chez le Peuplier noir en conditions naturelles.....	84
1. Contexte	84
2. Objectifs	85
3. Matériels et méthodes	86
3.1. Site d'étude	86
3.2. Description du plan expérimental	86
4. Retour d'expérience et perspectives	91
Chapitre IV : Étude en conditions contrôlées de la reconnaissance de parentèle chez le Peuplier noir.....	95
1. Croissance et absorption d'azote en fonction de l'apparentement	95
1.1. Objectifs des expérimentations en conditions contrôlées.....	98
1.2. Matériels et méthodes.....	99

1.3.	Résultats et discussion	102
2.	Article 3 (en preparation): Kin recognition in plants: a plea to consider competitive ability.	106
3.	Transfert de nutriments (azote) entre Peupliers noirs selon leur apparentement .	133
3.1.	Objectif	133
3.2.	Matériels et méthodes.....	135
4.	Evaluation de la reconnaissance de parentèle chez le Peuplier noir d’après l’observation de la croissance racinaire en rhizotron	138
4.1.	Objectif	139
4.2.	Matériels et méthodes.....	139
4.3.	Résultats et discussion.....	141
5.	Conclusion générale de l’étude de la reconnaissance de parentèle en conditions contrôlées chez le Peuplier noir	142
	Chapitre V Discussion générale.....	145
1.	Synthèse des résultats obtenus sur la reconnaissance de parentèle chez le Peuplier noir	145
2.	Apports des travaux de cette thèse sur l’étude de la reconnaissance et de la sélection de parentèle chez les plantes	146
2.1.	Importance de la prise en compte de la variabilité intraspécifique dans les études sur la reconnaissance et la sélection de parentèle.....	147
2.2.	Influence des conditions environnementales sur les interactions entre individus	148
2.3.	Espèces à longue durée de vie, un modèle pour étudier le lien entre SGS et interactions intraspécifiques	152
3.	Conclusion générale et perspectives	155
3.1.	Perspectives méthodologiques.....	156
	Bibliographie	159
	Annexes	172

Annexe 1 : Article d'opinion en réponse à la revue de Anten & Chen (2021) soumise à <i>Plant Cell and Environment</i> (octobre 2021).	172
Annexe 2 : Article Relier la biogéomorphologie fluviale à l'écologie évolutive : un focus sur les arbres riverains pionniers.....	191
Annexe 3 : Rhizotrons en place (penché à 45°) pour l'expérimentation.....	210
Annexe 4 : Vue aérienne centrée sur le banc 12 au sein de la RNNVA. Ce banc était le plus grands des 3 utilisées dans l'expérimentation mise en place dans l'Allier. 6 parcelles ont été implantés sur ce banc. C'est également sur ce banc que nous avons réalisé une partie des échantillonnage pour les études de la SGS	211
Annexe 5 : Fagot de boutures prêtes à être implantés dans leur emplacement définitif dans les parcelles.	212
Annexe 6 : Un des rares groupes d'individus de l'expérimentation dans l'Allier, qui a survécu à la sécheresse sur le banc 12. La granulométrie du substrat (très fin) à très certainement aidé les individus lors de la sécheresse en retenant mieux l'humidité que les substrats plus grossiers dans les autres parcelles.....	213

Résumé

Le Peuplier noir (*Populus nigra*) est une espèce pionnière des cours d'Europe qui colonise les bancs alluviaux en très forte densité d'individus. Dans ces conditions, l'interaction principale entre les jeunes individus devrait être a priori la compétition. Pourtant, on constate que les Peupliers noirs, en modifiant leur environnement en forte densité par un processus de construction de niche, bénéficient d'une meilleure survie grâce à la réduction des contraintes mécaniques (crues) et hydriques (sécheresse). Cette situation où les individus survivent mieux en forte densité reflète de la facilitation. La facilitation entre jeunes Peupliers noirs est déjà documentée, cependant, la nature des interactions entre les jeunes individus reste inconnue. Le cadre conceptuel de la reconnaissance et de la sélection de parentèle permettent d'envisager des interactions positives entre individus telles que la coopération. Les interactions positives seraient spécifiquement avantageuses entre individus apparentés car elles permettent une meilleure transmission des gènes partagés entre individus apparentés. L'objectif de cette thèse est d'identifier les interactions entre les jeunes Peupliers noirs, et notamment le rôle de l'apparentement durant les premiers stades de la construction de niche. Nous avons, dans un premier temps, étudié la structure génétique spatiale (SGS) à fine échelle dans différentes cohortes d'individus en populations naturelles. Nous avons trouvé une SGS significative chez des jeunes individus âgés de 5 ans, c'est-à-dire une présence significativement plus importante d'individus apparentés proches les uns des autres, mais pas chez des individus de 10 et 20 ans. Une seconde étude de SGS à très fine échelle sur des juvéniles de l'année a révélé une absence de SGS. Ces résultats sur la SGS, suggéreraient que des interactions positives entre apparentés sont possibles durant les premières années de vie. Afin d'étudier le processus de construction de niche et le rôle de l'apparentement nous avons implanté une expérimentation sur les bords de la rivière Allier. Malheureusement, cette dernière a été détruite par une importante sécheresse et une crue avant que nous ayons pu obtenir de résultats. Nous avons alors mené une série d'expérimentations en conditions contrôlées afin de déterminer si les jeunes Peupliers noirs entretiennent des interactions positives entre eux en fonction de leur apparentement et si ces interactions sont modulées par une carence hydrique. Nous avons pu montrer que la croissance et l'absorption d'azote des Peupliers noirs étaient différentes en fonction de l'apparentement. Toutefois, contrairement à ce que nous aurions pu conclure avec ce type de résultats, à savoir qu'il existe de la reconnaissance de parentèle chez le Peuplier noir, l'interprétation la plus parcimonieuse qui s'est imposée est celle d'une différence de capacité de compétition entre les individus. Ce biais potentiel d'interprétation qui pourrait se retrouver dans de nombreuses études a été discuté dans nos publications. Ces résultats insistent sur la nécessité d'intégrer et d'estimer au maximum la diversité intraspécifique, ainsi que les contraintes du milieu en population naturelle. Au final, nous n'avons pas pu confirmer (ni infirmer) de manière formelle la présence de reconnaissance de parentèle chez le Peuplier noir. Aussi, l'apparentement entre jeunes Peupliers noirs pourrait ne pas avoir d'influence sur les interactions qu'entretiennent les individus durant la construction de niche.

Mots-clefs

Populus nigra, construction de niche, facilitation, interactions plante-plante, coopération, reconnaissance et sélection de parentèle, structure génétique spatiale, capacité de compétition, variation intraspécifique

Abstract

The Black poplar (*Populus nigra*) is a pioneer tree species in European rivers that colonises alluvial banks in very high densities. Under these conditions, the main interaction between young individuals should be competition. However, it has been observed that black poplar individuals, by modifying their environment in high density through a process of niche construction, benefit from a better survival thanks to the reduction of mechanical (flooding) and hydric (drought) constraints. This situation where individuals survive better in high density reflects facilitation. Facilitation between young black poplars is already documented, however, the nature of the interactions between young individuals remains unknown. The conceptual framework of kin recognition and selection allows for positive interactions between individuals such as cooperation. Positive interactions would be specifically advantageous between related individuals as they allow for better transmission of shared genes between related individuals. The objective of this thesis is to identify the interactions between young black poplars, and in particular the role of relatedness during the first stages of niche construction. We first studied the spatial genetic structure (SGS) at a fine scale in different cohorts of individuals in natural populations. We found a significant SGS in young individuals aged 5 years, i.e. a significantly more related individuals close to others, but not in 10- and 20-year-old cohorts. A second SGS study on juvenile individuals (1 year old) revealed no SGS. These results on SGS suggest that positive interactions between relatives could be possible during the first years of life. In order to study the niche construction and the role of relatedness in this process, we set up an experiment on alluvial bars of the Allier River. Unfortunately, it was destroyed by a severe drought and a flood before we could obtain any results. We then conducted a series of experiments under controlled conditions to determine whether young black poplars establish positive interactions with each other depending on their relatedness and whether these interactions are modulated by water deficiency. We were able to show that the growth and the nitrogen uptake of black poplars were different depending on the relatedness of individuals. However, contrary to what we could have concluded with this type of result, which was that there is kin recognition between black poplars, the most parsimonious interpretation was a difference in competitive capacity between individuals. This potential interpretation bias, which could be found in many studies, has been discussed in our publications. These results emphasise the need to integrate and estimate intraspecific diversity as much as possible, as well as environmental constraints in natural populations. In the end, we were not able to formally confirm (or deny) the presence of kinship recognition in the Black Poplar. Therefore, the relatedness between young Black Poplars might not have any influence on the interactions between individuals during the niche construction.

Keywords

Populus nigra, niche construction, facilitation, plant-plant interactions, cooperation, kin recognition and selection, spatial genetic structure, competitive ability, intraspecific variation

« En essayant continuellement on finit par réussir. Donc: plus ça rate, plus on a de chance que ça marche. »

Les Shadoks, Jacques Rouxel

Valorisations des travaux de thèse

Articles publiés

Lucas Mazal, Dov Corenblit, Nadia Barsoum, Johannes Steiger, Leif Skøt, Boris Fumanal, Irène Till-Bottraud (2021). Fine-scale spatial genetic structure and intra-specific interactions of *Populus nigra* within a natural river corridor along the lower Allier River (France). *Flora*, Elsevier, 2021, 275, pp.151763. <10.1016/j.flora.2021.151763>.

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

Articles soumis et en préparation

Lucas Mazal, Dov Corenblit, Boris Fumanal, Irène Till-Bottraud. Black poplar establishment on alluvial bars: how intra-specific interactions shape the fine-scale spatial genetic structure? *Dendrobiology* (en révision - octobre 2021).

Lucas Mazal, Boris Fumanal, Alex Fajardo, Dov Corenblit, Irène Till-Bottraud. Kin recognition and kin selection in plants: a broader story. *Plant Cells and Environment* (soumis - octobre 2021).

Lucas Mazal, Irène Till-Bottraud, Dov Corenblit, Philippe Malagoli, Amélia Bourceret, Marc-André Sélosse, Boris Fumanal (2021). Kin recognition in plants: a plea to consider competitive ability. (en préparation)

Communications dans des colloques

Poster

Lucas Mazal, Dov Corenblit, Boris Fumanal, Irène Till-Bottraud (2021). Dispersion of black poplar's seedlings: the evolution of the spatial genetic structure. Young Researchers in Biology of Auvergne-Rhône-Alpes Region Congress (<https://congresaura.sciencesconf.org/>)

Communications orales

Lucas Mazal, Dov Corenblit, Boris Fumanal, Irène Till-Bottraud (2018). Structure génétique spatiale à petite échelle chez *Populus nigra* en contexte riverain. Résultats préliminaire. Zone Atelier Loire. Séminaire « La biodiversité du bassin versant de la Loire : fonctionnement, dynamiques et gestion ». Maison des Sciences de l'Homme, Tours, France.

Lucas Mazal, Dov Corenblit, Boris Fumanal, Irène Till-Bottraud (2018). Facilitation et construction de niche dans un environnement stressant : l'apparentement entre individus joue-t-il un rôle ? Résultats préliminaires. Séminaire d'Écologie Clermontois. Université Clermont Auvergne (UCA).

Lucas Mazal, Dov Corenblit, Boris Fumanal, Irène Till-Bottraud (2018). Facilitation et construction de niche dans un environnement stressant : l'apparentement entre individus joue-t-il un rôle ? Résultats préliminaires. Réseau génétique du département écologie des forêts, prairies et milieux aquatiques INRAE Avignon, France.

Communications à venir

Lucas Mazal, Irène Till-Bottraud, Dov Corenblit, Philippe Malagoli, Amélia Bourceret, Marc-André Sélosse, Boris Fumanal (2021). Kin recognition in plants: a plea to consider competitive ability. Conférence BES – SFE² Liverpool (Décembre 2021).

Chapitre I : Introduction générale

Les interactions négatives comme la compétition, la prédation ou le parasitisme ont classiquement été considérées comme prépondérantes dans les interactions qu'entretiennent les organismes. Les plantes n'ont pas échappé à cette vision. Elles ont été traditionnellement considérées comme passives, affectées par leurs voisins uniquement par des effets indirects sur la disponibilité des ressources (Pierik et al. 2013) et uniquement capables de répondre à des effets de l'environnement. Mais surtout, les plantes étaient considérées comme incapables d'avoir des « comportements » complexes avec les autres individus. Ce retard pris dans l'étude comportementale des plantes peut s'expliquer en partie par la vision traditionnelle qui ne considère les plantes que comme des êtres fixés à un substrat et subissant leur condition. Toutefois, à la différence des animaux qui exhibent des comportements par leurs mouvements, leurs cris, etc., les plantes utilisent pour interagir avec leur environnement des mécanismes difficilement observables car non-visibles au premier abord pour l'observateur. Jusqu'au début des années 1980, il y avait peu d'indications sur le fait que les plantes pouvaient entretenir des interactions aussi complexes que celles observées chez les animaux (Vicherova et al. 2020). Ce n'est que récemment dans l'histoire de la biologie que la recherche s'est vraiment intéressée à, et a accumulé des preuves sur, l'existence de « comportements » complexes chez les plantes.

Grâce aux recherches de ces deux dernières décennies, il est désormais admis que les plantes sont capables de détecter leurs proches voisins et d'interagir activement avec eux. Il existe en effet, chez les plantes, des mécanismes complexes de reconnaissance et de communication entre individus (Bilas et al. 2021). Bien que classiquement étudiées entre espèces végétales différentes, ces interactions s'appliquent également à l'échelle intraspécifique (Bilas et al. 2021). Une des capacités surprenantes des plantes est la capacité à distinguer leurs voisines conspécifiques en fonction de leur apparentement avec elles-mêmes et d'ajuster en conséquence leur « comportement » (Ehler & Bilde 2019, Anten & Chen, 2021 ; Subrahmaniam et al. 2021). Ce comportement s'exprime à travers des interactions positives comme le mutualisme, la coopération, la facilitation ou encore l'altruisme. Ces interactions positives se définissent en fonction des coûts et des bénéfices qu'elles représentent pour les individus ainsi qu'en fonction du niveau taxonomique considéré : inter ou intraspécifique (Subrahmaniam et al. 2018).

La facilitation est une interaction commensale qui a été définie comme " une interaction dans laquelle la présence d'une espèce modifie l'environnement d'une manière qui favorise la croissance, la survie et la reproduction d'une seconde espèce " (Bronstein 2009). Un individu A reçoit un bénéfice, tandis que l'individu B ne reçoit aucun bénéfice et ne paie aucun coût (+ / 0) ; la seule présence de B apporte un bénéfice pour A. Il existe une multitude d'effets de la facilitation (McIntire & Fajardo 2014) parmi lesquels : un effet de protection contre un stress environnemental de B pour A, un effet de support de croissance de B pour A, une libération de B dans le milieu de composés utiles à la croissance de A, etc. La facilitation est traditionnellement décrite au niveau interspécifique (Bertness & Callaway 1994, Bronstein 2009). Or le bilan de cette interaction reste le même qu'il s'agisse d'individus de la même espèce ou d'espèces différentes. Depuis quelques années des cas de facilitation au niveau intraspécifique ont été identifiés (Fajardo & McIntire 2011 ; Qi et al. 2018 ; Proença et al. 2019 ; Reijers et al. 2019). On peut donc considérer que le terme de facilitation s'applique à la fois dans le cas d'interactions entre individus d'espèces différentes et de la même espèce (Tableau 1). Dans le cas d'interactions positives directes et symétriques, les deux individus reçoivent un bénéfice réciproque en investissant dans l'entraide (+ / +). On parle de mutualisme dans le cas où les individus appartiennent à des espèces différentes et de coopération lorsque les individus appartiennent à la même espèce (Tableau 1). Lorsque les interactions ne sont plus symétriques, l'individu B paie un coût alors que l'individu A obtient un bénéfice (+ / -). Dans le cas d'individus d'espèces végétales différentes, on parle d'allélopathie négative. C'est par exemple le cas lorsqu'une plante relargue dans son environnement des substances qui inhibent la croissance des plantes voisines, lui permettant ainsi de disposer de plus de ressources pour sa croissance et sa reproduction. L'allélopathie peut également entraîner des effets positifs sur la croissance des plantes voisines, c'est pourquoi je fais ici la distinction entre allélopathie positive et négative. Lorsque les individus appartiennent à la même espèce, on parle d'altruisme. L'altruisme est une interaction dans laquelle l'individu B apporte une aide qui lui est coûteuse à l'individu A, qui, lui, obtient un bénéfice. L'altruisme entraîne une diminution de la valeur sélective de l'individu B au bénéfice de la valeur sélective de l'individu A. Ce comportement a priori difficile à expliquer est au cœur de la théorie de la sélection de parentèle qui sera détaillée ci-après.

Tableau 1. Interactions positives en fonction des coûts et bénéfiques pour les deux protagonistes (A et B) qui interagissent (modifié de Subrahmaniam et al. 2018).

Interactions	Protagonistes A / B	Niveau interspécifique	Niveau intraspécifique
Commensales	+ / 0	Facilitation	Facilitation
Positives symétriques	+ / +	Mutualisme	Coopération
Positives asymétriques	+ / -	Allélopathie négative	Altruisme

La coopération et l'altruisme sont deux types d'interactions relativement courantes et bien étudiées dans le règne animal, mais elles restent encore largement inexplorées chez les plantes. Dans le cas de la coopération et de l'altruisme, il existe toujours un coût pour les deux individus. Un individu au comportement « tricheur » qui prendrait les bénéfices de l'interaction sans payer les coûts serait alors avantageux dans une population d'individus coopérants ou altruistes. Les tricheurs envahiraient alors les populations et feraient ainsi disparaître les individus coopérateurs et altruistes. Or, bien qu'il existe des individus au comportement « tricheurs », ces individus n'envahissent pas les populations (Van Dyken et al. 2011 ; West et al. 2021). La biologie évolutive fournit deux théories permettant d'expliquer l'apparition et le maintien de ces stratégies d'interactions positives face à la potentielle apparition de comportements tricheurs. La théorie de l'altruisme réciproque (où « *Tit-for-Tat* » en anglais) (Axelrod & Hamilton, 1981) prédit que des comportements de coopération peuvent être sélectionnés dans le cas d'interactions répétées dans le temps entre les mêmes individus. Selon cette théorie, la coopération peut émerger comme une stratégie évolutivement stable si les individus ne perçoivent pas la durée de l'interaction et si la probabilité de répétition de l'interaction est suffisamment grande. Si l'interaction est répétée un grand nombre de fois dans le temps, les bénéfices répétés de la coopération restent supérieurs aux éventuels bénéfices d'une stratégie de tricherie ponctuelle par l'un des protagonistes (Axelrod & Hamilton 1981 ; García & van Veelen 2018). Toutefois, si les interactions répétées peuvent favoriser l'émergence d'une coopération dans le temps, les stratégies qui reposent sur la compétition peuvent aussi être stables dans le temps (Fudenberg & Maskin, 1986). Bien que la théorie de l'altruisme réciproque permette d'expliquer le maintien de ces interactions positives dans le temps, elle n'explique pas l'apparition de l'altruisme.

1.1. La sélection de parentèle

La sélection de parentèle est une théorie qui explique l'existence et le maintien d'une stratégie coûteuse pour un individu, en termes de survie et de reproduction (valeur sélective), au bénéfice d'autres individus qui lui sont directement apparentés (Hamilton 1964). Cette théorie décompose la valeur sélective d'un individu en deux composantes : la valeur sélective indirecte et directe. Pour un individu, la valeur sélective directe correspond à la composante obtenue par l'impact du comportement de l'individu sur sa production de descendants (Grafen, 1984 ; West et al. 2007). La valeur sélective indirecte est la composante obtenue en aidant la reproduction d'individus apparentés. (Hamilton 1964 ; West et al. 2007). La combinaison de la valeur sélective directe et indirecte compose la valeur sélective inclusive :

$$\text{valeur sélective inclusive} = \text{valeur sélective directe} + \text{valeur sélective indirecte}$$

Ainsi, la valeur sélective inclusive d'un individu est définie par sa propre reproduction (valeur sélective directe) et par la reproduction des individus qui lui sont apparentés (valeur sélective indirecte) (Hamilton 1964 ; Maynard Smith 1964 ; Grafen 1984). Par conséquent, plus l'apparentement entre deux individus est fort, plus ils partagent de gènes en commun et plus la contribution de la valeur sélective indirecte à la valeur sélective inclusive d'un individu est élevée. Si les individus sont suffisamment apparentés, la coopération et même l'altruisme peuvent alors favoriser la reproduction de l'ensemble des gènes qu'ils partagent, malgré une perte de valeur sélective directe pour l'individu altruiste (Axelrod & Hamilton 1981). La sélection de parentèle agit sur les traits qui augmentent la valeur sélective indirecte d'un individu (les traits de coopération et d'altruisme) même au détriment des traits affectant sa valeur sélective directe (traits de croissance et d'acquisition des ressources par exemple). Cette théorie est résumée par la règle de Hamilton comme suit :

$$rB > C$$

où B et C sont, respectivement, le bénéfice pour l'individu bénéficiaire et le coût pour l'individu altruiste (ou coopérateur) et r l'apparentement entre les deux individus. Ainsi, deux individus apparentés auraient tout intérêt à réduire la compétition entre eux afin d'augmenter leur valeur sélective inclusive respective. En effet, si l'apparentement entre ces deux individus voisins est suffisamment élevé, les bénéfices qu'ils obtiendraient via l'augmentation de la compétition sont contrebalancés par le fait que la compétition est dirigée vers un individu apparenté, ce qui entraîne une perte de valeur sélective indirecte (Ehlers & Bilde 2019). Le facteur clef dans ces interactions est donc le niveau d'apparentement. La règle de Hamilton prédit que les bénéfices

potentiels de l'interaction devraient diminuer, ou dépendre d'un seuil à partir duquel il n'est plus avantageux de coopérer en fonction de l'apparentement ; $rB < C$ dans la règle de Hamilton (Hamilton 1964). À noter que si $r = 0$, aucune valeur sélective indirecte ne peut être obtenue. Inversement, si $r = 1$, les deux individus sont alors des clones d'un même individu (même génotype). Dans ces deux cas, la règle de Hamilton n'est plus nécessaire pour expliquer les attendus de l'interaction car le bilan de l'interaction se résume alors à $B < \text{ou} > C$ et l'apparentement n'a plus d'influence sur le bilan de l'interaction.

Le niveau d'apparentement entre les individus est un facteur déterminant pour prédire le bilan de l'interaction. Par conséquent, il est probable que la sélection de parentèle se manifeste préférentiellement dans des populations où des apparentés vivent proches les uns des autres, c'est-à-dire les populations qui présentent une structure génétique spatiale (SGS). C'est souvent le cas pour de nombreuses espèces végétales pour lesquelles la majorité des semences tombent à proximité de la plante mère. Mais cela peut aussi être le cas pour des espèces à dispersion plus importante car une fraction non négligeable des semences est faiblement dispersée (p. ex. arrêtées par des obstacles, Nathan et al. 2008). Dans ces conditions de dispersion aléatoire, il serait avantageux pour les individus de pouvoir identifier les individus apparentés grâce à des mécanismes de reconnaissance (Axelrod et al. 2004). Cette reconnaissance des individus apparentés, se nomme reconnaissance de parentèle. Elle permettrait pour les individus de moduler leur phénotype, notamment le type d'interaction, en fonction de l'apparentement avec les voisins. Les modèles théoriques prédisent une grande variation intraspécifique des mécanismes de reconnaissance de parentèle et prévoient des changements dynamiques de ces mécanismes dans le temps en fonction de l'évolution des contraintes écologiques et de leurs intensités (Penn & Frommen 2009). Toutefois, il convient de noter que certains modèles prédisent que la reconnaissance de parentèle ne soit pas nécessaire car trop coûteuse (Rousset & Roze 2007). En effet, dans les populations spatialement structurées, les individus grandissent à proximité de voisins apparentés (Vekemans & Hardy 2004). Ainsi, les individus ont de très grandes chances d'interagir avec des individus apparentés et il n'est pas nécessaire de maintenir de coûteux mécanismes de reconnaissance. La sélection de parentèle peut également évoluer dans des populations spatialement non structurées (où les individus dispersent loin de leurs parents) à condition qu'il existe un mécanisme de reconnaissance de parentèle entre individus (Axelrod et al. 2004). En effet, dans une interaction, pour que les bénéfices d'un individu dépassent les coûts, il faut que les individus dirigent les interactions positives vers des individus apparentés et de manière répétée. Il est alors

avantageux pour les individus d'être capables de distinguer parmi leurs voisins ceux qui leurs sont apparentés. Durant les quinze dernières années, la reconnaissance de parentèle et la recherche de ses mécanismes ont occupé une place prépondérante dans les recherches sur la sélection de parentèle chez les plantes.

1.2.Reconnaissance de parentèle : un prérequis à sélection de parentèle

La quasi-totalité des études ayant pour objet la sélection de parentèle chez les plantes traitent en réalité de la reconnaissance de parentèle. En effet, la majorité des études n'évalue pas le succès reproducteur d'un individu (sa valeur sélective directe) ni l'aide apportée à la reproduction d'individus apparentés (fitness indirecte) (Ehlers & Bilde 2019). À ce jour, une seule étude a pu estimer un gain de valeur sélective indirecte sur des traits de reproduction chez *Moricandia moricandioides*. Torice et al. (2018) ont montré que les individus qui poussent en forte densité et en présence d'individus apparentés produisent de plus grandes fleurs que ceux qui poussent à côté d'individus non-apparentés. Cet investissement est coûteux pour la plante, notamment à cause des pigments qui colorent les pièces florales. Les auteurs expliquent que cet investissement floral plus important pourrait représenter un coût pour la valeur sélective directe de ces individus, mais qui serait compensé par le fait que de plus grandes fleurs sont plus attractives pour les pollinisateurs ce qui bénéficierait aux voisins apparentés (Torice et al. 2018). Les auteurs suspectent ainsi un comportement altruiste de la part des individus : en investissant dans de plus grande fleurs, ils augmentent leur pollinisation et donc leur valeur sélective directe, mais aussi participent indirectement au succès reproducteur de leurs voisins apparentés. Bien que les résultats de l'étude de Torice et al. (2018) permettent d'envisager que les stratégies de reproduction des plantes puissent évoluer par voie de sélection de parentèle, elle met avant tout en évidence de la reconnaissance de parentèle entre individus.

La reconnaissance de parentèle est la capacité des individus à distinguer les individus apparentés des individus non-apparentés, afin d'ajuster leur phénotype et leur stratégie dans le but d'éviter les interactions négatives avec les individus apparentés (File et al. 2012 ; Anten & Chen 2021). Les premiers travaux sur la reconnaissance de parentèle chez les plantes ont trouvé que chez *Cakile edentulata*, des individus qui avaient grandi avec des apparentés avaient tendance à réduire leur investissement dans la biomasse racinaire (Dudley & File, 2007). Une réduction de la biomasse racinaire en présence d'apparentés est considérée comme une réduction de la compétition (File et al. 2012). La réduction de l'investissement dans les traits

de compétition entraîne une réduction de la valeur sélective directe d'un individu ; l'individu limite ses propres capacités de croissance pour limiter la compétition avec des voisins apparentés. En contrepartie, l'individu obtiendrait un gain de valeur sélective indirecte car le voisin apparenté dispose alors de plus de ressources pour sa propre croissance et pour sa reproduction. Ainsi, la réduction de l'investissement dans la biomasse racinaire pour l'individu se traduirait par une meilleure valeur sélective inclusive pour l'individu. Cette réduction de la compétition via une réduction de la biomasse en présence d'apparenté, a alors été interprétée comme de la reconnaissance de parentèle (Ehlers & Bilde 2019). En se basant sur une réduction de biomasse chez des individus poussant en présence d'apparentés, la reconnaissance de parentèle a été suggérée chez d'autres espèces herbacées comme le Trèfle blanc (*Trifolium repens*) (Lepik et al. 2012), le Lierre terrestre (*Glechoma hederacea*) (Goddard et al. 2020), la Canche cespiteuse (*Deschampsia cespitosa*) (Semchenko et al. 2014) ou encore l'Arabette des dames (*Arabidopsis thaliana*) (Biedrzycki et al. 2010). La reconnaissance de parentèle a également été suggérée au niveau d'autres traits racinaires via une réduction du nombre de racines latérales en présence d'apparentés (Palmer et al. 2016), une réduction de la longueur de racines (Semchenko et al. 2014), ainsi qu'un taux d'absorption des nutriments et de l'eau plus faible (Zhang et al. 2016 ; Li et al. 2018a ; Takigahira & Yamawo 2019). On retrouve également des réductions de biomasses entre apparentés chez des espèces cultivées comme le blé (Zhu & Zhang 2013), le soja (Murphy et al. 2017 ; Li et al. 2018a), le pois (Pezzola et al. 2019 ; 2020), ou encore le riz (Fang et al. 2013 ; Yang et al. 2018). L'étude de Yang et al. (2018) sur le riz est intéressante car elle introduit un gradient d'apparentement entre les individus. En effet, les travaux de Yang et al. (2018) suggèrent également que le gradient d'apparentement entre les différents cultivars affecte les interactions avec les individus voisins. Ces résultats semblent difficiles à expliquer sans évoquer l'existence de mécanismes de reconnaissance de parentèle.

La reconnaissance de parentèle implique que les individus disposent de mécanismes leur permettant de distinguer leurs voisins apparentés (Figure 1, Anten & Chen 2021). Cette reconnaissance pourrait avoir lieu au niveau des parties aériennes des plantes (Figure 1). Deux mécanismes possibles ont été proposés : l'émission de composés volatiles (Karban et al. 2013) et les profils lumineux (Crepny & Casal 2015). Dans le cas des composés volatiles, Karban et al. (2013) ont montré que des individus qui ont capté des composés volatiles provenant d'individus apparentés ont subi moins d'herbivorie que ceux qui ont reçu des composés d'individus non-apparentés. Les auteurs ont proposé que les plantes sont capables de différencier les composés volatiles provenant d'apparentés ou de non-apparentés, mettant ainsi en évidence le rôle des

composés volatiles dans la reconnaissance de parentèle. Dans le cas des profils lumineux, Crepy & Casal (2015) ont montré que les plantes réorientent dans l'espace la croissance des feuilles, en présence d'individus apparentés mais pas en présence de non-apparentés. Les auteurs proposent que la reconnaissance de parentèle implique la perception des profils verticaux de lumière par les récepteurs photo-sensoriels, ce qui permet aux individus d'éviter de créer de l'ombrage pour leurs voisins apparentés. Bien que ces deux exemples pourraient indiquer de la reconnaissance de parentèle au niveau des parties aériennes des plantes, la grande majorité des études se concentrent sur les parties racinaires. La reconnaissance de parentèle pourrait être médiée par les exsudats racinaires. En effet, les plantes sécrètent généralement une grande variété d'exsudats dont la composition diffère entre les espèces et entre les génotypes d'une même espèce (Mommer et al. 2016). L'implication des exsudats racinaires dans la reconnaissance de parentèle a été mise en évidence pour la première fois chez l'Arabette des dames par Biedrzycki et al. (2010). Les auteurs ont montré que des individus exposés aux exsudats racinaires d'autres individus non-apparentés développaient plus de racines que lorsque les individus étaient exposés à des exsudats d'individus apparentés. A contrario, en présence d'inhibiteurs de sécrétions racinaires, les auteurs n'ont plus observé de différences. Chez le riz, Yang et al. (2018) ont également observé que les individus exposés à des exsudats d'un cultivar différent développaient une biomasse racinaire plus importante que les individus exposés à des exsudats issus du même cultivar. Semchenko et al. (2014) ont adopté une approche similaire en collectant des lessivas provenant de pots contenant différentes plantes de Canche cespiteuse et en fournissant ces exsudats à des individus apparentés ou non-apparentés. Les individus exposés aux exsudats provenant d'individus non-apparentés ont développé une biomasse racinaire plus importante et ont également produit des racines plus grandes avec plus de ramifications que les individus exposés à des exsudats d'individus apparentés. Plus précisément, chez le riz, Yang et al. (2018) ont constaté que la sécrétion d'allantoïne était plus élevée chez les individus qui interagissent avec des individus issus d'un cultivar différent que chez les individus qui interagissent avec des individus issus du même cultivar. De plus, la production d'allantoïne semble dépendre du niveau d'apparentement : les individus placés en présence de cultivars différents ont sécrété plus d'allantoïne que les individus placés en présence d'individus du même cultivar. Les résultats de ces études semblent indiquer que les exsudats racinaires peuvent transmettre des informations très spécifiques sur l'identité génétique des voisins et déclencher des réponses différentes au niveau des systèmes racinaires entiers.

La reconnaissance de parentèle pourrait également se faire via les interactions avec les micro-organismes du sol tels que les bactéries et les champignons mycorhiziens. Chez *Medicago lupulina*, Simonsen et al. (2014) ont montré que la compétition entre individus non-apparentés est, en moyenne, plus forte que la compétition entre individus apparentés et qu'en présence de bactéries fixatrices d'azote, les groupes d'individus apparentés présentent une biomasse plus importante que les groupes d'individus non-apparentés. Ces travaux suggèrent que les symbiotes microbiens du sol peuvent modifier la compétition entre les plantes en fonction de l'apparement des individus, et qu'ils seraient impliqués dans les mécanismes de reconnaissance de parentèle (Simonsen et al. 2014). Les plantes forment des associations symbiotiques avec les champignons mycorhiziens. Ces derniers fournissent aux plantes de l'eau, des nutriments et/ou une défense contre les agents pathogènes, et les plantes fournissent des composés carbonés en retour (Tedersoo et al. 2020). L'association avec les champignons entraîne la formation de réseaux mycorhiziens communs qui peuvent connecter différentes plantes (apparentées ou non), leur permettant de transférer de l'azote, de l'eau et même du carbone entre elles (Tedersoo et al. 2020). File et al. (2012) ont montré que la taille des réseaux mycorhiziens était plus importante dans les groupes d'individus apparentés que dans les groupes d'individus non-apparentés. Les groupes d'individus apparentés bénéficient ainsi des avantages de la présence d'un réseau mycorhizien commun et abondant, comme une meilleure absorption de nutriments et une meilleure résistance aux agents pathogènes. Ces résultats suggèrent également que l'échange de carbone pourrait être plus important entre individus apparentés et associés à un transfert accru de composés de signalisation à travers le réseau (Babikova et al. 2013 ; Plett et al. 2014). C'est ce qui a été démontré chez le Pin d'Oregon (*Pseudotsuga menziesii*) par Pickles et al. (2017). Les auteurs ont utilisé du ^{13}C comme traceur pour observer les échanges entre individus via les réseaux mycorhiziens et ont pu montrer que les concentrations de ^{13}C dans la biomasse mycorhizienne ainsi que dans les plantes mycorhizées étaient plus élevées dans des paires d'individus apparentés que dans des paires d'individus non-apparentés. De plus, le transfert de composés carbonés entre individus était significativement plus important dans le cas d'individus apparentés. Ces résultats suggèrent que les plantes peuvent être capables de transférer de manière sélective des nutriments entre individus apparentés (Pickles et al. 2017). Bien que le rôle des composés carbonés échangés reste à déterminer, ces résultats suggèrent également que l'apparement pourrait influencer l'absorption ou le transfert de nutriments en modifiant la croissance des racines et donc la formation de mycorhizes. Les mycorhizes sont connues pour leur rôle dans la signalisation entre les plantes (Gorzalak et al. 2015). Bien que les mécanismes fins de cette signalisation restent à

étudier, il est probable que les mycorhizes jouent également un rôle dans la diffusion des signaux de reconnaissance de parentèle, via entre autres le transport des exsudats racinaires (File et al. 2012 ; Tedersoo et al. 2020). Ainsi, la reconnaissance de parentèle pourrait impliquer d'autres organismes tels que les champignons mycorhiziens, mais aussi les bactéries qui émettent des signaux de reconnaissance (Simonsen et al. 2014). Les espèces végétales associées aux mycorhizes profitent de la création de réseau dense entre elles. Si ces réseaux sont établis entre des plantes apparentées qui entretiennent des interactions positives, alors les espèces de champignons bénéficieraient à leur tour d'un réseau plus efficace via l'échange de composés entre les individus apparentés.

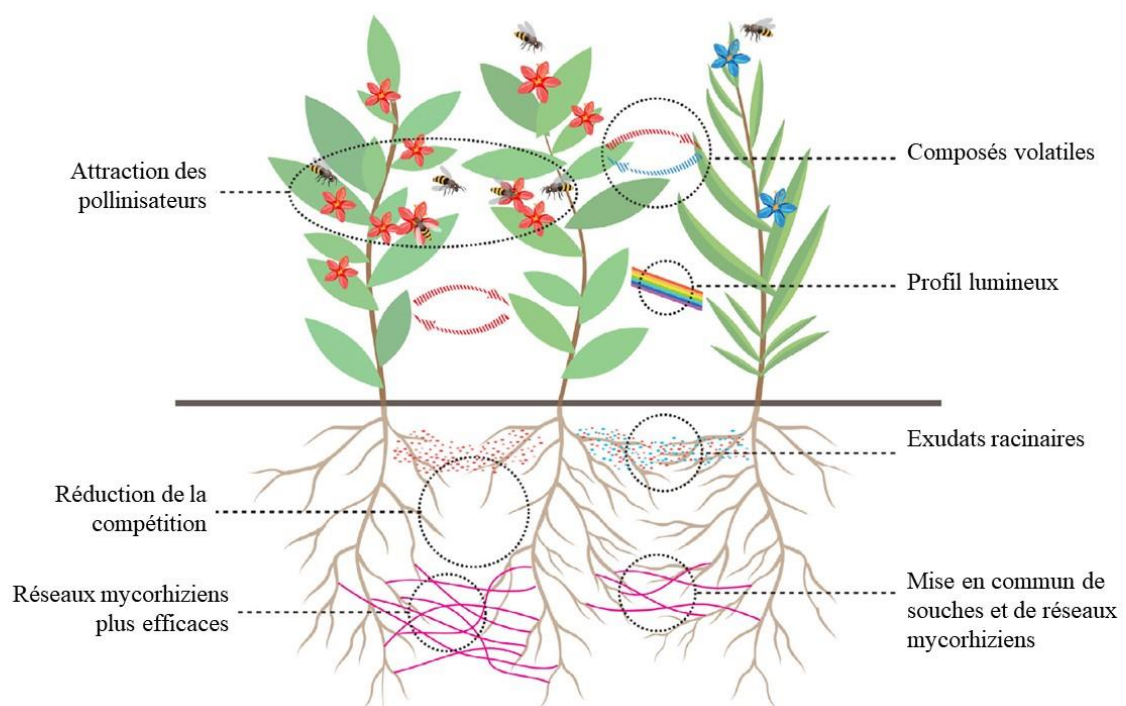


Figure 1 : Synthèse des mécanismes de reconnaissances de parentèle mis en évidence chez les plantes (modifié de Anten & Chen 2021).

A l'inverse, il existe un certain nombre d'études qui ne trouvent aucune preuve de l'existence de reconnaissance de parentèle ou même de variation de réponses entre individus apparentés. Chez l'Arabette des dames (Masclaux et al. 2009) et chez la Luzerne lupuline (*Medicago lupina*) (Simonsen et al. 2014), les différences de biomasses observées entre des individus en présences d'apparentés et de non-apparentés peuvent s'expliquer par le fait que certains génotypes disposeraient de meilleures capacités de croissance indépendamment de l'identité des plantes voisines. De plus, chez le Lupin bleu (*Lupinus angustifolius*), des individus qui poussent en présence d'apparentés produisent moins de graines que les individus

qui poussent avec des individus non-apparentés (Milla et al. 2011). Les auteurs expliquent ce résultat par le fait que la reconnaissance de parentèle pourrait être masquée par d'autres facteurs qui déterminent l'issue de la compétition, comme la disponibilité des ressources pour les individus. De plus, la variabilité génétique pour des traits d'histoire de vie comme le taux de croissance, l'acquisition et l'allocation des ressources entraînent souvent une compétition asymétrique où les génotypes compétitivement supérieurs surpassent leurs voisins lorsqu'ils sont en compétition pour la même ressource limitante (Weiner & Thomas 1986 ; Weiner et al. 2009). Il semblerait que ce soit souvent le cas dans les expérimentations mais cela est rarement pris en compte (Masclaux et al. 2010 ; Simonsen et al. 2014). Un autre cadre conceptuel est souvent proposé pour expliquer les résultats qui montrent que la compétition est plus forte entre individus apparentés : la partition de niche (*niche partitioning* en anglais). L'hypothèse de la partition de niche prédit que des individus apparentés possèdent et exploitent des niches écologiques très similaires, plus similaires que des individus non-apparentés car ils possèdent des capacités équivalentes de collectes des ressources, ce qui entraîne une plus forte compétition entre les individus apparentés (Young, 1981 ; Milla et al. 2009). Inversement, les individus non-apparentés ayant des niches légèrement différentes (et donc des horizons de prospection différentes), peuvent accéder aux ressources limitantes d'une manière différente, réduisant ou évitant ainsi la compétition (Silvertown 2004).

Tous ces effets confondants peuvent entraîner des erreurs d'interprétation dans certaines études où les auteurs pourraient conclure à tort qu'ils observent de la reconnaissance de parentèle alors que leurs observations sont le résultat de la compétition. Par exemple, chez la Luzerne lupuline, les résultats des interactions entre individus apparentés peuvent être expliqués grâce à la reconnaissance de parentèle mais aussi grâce à des différences dans les capacités de compétition (Tomiolo et al. 2019). Les auteurs concluent que chez cette espèce, la réduction de la compétition entre individus apparentés (via reconnaissance de parentèle) peut être dépendante de la capacité compétitive (Tomiolo et al. 2019). Un processus similaire (en apparence) à la reconnaissance de parentèle permet d'expliquer les résultats de certaines études. Il s'agit de la correspondance des phénotypes (*phenotype matching* en anglais), qui est un mécanisme par le biais duquel les individus seraient capables d'identifier des individus apparentés, à condition qu'il existe une corrélation entre la similarité phénotypique et la similarité génétique (Waldman, 1988 ; Hare et al., 2003). Cet effet a été proposé pour expliquer les différences de disposition des feuilles et donc d'ombrage, observées entre individus

apparentés et non-apparentés chez l'Arabette des dames (Till-Bottraud & de Villemereuil 2015, commentant Crepy & Casal 2015).

Enfin, certaines études ont montré que les réponses à l'apparement sont déclenchées par des facteurs environnementaux comme la disponibilité des nutriments (Li et al. 2018a ; Pezzola et al. 2020) ou la présence de métaux lourds dans le milieu (Li et al. 2018b). De plus, Zhang et al. (2019) ont montré que à la suite de leur introduction dans un nouvel environnement, les interactions entre individus apparentés d'*Alternanthera philoxeroides* sont passées de négatives dans leur environnement d'origine à positives dans leur nouvel environnement. Ces études mettent en évidence le fait que les réponses à l'apparement peuvent être dépendantes des conditions environnementales. En effet, les interactions qu'entretiennent les individus peuvent également être dépendantes des conditions écologiques dans lesquelles elles ont lieu (Bronstein 1994). Selon l'hypothèse du gradient de stress (Bertness & Callaway 1994), il est plus probable d'observer des interactions positives dans des milieux difficiles. Les interactions présentent une "conditionnalité" lorsque les coûts et les bénéfices sont affectés de manière prévisible par les conditions écologiques (Bronstein 1994). Les interactions entre plantes pourraient donc dépendre des milieux écologiques dans lesquels elles ont lieu. Ainsi, pour étudier les interactions entre les individus, il apparaît nécessaire de prendre en compte les changements de l'environnement et les effets des organismes sur leur environnement.

2. Interactions organismes-environnement : quand les organismes ne sont plus passifs

Tous les êtres vivants vivent *de facto* dans un environnement donné. Cela implique que tous les organismes prélèvent des ressources, produisent des déchets, construisent des structures et meurent dans leur environnement, ce qui aboutit nécessairement à la modification de ce dernier. Organismes et environnement entretiennent dès lors d'étroites relations. Déjà, Darwin (1859) avait identifié le lien entre environnement et évolution des espèces ; la sélection naturelle étant assimilée à un filtre environnemental, qu'il s'agisse de l'environnement biotique (c'est-à-dire vivant), ou de l'environnement abiotique. Dans la seconde moitié du XX^{ème} siècle ce sont les écologues qui, à leur tour, se sont mis à formaliser les influences de l'évolution sur l'environnement. Il a cependant fallu beaucoup plus de temps aux biologistes pour reconnaître certaines de ces influences. Par exemple, Pimentel (1968) proposait que l'évolution renseigne sur les éléments nécessaires au contrôle des populations d'herbivores, de parasites et de

prédateurs dans la nature. L'idée principale était que les changements évolutifs sur des échelles de temps relativement courtes pouvaient influencer la dynamique des populations.

Depuis les années 2000, il est admis que l'évolution peut être rapide et se produire sur des échelles de temps similaires à celles des processus écologiques (Hairston et al. 2005 ; Post & Palkovacs 2009). Cela a suscité des recherches à l'interface entre les deux disciplines et a donné lieu à un nouveau cadre conceptuel que l'on nomme "dynamiques éco-évolutives" (Hendry 2017 ; Govaert et al. 2018). En effet, les rétroactions environnement-évolution peuvent se produire à différentes échelles spatiales et temporelles et à différents niveaux d'organisation biologique tels que les gènes, les individus, les populations, les communautés et les écosystèmes (Pelletier et al. 2009). Plusieurs études ont montré que les changements écologiques peuvent entraîner des changements évolutifs, et ce même à des échelles contemporaines, ces rétroactions étant appelées "rétroactions éco-évolutives" (Govaert et al. 2018). Pour apporter des preuves empiriques de dynamiques éco-évolutives il a d'abord fallu développer des moyens simples et robustes pour mesurer la sélection (Lande 1982 ; Lande & Arnold 1983), la valeur sélective (Clutton-Brock 1991 ; McGraw & Caswell 1996 ; Coulson et al. 2006) et la variance génétique pour les traits liés à la valeur sélective (Kruuk 2004 ; Kruuk et al. 2008). Une avancée majeure a été l'accumulation de données empiriques détaillées, sur le long terme, basées sur les individus et leurs descendance, nécessaires pour documenter de manière fiable la sélection et l'évolution dans la nature (Ezard et al. 2009 ; Reinke et al. 2018). C'est grâce à ces développements méthodologiques, qu'il est désormais possible d'estimer ces paramètres de façon routinière dans les populations sauvages.

Les espèces pionnières, comme celles du genre *Populus* (*Salicaceae*), peuvent contrôler la structure et le fonctionnement des communautés et des écosystèmes à travers leurs effets sur les litières de feuilles (Whitham et al. 2006 ; Schweitzer et al. 2008b). Chez les espèces du genre *Populus*, les niveaux de tanins condensés dans les feuilles ont un impact important sur différentes variables du milieu telles que le taux de décomposition, le taux de minéralisation de l'azote et la composition des communautés microbiennes des forêts riveraines (Schweitzer et al. 2004 ; 2005a ; b ; 2008a ; Madritch et al. 2006). Par conséquent, les génotypes présentant des concentrations plus élevées de tanins foliaires (qui empêchent la libération des nutriments) doivent faire face à une diminution de la disponibilité des nutriments dans le sol. Si les rétroactions éco-évolutives sont importantes, on s'attend à ce que les génotypes de *Populus* ayant des niveaux élevés de tanins foliaires présentent des adaptations spécifiques pour faire face à des nutriments limités. Il existe en effet une forte corrélation positive entre les teneurs de

tanin foliaire et la production de racines fines, ce qui constitue une preuve indirecte d'une rétroaction éco-évolutive chez *Populus*, déterminée par les processus du sol et la disponibilité des nutriments (Fischer et al. 2006). Il existe de nombreuses interactions et rétroactions possibles et, dans la suite de cette thèse je m'intéresserai plus particulièrement au cas du Peuplier noir (*Populus nigra* L.) dont les individus en contexte riverain exercent un fort impact sur leur environnement, allant jusqu'à modifier leur niche écologique tout en modulant le niveau de stress tout au long de leur cycle de vie.

2.1. La construction de niche

La construction de niche est un processus par lequel les organismes, par leur métabolisme et leurs activités modifient leur propre niche écologique et/ou celles de leurs voisins. Les organismes qui construisent leur niche peuvent modifier les contraintes environnementales, moduler l'accès aux ressources et ainsi modifier les pressions de sélection pour eux même et les individus voisins (Odling-Smee et al. 2003). Plus particulièrement, on parle de construction de niche positive lorsque que les modifications de l'environnement par l'organisme lui apportent une meilleure survie et reproduction. La construction de niche est étroitement liée à la notion d'espèce ingénieur d'écosystème. Les espèces ingénieurs d'écosystèmes sont définies comme des espèces qui créent, modifient ou maintiennent des habitats (ou micro-habitats), en induisant des changements d'état physique dans les compartiments biotique et abiotique et qui, directement ou indirectement, modulent la disponibilité des ressources pour les autres espèces (Jones et al. 1994).

En contexte riverain, l'exemple le plus emblématique est la construction de barrages le long des cours d'eau par le Castor d'Amérique (*Castor canadensis*) (Naiman 1988). En aménageant les cours d'eau et en construisant des barrages, les castors créent une retenue d'eau qui modifie les conditions environnementales en les rendant plus favorables pour les castors et en améliorant ainsi leur survie (p. ex. l'inondation faisant suite au barrage permet aux castors de se déplacer en permanence dans l'eau ce qui leur confère de meilleures chances de survie face aux prédateurs). Cette retenue entraîne la formation de nouvelles zones humides qui modifient fortement l'environnement en éliminant certaines espèces et en permettant à d'autres de s'installer (Odling-Smee et al. 2003). Toujours en contexte riverain, les îles, bancs alluviaux, berges et plaines alluviales stabilisées des cours d'eau sont potentiellement le résultat d'une

construction de niche par des espèces végétales riveraines telles que le Peuplier noir (Corenblit et al. 2009 ; 2014).

2.2. Un exemple de dynamique éco-évolutive : la construction de niche par les espèces végétales riveraines.

Les espèces de la famille des Salicacées, notamment des genres *Populus* et *Salix*, (p. ex. *Populus nigra* L. et *Salix alba* L.) sont des arbres largement présents dans les cours d'eau de l'hémisphère nord (Braatne et al. 1996). Ces espèces exercent un impact important sur leur environnement hydrogéomorphologique et biologique et, de ce fait, jouent un rôle crucial d'ingénieur d'écosystème dans la phase initiale de développement des forêts riveraines (Corenblit et al. 2014 ; Gurnell 2014). Il a été démontré que ces espèces tendent à stabiliser les bancs alluviaux grâce à leurs racines (Corenblit et al. 2009). Lors des épisodes de submersion, les parties aériennes de ces espèces piègent également une quantité importante de sédiments fins, cela en s'opposant à l'écoulement et en réduisant sa vitesse, ce qui favorise la sédimentation (Gurnell & Petts 2006). Le piégeage de sédiments s'accompagne également de rétention de matière organique (Francis et al. 2008) et de diaspores d'autres espèces (Corenblit et al. 2009 ; 2016). Il est fort probable qu'en orientant la construction des formes fluviales, les peupliers et les saules améliorent leurs chances de survie et de reproduction en diminuant les contraintes mécaniques liés aux crues et les effets du stress hydrique pendant les étiages (Corenblit et al. 2016a). Les interactions entre la végétation riveraine et leur environnement ont été incorporées dans les modèles conceptuels de la succession biogéomorphologique fluviale (Corenblit et al. 2007) et du cycle de vie biogéomorphologique (Corenblit et al. 2014). Ces modèles expliquent que la végétation riveraine entretient avec le milieu physique un système d'interactions réciproques (rétroactions) selon quatre phases caractéristiques : la phase géomorphologique, pionnière, biogéomorphologique et écologique (Figure 2). Les différentes phases de succession biogéomorphologique, ainsi que leur implication avec la sélection de parentèle et la construction de niche, sont discutées dans un article auquel j'ai participé qui est présenté en annexe (Corenblit et al. 2020).

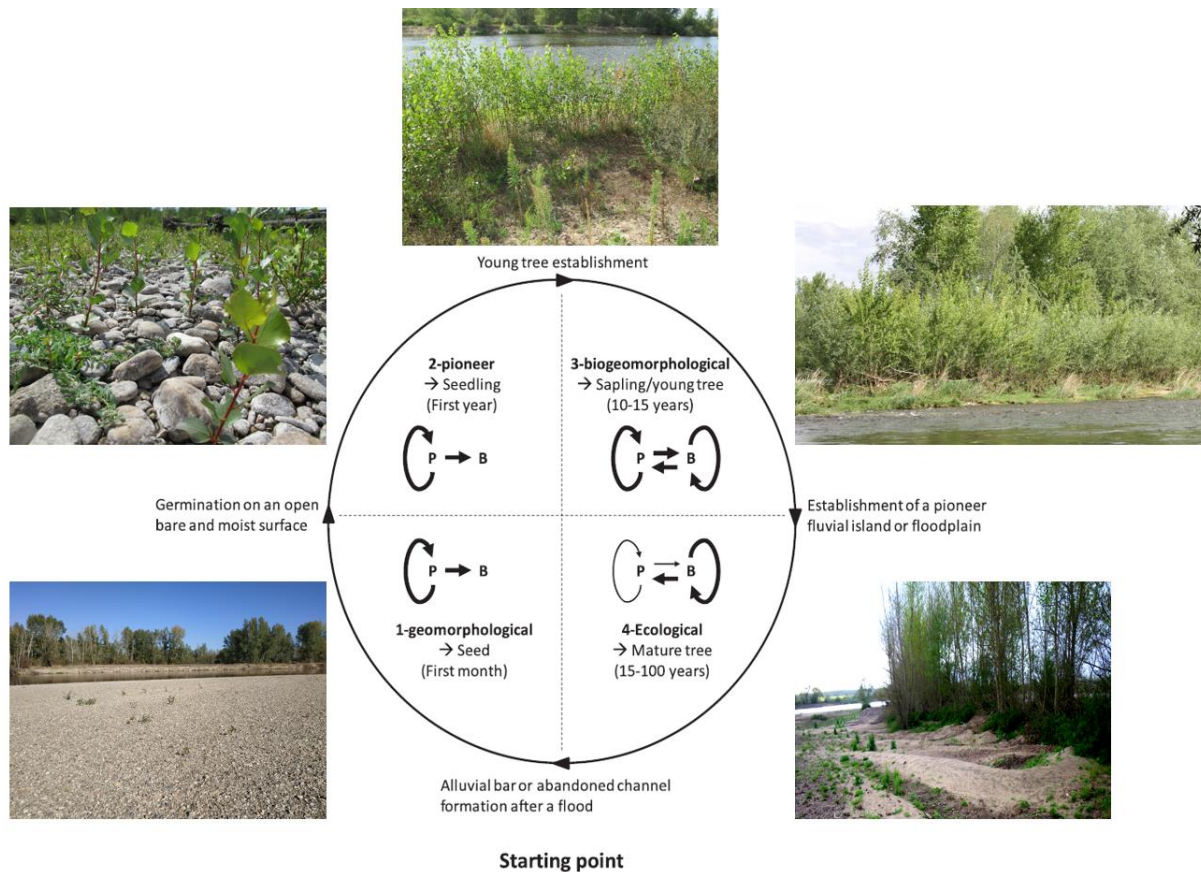


Figure 2. Cycle de vie biogéomorphologique des Salicacées en contexte riverain. La durée des interactions entre les composantes physiques (P) et biotiques (B) sont indiquées pour chaque phase. Les photographies illustrent chaque phase pour le Peuplier noir (modifié de Corenblit et al. 2014).

La phase géomorphologique (Figure 2, 1) correspond à la dispersion des graines et au recrutement des plantules dans un système dominé par les interactions physiques (écoulement, érosion, transport et dépôt des sédiments). Les graines de salicacées dispersent en très grand nombre et possèdent des traits biomécaniques comme une grande légèreté et la présence d'un coton hydrophobe, adaptée pour une double dispersion anémochore et hydrochore. La germination des graines ne peut avoir lieu que sur des substrats nus et humides que l'on retrouve sur les bancs alluviaux des rivières (Scott et al. 1996). La période propice au recrutement est dépendante du régime hydrologique et climatique (Baker 1990). La phénologie de la dispersion varie donc en fonction des contextes locaux (Guilloy-Froget et al. 2002 ; Stella et al. 2006). La synchronisation de la dispersion des graines avec le régime hydrologique ne se produit pas nécessairement chaque année, mais lorsque cette synchronisation a lieu, elle augmente la

probabilité que les graines trouvent un substrat propice au cours de la phase géomorphologique pour leur germination et leur survie initiale (recrutement). Durant cette phase, les arbres riverains n'exercent aucune influence sur l'environnement, ce sont les conditions de l'environnement qui rendent ou non possible la dispersion et le recrutement.

La phase pionnière (Figure 2, 2) correspond à l'établissement des jeunes individus sur les bancs alluviaux. C'est une phase critique pour le succès de la colonisation. Durant cette phase, ce sont encore les conditions du milieu qui exercent de manière prépondérante une pression sur les plantules. Ces dernières ne survivent que si les conditions d'humidité, de température, d'élévation relative par rapport à l'étiage, de texture des sédiments, de débit et de contrainte de cisaillement sont favorables. En réponse à ces contraintes multipliées et combinées, les arbres riverains tels que les Peupliers noirs présentent une forte plasticité phénotypique pour des traits physiologiques, morphologiques et biomécaniques. Selon les conditions environnementales locales, un même géotype n'exprimera pas forcément le même phénotype (Mouliat et al. 2015 ; Hortobágyi et al. 2017a). Bien que les plantules germent en très grand nombre et soient plastiques, seule une infime proportion survivra après la première année (Karrenberg et al. 2002 ; Dixon & Turner, 2006), leur survie étant très dépendante de la fenêtre de recrutement (Mahoney & Rood, 1998). À cette fenêtre temporelle s'ajoute une dimension physique. En effet, la position des plantules sur les bancs alluviaux est cruciale. Les plantules placées trop haut (souvent celles qui ont germé plus tôt en saison à la période des hautes eaux) ne parviendront pas, potentiellement, à maintenir le contact avec la nappe alluviale qui décline durant les basses eaux de l'été. À l'inverse, les plantules positionnées trop bas sur le banc, ne survivront pas à l'automne-hiver, période de crues qui entraîne une forte exposition aux contraintes de cisaillement, l'érosion ou l'enfouissement par les sédiments apportés par les hautes eaux et à une immersion prolongée. Ainsi, les plantules situées aux niveaux intermédiaires ont, en moyenne, les meilleures chances de survivre durant la première année. Ces plantules subiront néanmoins des contraintes physiologiques et mécaniques importantes durant la phase d'établissement.

La phase biogéomorphologique (Figure 2, 3) correspond à la période d'apparition des rétroactions entre les jeunes arbres et leur environnement physique (Hortobágyi 2018). L'effet le plus spectaculaire des arbres pionniers sur leur environnement physique est la création d'îles fluviales et de niveaux de plaine alluviale par piégeage sédimentaire en quelques années seulement (Figure 3) (Gurnell et al. 2001, Corenblit et al. 2016b). En effet, après les premières années de croissance, les arbres piègent une quantité importante de sédiments et de matière

organique (Corenblit et al. 2009). Ce piégeage est facilité par les tiges et le feuillage dense des individus multicaules qui vivent proches les uns des autres. Dans le cas des Salicacées, la facilitation joue donc un rôle primordial dans la phase biogéomorphologique au cours de laquelle les individus poussent proches les uns des autres. En effet, l'accumulation de sédiments et de matière organique qui est assuré par le groupe d'individus agglomérés entraîne une amélioration locale des conditions du milieu. Cette amélioration des conditions comprend une plus grande stabilité physique, une meilleure rétention de l'humidité, une accumulation et une meilleure capacité de transformation de la matière organique, l'apparition d'autres espèces adventives abondantes de strate basse (p. ex *Urtica dioica*) qui enrichissent à leur tour le milieu en matière organique et nutriments, et la mise en place d'un réseau mycorhizien qui améliore à son tour l'absorption de l'eau et des nutriments (Harner et al. 2011 ; Corenblit et al. 2014). C'est durant cette phase très dynamique du point de vue biogéomorphologique que la reproduction végétative devient importante chez les Salicacées. De nombreuses tiges drageonnantes sont généralement émises depuis les racines adventives des individus qui tracent dans les accumulations sédimentaires successives. Ces clones entretiennent et accentuent à leur tour le piégeage sédimentaire en augmentant la rugosité de surface. La création de clones est également accentuée par les événements destructeurs que sont les crues. Durant les crues, les individus peuvent être fortement endommagés, voire couchés et partiellement ensevelis. Les individus ensevelis peuvent reprendre leur croissance de manière vigoureuse en produisant en surface de nombreuses nouvelles tiges. En fonction de la fréquence et de l'intensité des crues et du transport sédimentaire, la phase biogéomorphologique peut être plus ou moins longue et peut résulter en une phase écologique.

La phase écologique (Figure 2, 4) est l'aboutissement des interactions et rétroactions entre les Salicacées et leur environnement hydrogéomorphologique. Les îles fluviales, les berges et les niveaux de plaine alluviale sont désormais stabilisés par les arbres riverains adultes. Dans cet environnement stabilisé, les arbres atteignent une grande taille (parfois jusqu'à 30m pour les peupliers et les saules) et leur maturité sexuelle au bout d'une dizaine d'année en moyenne (Stanton & Villar 1996). Cette phase est donc, aussi, celle d'une réduction de la part de la reproduction végétative au profit de la reproduction sexuée dans un environnement stabilisé. Néanmoins, à mesure que les individus croissent dans un environnement propice, la compétition entre les arbres riverains s'intensifie du fait de la stabilisation du milieu et cela abouti à la mort de nombreux individus (les moins compétiteurs via un processus d'auto-éclaircissement, Yoda et al. 1963). Durant cette phase, un cycle endogène de production et de recyclage des ressources

se met en place (Corenblit et al. 2020). Ces entités biogéomorphologiques sont décrites comme fonctionnelles par leurs propriétés qui leur permettent de soutenir les besoins nutritifs et la reproduction des grands arbres les plus compétitifs qui assurent une reproduction sexuée, potentiellement durant plusieurs dizaines d'années (Corenblit et al. 2007 ; Fisher et al. 2007 ; Phillips 2016). Les besoins nutritifs des grands arbres reproducteurs sont notamment soutenus par la présence d'importantes interactions avec des espèces mycorhiziennes associées et les communautés microbiennes du sol (Harner et al. 2011). En l'absence de crues exceptionnelles, d'érosion latérale des berges ou d'activités anthropiques qui seraient en mesure de causer leur destruction complète (Dufour & Piegay, 2010 ; Jourdain et al. 2017 ; Martinez- Fernandez et al. 2017 ; Munoz-Mas et al. 2017), les communautés riveraines de bois tendre dominées par les Salicacées évoluent vers des communautés terrestres de bois durs dominées par des essences telles que l'orme ou le frêne, et finalement le chêne (Pautou et al. 1985 ; Decamps et al. 1988 ; Steiger et al. 2005 ; Garofano-Gomez et al. 2017).

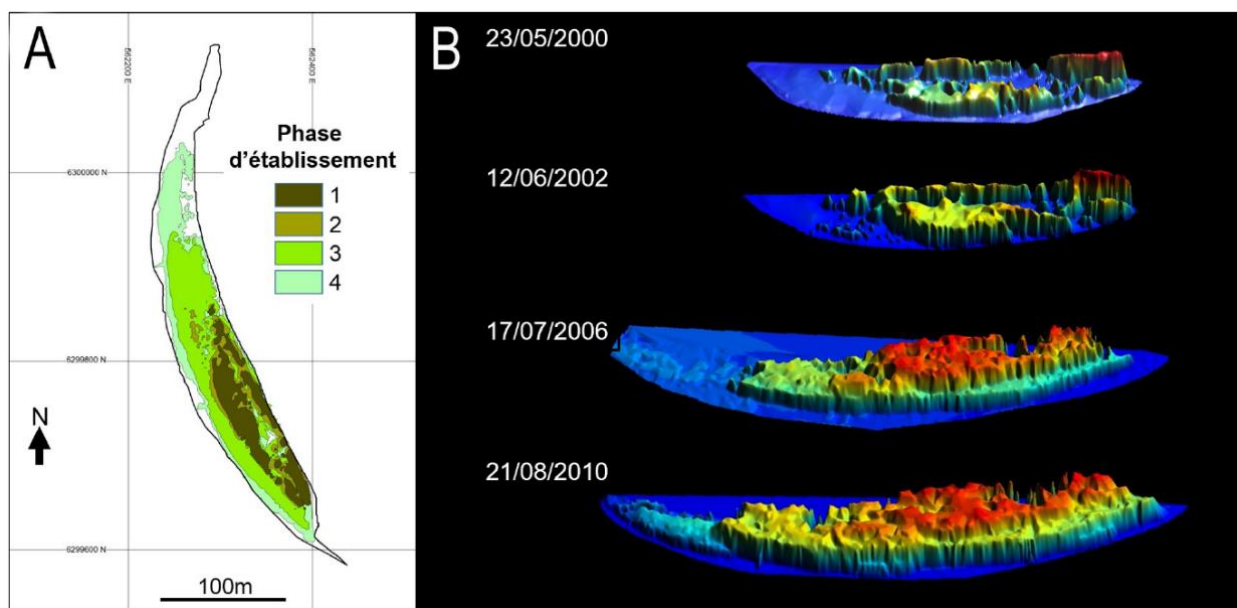


Figure 3. A, analyse en deux dimensions (par système d'information géographique) et, B, en 3 dimensions (photogrammétrique) de la construction d'une île fluviale sur la Garonne durant la colonisation des bancs alluviaux par le Peuplier noir (Corenblit et al. 2016b).

3. Modèle d'étude : le Peuplier noir

3.1. Biologie du Peuplier noir

Le Peuplier noir (*Populus nigra* L.) est une Angiosperme Eucotylédone de la famille des *Salicaceae*. L'aire de répartition naturelle du Peuplier noir s'étend d'Ouest en Est de l'Europe à l'Asie où l'on retrouve la plus grande diversité naturelle de peupliers en Chine (Fang & Skvortsov 1999 ; FAO, 2009). À noter que quelques populations naturelles sont présentes en Afrique du Nord (Maroc, vallée du Haut Atlas) (Cagelli & Lefèvre 1995 ; Figure 4).

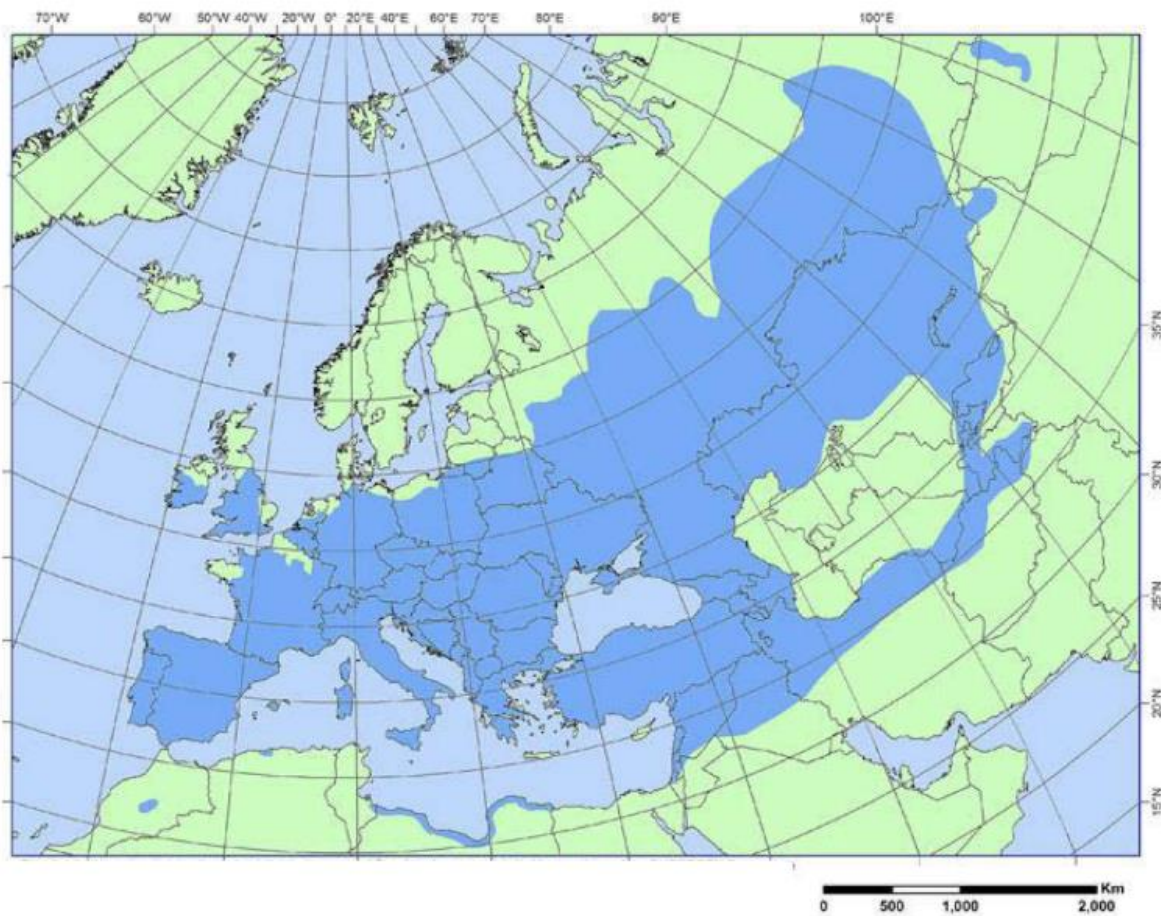


Figure 4. Aire de répartition naturelle de *Populus nigra* en Eurasie (European forest genetic resources program, Euforgen, 2015).

Le Peuplier noir se développe généralement dans des écosystèmes humides, en particulier sur les bancs alluviaux des cours d'eau. C'est une espèce structurante dans les ripisylves des milieux tempérés de l'hémisphère Nord. En France, les peuplements naturels de *P. nigra* sont présents dans la moitié Sud et à l'Est ainsi que dans la vallée de la Loire, (Villar 2011 ; Figure 5).

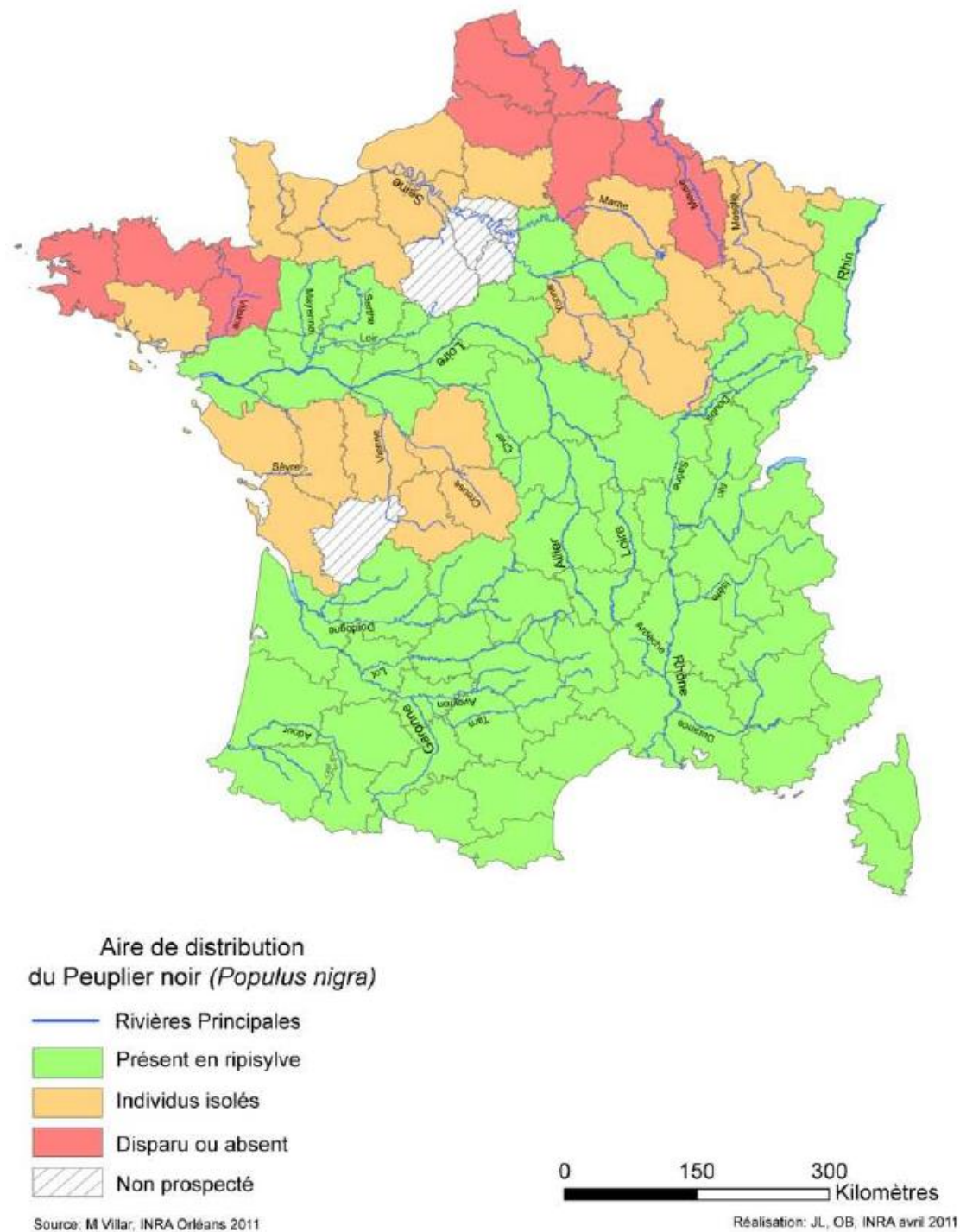


Figure 5. Aire de présence du peuplier noir (*Populus nigra* L.) par département en France (M. Villar : INRAE Orléans 2011).

Les peupliers noirs sont de grands arbres, de 30m de haut et 3m de diamètre au maximum et présentent une longévité élevée (jusqu'à 200 ans). Leur feuillage est caduc, simple et à phyllotaxie opposée. Le Peuplier noir est une espèce héliophile et pionnière des milieux riverains instables (Rameau et al. 1989). L'espèce se reproduit principalement de manière

sexuée et secondairement de manière asexuée lorsque les conditions du milieu deviennent trop difficiles. En milieu naturel, la reproduction végétative est signalée comme étant principalement une stratégie locale (Arens et al. 1998), en particulier dans les cours d'eau fortement anthropisés (Smulders et al. 2008). La reproduction végétative a lieu suivant différents processus. Les tiges drageonnantes ou l'enfouissement d'individus (lors de crues) entraînent la formation de groupes de deux à quatre arbres génétiquement identiques poussant à proximité les uns des autres dans une petite surface (Barsoum et al. 2004). D'autre part, les ruptures de branches lors des crues peuvent donner lieu à l'exportation de fragments viables en aval sur une plus grande distance (jusqu'à plusieurs km) (Barsoum 2002 ; Barsoum et al. 2004). La reproduction sexuée n'a lieu qu'une fois que les individus ont atteint leur maturité, vers dix ans (Zsuffa 1974). L'espèce est dioïque, la pollinisation est anémophile, et la dispersion des graines combine une phase aérienne et une phase aquatique (Barrat-Segretain 1996). Les fruits, des capsules ovoïdes à deux valves, libèrent les graines entourées d'un coton hydrophobe de fin avril à mi-juillet (Zsuffa 1974). Les graines ne peuvent survivre que quelques semaines et la germination a lieu en forte densité (Figure 6), parfois jusqu'à 4000 graines par mètre carré (Braatne et al. 1996), immédiatement après avoir atteint les bancs alluviaux (Barsoum & Hughes 1998). Cette étape de germination a lieu de mai à juillet selon la phénologie de libération des graines des individus femelles. Cette période clé a été qualifiée de « fenêtre de recrutement » (*recruitment box sensu* Mahoney & Rood 1998). Toutefois, cette fenêtre de recrutement est très dépendante des conditions hydrologiques et climatiques et n'advient pas tous les ans. Les conditions contraignantes du milieu, à savoir des successions de sécheresses associées à des épisodes de crues n'autorisent que de courtes fenêtres de recrutement seulement certaines années. Le Peuplier noir est une espèce qui présente une stratégie évolutive intermédiaire entre les stratégies R et K (Rameau et al. 1989) qui lui confère une bonne aptitude à résister aux contraintes et à la variabilité du milieu riverain. L'espèce produit beaucoup de graines, affiche une croissance rapide, colonise les substrats nus instables des rivières (stratégie R dans les stades pionniers) et présente, dans le même temps, une maturité tardive et une longévité importante sur les milieux stabilisés (stratégie K dans les stades post-pionniers et matures).



Figure 6. Germinations de Peupliers noirs de l'année. Les individus poussent en très forte densité (ici plus de 100 par m²) et à proximité du chenal (Photo Irène Till-Bottraud).

Les forêts alluviales sont des zones tampons entre le milieu aquatique et terrestre et représentent d'importants corridors écologiques. Elles sont source de biodiversité et abritent une multitude d'espèces faunistiques et floristiques inféodées à ce milieu. Les Peupliers noirs représentent la strate arborée de ce milieu et contribuent ainsi à la biodiversité importante observée dans les ripisylves en constituant un habitat favorable à d'autres espèces également inféodées à ce milieu (p. ex d'insectes, d'oiseaux). Ce milieu assure également un rôle important dans le stockage de l'azote et du phosphore inorganique, notamment grâce à la contribution du Peuplier noir (Naiman & Décamps 1997). Cette fonction d'épuration est également cruciale dans la gestion des intrants (azote et phosphate) d'origine agricole ; en fonction de la taille de la ripisylve, la fonction épuratrice peut représenter de 37% à 100% de réduction de la charge en azote (Ruffinoni et al. 2003). De plus, grâce à son système racinaire qui assure cohésion et fixation des alluvions, le Peuplier noir assure un rôle de stabilisation des berges (Foussadier 2003 ; Rodrigues et al. 2007), et revêt ainsi une grande importance dans la

prévention des inondations. Toutefois, ces milieux dans lesquels le Peuplier noir est inféodé sont menacés par l'activité anthropique au travers des déboisements et des aménagements agricoles et urbains (Michel 2009).

3.2. Le peuplier noir comme modèle d'étude des interactions entre individus apparentés

Au cours de la succession biogéomorphologique précédemment mentionnée, un individu de Peuplier noir isolé sur un banc alluvial exposé n'a que très peu de chances de survivre et il influe peu sur son environnement physique. Pour parvenir à résister aux contraintes mécaniques liées à l'écoulement et construire leur niche, les jeunes Peupliers noirs doivent être nombreux et agrégés. Or, en forte densité on s'attend à ce que les individus soient en compétition. Pour autant, sur les bancs alluviaux exposés aux crues, les Peupliers noirs survivent et poussent mieux en forte densité, chaque individu profitant indirectement de l'effet protecteur de ses voisins. Ce fait est compatible avec l'hypothèse du gradient de stress formulée par Bertness & Callaway (1994) qui stipule que des interactions positives telles que la facilitation peuvent remplacer la compétition en conditions de stress. La facilitation, qui est une interaction positive indirecte, a en effet été observée chez les jeunes Peupliers noirs poussant en forte densité sur les bancs alluviaux (Corenblit et al. 2009). La présence de plusieurs individus agrégés réduit la contrainte de cisaillement et les forces d'arrachement et permet une meilleure rétention des sédiments, de l'humidité et des nutriments. D'une manière générale, lorsque la facilitation a lieu entre individus d'une même espèce, les interactions deviennent symétriques et sont donc bénéfiques pour tous les individus. Ce type d'interaction (bénéfique symétrique) peut aboutir à des interactions positives comme la coopération lorsqu'elles sont directes (Chapitre I, Partie 1). Chez le Peuplier noir, cela pourrait être le cas lors de la phase de colonisation sur les bancs alluviaux instables mais également dans les stades plus avancés du cycle de vie. En effet, il a été observé des fusions de racines issues d'individus matures distincts (Corenblit et al. 2018). Les fusions racinaires observées chez *P. nigra* suggèrent l'existence d'interactions positives directes entre les individus, comme la coopération. De plus, si ces interactions positives se produisent entre individus apparentés, alors une évolution des traits de coopération est alors possible, allant même jusqu'à de l'altruisme, grâce au cadre conceptuel de la sélection de parentèle. Or, le type d'interactions chez les jeunes individus et plus particulièrement le rôle de l'apparentement dans ces interactions dans les premiers stades de vie et lors de la construction de niche restent inconnus (Figure 7).

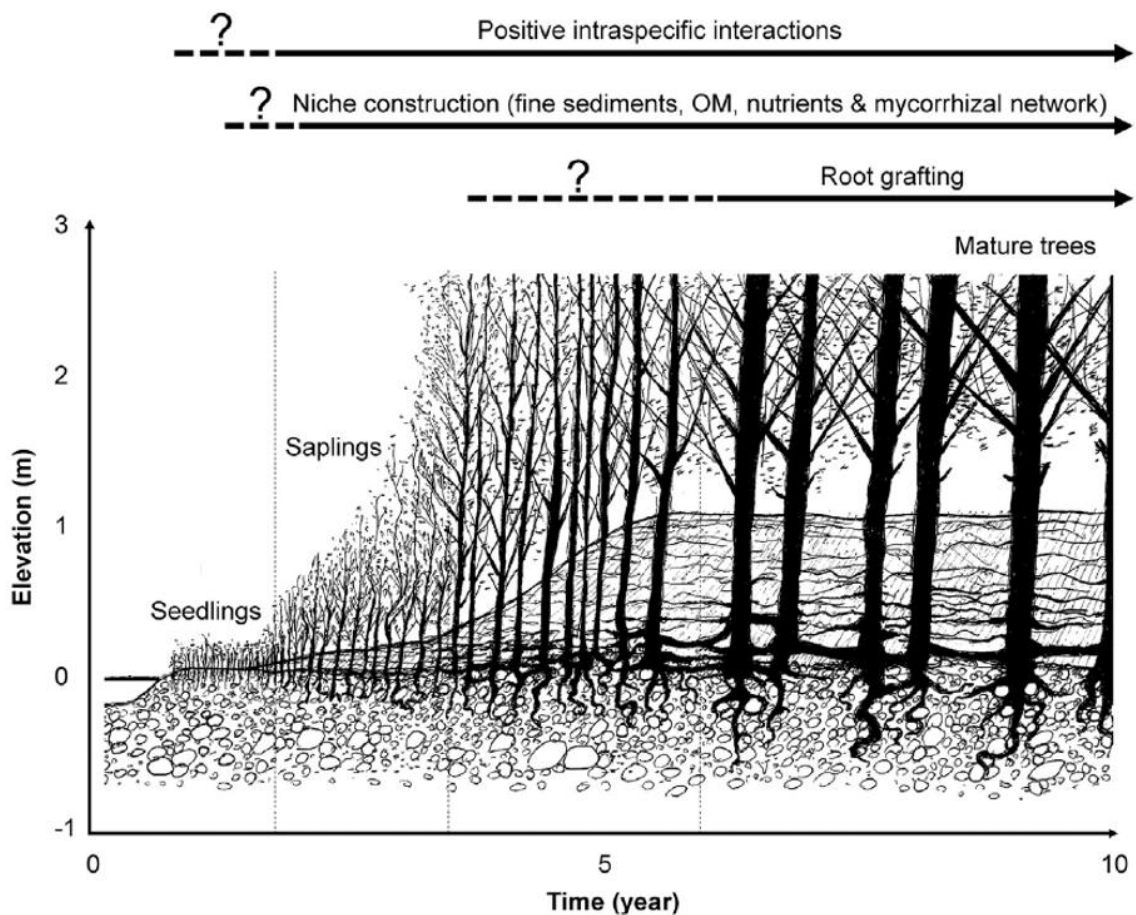


Figure 7. Modèle de modification de l'environnement (élévation en fonction du temps) par le Peuplier noir et du potentiel d'interactions positives qu'entretiennent les individus au cours du temps (Corenblit et al. 2018).

4. Problématique et organisation de la thèse

La problématique générale de cette thèse est d'identifier les interactions entre les jeunes Peupliers noirs durant les premières années de leur vie, qui correspond à la phase active de construction de niche, en fonction de leur degré d'apparement. Les objectifs de ma thèse s'articulent ainsi autour de deux grands axes complémentaires (Fig. 8), un axe 1 avec une analyse de la structure génétique spatiale (SGS) des jeunes peupliers sur le terrain ; et un axe 2 expérimental avec l'étude des interactions entre jeunes Peupliers noirs apparementés et non-apparementés). Durant les premières années de leur vie, la forte densité de plantules et le stress important auquel les individus sont soumis laissent supposer qu'il existe des interactions positives entre les individus qui favorisent leur établissement. Le cadre conceptuel de la sélection (et de la reconnaissance) de parentèle permettrait d'expliquer ces interactions. Pour

que la sélection de parentèle puisse agir, il faut, en premier lieu, que des individus apparentés soient proches les uns des autres pour pouvoir interagir. Dans un second temps, il convient de mettre en évidence des interactions positives entre les individus apparentés. En outre, ces interactions sont potentiellement dépendantes du niveau de stress hydrique auquel les individus sont régulièrement soumis. **Dans le second chapitre**, j'étudierai la structure génétique spatiale chez deux populations naturelles de Peuplier noir. Ce travail sur la structure génétique spatiale représente un prérequis pour l'étude des interactions intraspécifiques entre les Peupliers noirs. **Dans un troisième chapitre**, je présenterai la mise en place d'une expérience originale en conditions naturelles visant à tester l'hypothèse d'une construction de niche positive chez *P. nigra* et le rôle de l'apparentement entre les individus dans la performance de la construction de niche. **Dans un quatrième chapitre**, j'étudierai en conditions contrôlées, et grâce à différents proxy (croissance, trait physiologique), les interactions entre les Peupliers noirs en fonction de l'apparentement et d'un stress hydrique. Enfin, **dans le cinquième et dernier chapitre**, je synthétiserai et discuterai des résultats obtenus durant cette thèse, et de leurs implications dans les études sur les interactions entre individus, notamment chez les espèces à longue durée de vie telle que le Peuplier noir.

Problématique générale de la thèse: identifier chez le Peuplier noir les interactions entre les individus selon leur degré d'apparentement



Se battre ?

La compétition est considérée comme l'interaction principale entre individus.



S'entraider ?

Les interactions positives entre individus apparentés permettent une meilleure survie, reproduction et transmission des gènes.

Axe 1: Analyse de la Structure Génétique Spatiale (SGS) *in situ*

En populations naturelles, présence d'individus apparentés proches les uns des autres.

Échantillonnage *in situ* d'individus de 4 cohortes d'âge différent, génotypage et analyse de la SGS par cohorte.



Axe 2: Études en conditions contrôlées et non-contrôlées des interactions entre Peupliers noirs en fonction de l'apparentement

La reconnaissance de parentèle existe-t-elle chez le Peuplier noir ?

Expérimentation en conditions contrôlées. Groupes d'individus en pots d'apparentés ou non en fonction d'un stress hydrique.



Expérimentation *in situ*. Peupliers plantés en groupe d'apparentés ou non selon un gradient de stress mécanique et hydrique.



Figure 8. Problématique globale et différents axes développés dans cette thèse.

4.1. Axe 1 : Analyse de la structure génétique spatiale

Le premier axe de ma thèse (Chapitre II, organisé autour de 2 articles, l'un publié l'autre en révision) a pour objectif d'étudier dans des populations naturelles de Peupliers noirs la structure génétique spatiale (SGS). L'hypothèse testée dans cette étude est la suivante : on retrouve une SGS significative dans différentes cohortes, plus particulièrement dans les cohortes de jeunes individus, ce qui témoignerait d'une dispersion des graines en groupes d'apparentés. La présence d'individus apparentés proche les uns des autres laisserait entrevoir la possibilité d'interactions positives entre individus apparentés. Pour ce faire, j'ai étudié une population de Peupliers noirs, située dans la Réserve Nationale Naturelle du Val d'Allier (RNNVA) et une autre située dans la Garonne grâce à des données obtenues précédemment par Nadia Barsoum et Etienne Muller. La population de l'Allier présente plusieurs intérêts : elle est relativement épargnée par les impacts anthropiques, elle est assez facile d'accès et elle est bien caractérisée car elle a fait l'objet de nombreuses études scientifiques. Comme l'Allier est une rivière relativement préservée et naturelle, elle reste dynamique et son chenal est très mobile, cela implique que les Peupliers noirs sont soumis à des perturbations importantes et se retrouvent en situation de stress. De plus, on retrouve dans cette population tous les stades du cycle de vie biogéomorphologique du Peuplier noir. J'ai procédé à des échantillonnages en adoptant une approche par cohorte d'âge ; quatre classes d'âge, jeunes pousses de l'année, moins de 5 ans, environ 10 ans et plus de 20 ans. J'ai utilisé des marqueurs microsatellites pour déterminer les génotypes des individus et ainsi étudier la diversité génétique et la SGS dans les différentes cohortes.

4.2. Axe 2 : études des interactions entre jeunes Peupliers noirs.

Le second axe de ma thèse (Chapitre III et IV) a consisté à étudier expérimentalement sur le terrain et en conditions contrôlées en serre les interactions entre peupliers noirs selon leur degré d'apparentement lors de la phase juvénile.

- Pour l'expérimentation *in situ* (Chapitre III), l'objectif était double : d'une part tester de manière expérimentale la construction de niche et, d'autre part, identifier le rôle de l'apparentement et des interactions entre les individus dans le processus de construction de niche. Les hypothèses testées lors de cette expérimentation sont les suivantes : les individus en groupe survivent mieux, et parviennent à mieux construire leur niche que les individus en faible densité, grâce aux effets bénéfiques indirects de la facilitation. En outre, la construction de niche serait plus efficace dans les groupes d'apparentés car les individus, du

fait d'interactions positives, survivent mieux que les individus des groupes de non-apparentés. Pour ce faire, j'ai transplanté sur les bancs alluviaux de la rivière Allier, des boutures en groupes d'apparentés et non-apparentés (forte densité), ainsi que des individus en duels (faible densité), en fonction de gradients de stress mécaniques et hydriques.

- Pour les expérimentations en conditions contrôlées (Chapitre IV organisé autour d'un article en préparation), l'objectif était de mettre en évidence le type d'interaction en place durant la première année de croissance, qui correspond *in situ* au stade où les plantules sont en très forte densité. L'hypothèse testée ici est la suivante : en présence d'apparentés, les individus réduisent la compétition entre eux, on retrouve alors dans les pots d'apparentés des individus avec des biomasses plus faibles, et des valeurs d'absorption d'azote plus faible que dans les pots d'individus non-apparentés. Pour ces études en conditions contrôlées, j'ai récolté des graines de Peupliers noir issues de deux populations (Allier et Garonne) pour constituer les groupes d'apparentés (graines provenant de la même mère). J'ai ensuite implanté les graines dans des pots en fonction de l'apparentement avec leurs voisins et en fonction d'un niveau de stress hydrique. J'ai mesuré la croissance des individus ainsi qu'un trait physiologique complémentaire de la biomasse, l'absorption d'azote à l'aide de marquage à l'azote ^{15}N , pour déceler des différences de croissance en fonction de l'apparentement avec les voisins. Enfin, j'ai également exploré le rôle des associations mycorhiziennes dans les pots entre individus en fonction de l'apparentement des individus (toutefois ces résultats sont toujours en cours d'analyse).

4.3.Synthèse générale et perspectives

Le chapitre V est consacré à la synthèse générale des résultats obtenus au cours de ma thèse sur la reconnaissance et la sélection de parentèle chez le Peuplier noir ainsi que les limites méthodologiques de ce type d'études. Enfin je propose des perspectives méthodologiques en lien avec les études sur la reconnaissance de parentèle, telles que le défi que représente l'étude d'espèces longévives ou encore les difficultés liées à la mesure précise des coûts et des bénéfices des interactions. Cette synthèse et les perspectives de cette thèse ont servi de base de réflexion pour un article d'opinion (en annexe) qui a été soumis.

Chapitre II : Étude de la structure génétique spatiale du Peuplier noir en populations naturelles

1. Contexte

La structure génétique spatiale (SGS) correspond à la répartition non-aléatoire des génotypes dans une population naturelle (Hardy 2003). La présence d'une SGS significative peut être la résultante de pressions de sélection, d'évènements historiques de fondation et/ou d'expansion de populations. Toutefois, à une petite échelle de distance et pour des gènes non soumis à la sélection, la SGS est souvent la conséquence de la faible dispersion des graines, ce qui entraîne un processus d'isolement par la distance (c'est-à-dire une augmentation de la différenciation génétique avec la distance, Wright 1943). En effet, l'intensité de la SGS va dépendre des capacités de dispersion des espèces considérées. Contrairement aux animaux, les plantes terrestres ne se déplacent pas, elles vivent fixées à leur substrat. En revanche, elles se dispersent d'une génération à l'autre via leurs propagules (spores, graines, bulbes, tubercules ou fragments d'individus). Ainsi, l'étude de la SGS fournit des informations sur le degré de dispersion des gènes et permet ainsi de mieux comprendre les capacités de dispersion des espèces et la structuration spatiale des populations (Born et al. 2008).

La SGS peut être estimée grâce à la relation entre une mesure de l'apparentement entre des paires d'individus et la distance physique qui les sépare (Loiselle et al. 1995 ; Rousset 2000 ; Hardy 2003). L'apparentement entre individus peut être obtenu via différents estimateurs de la distance génétique entre individus (décrits dans Hardy 2003). Pour une estimation fiable, il est primordial que les marqueurs génétiques utilisés présentent un polymorphisme important, c'est-à-dire un nombre de loci polymorphes et un nombre d'allèles par locus important (Ritland 1996 ; Lynch & Ritland 1999 ; Wang 2002). Les marqueurs microsatellites, codominants, sont souvent privilégiés pour les études de la SGS car ils présentent un grand nombre d'allèles par locus (Streiff et al. 1998 ; Lynch & Ritland 1999). Dans le cas du Peuplier noir, il existe un large choix de marqueurs microsatellites utilisables (Smulders et al. 2002 ; Chenault et al. 2011 ; Faivre-Rampant et al. 2016). Après avoir génotypé les individus, on calcule le coefficient d'apparentement F_{ij} (basé sur l'estimateur de la distance génétique choisie) pour toutes les paires d'individus i et j . Pour visualiser et décrire la SGS, les valeurs des coefficients d'apparentement (F_{ij}) sont ensuite régressées sur des classes de distances spatiales entre les individus, d_{ij} , ou son logarithme, $\ln(d_{ij})$, fournissant les pentes de régression b_d et b_{Ld} ,

respectivement. Ces pentes permettent de tester l'intensité de la SGS (Vekemans & Hardy 2004). Une erreur commune d'interprétation consiste à dire que la SGS est présente jusqu'à une distance seuil, à partir de laquelle F_{ij} atteint zéro. Cependant, cette distance dépend du plan d'échantillonnage et n'est pas caractéristique de la répartition des individus dans la population étudiée. Elle correspond à la distance à laquelle les individus sont, en moyenne, aussi semblables que deux individus pris au hasard dans la population (Gaudeul & Till-Bottraud 2008). À noter que seule la façon dont évoluent les valeurs F_{ij} avec la distance est pertinente pour décrire la SGS. Toutefois, il existe un cas où une distance limite peut être définie : si F_{ij} diminue régulièrement jusqu'à une certaine distance x , sans montrer d'autre tendance, on peut dire qu'une SGS est présente jusqu'à x . Toutefois, pour être certain que F_{ij} reste stable au-delà de x , il convient d'échantillonner un grand nombre d'individus (Vekemans & Hardy 2004).

La SGS peut varier au cours du cycle de vie d'une espèce. Berens et al. (2014) ont montré chez une espèce d'arbre d'Afrique, *Prunus africana*, que l'intensité de la SGS diminue entre les stades juvéniles et jeunes adultes. Les auteurs proposent qu'une mortalité non-aléatoire des individus, dans ce cas une mortalité plus importante entre apparentés, entraîne cette diminution de la SGS au stade jeune adulte. De même, Zhou & Chen (2010) ont trouvé une plus forte SGS à une échelle fine (<10m) dans les stades juvéniles chez *Ficus cyrtophylla*. Les auteurs expliquent que cette plus forte SGS au stade juvénile pourrait être le résultat d'une dispersion non-aléatoire des graines ; des paquets de graines apparentées issus d'un même arbre-mère disperseraient ensemble. La perte de la SGS dans les stades adultes serait la conséquence d'une forte compétition entre individus lors du recrutement, ce qui éliminerait un grand nombre d'individus apparentés (Zhou & Chen 2010). Ces exemples suggèrent que l'étude de la structure génétique spatiale à fine échelle spatiale, et en fonction des différents stades de vie, pourrait être une approche intéressante pour potentiellement identifier des processus écologiques telles que les interactions entre individus.

2. La SGS dans différents stades de vie du Peuplier noir : articles 1 et 2

2.1. Objectifs

Les deux premiers articles de cette thèse traitent de l'étude de la SGS, plus particulièrement de la SGS à une échelle très fine (*Fine-scale Spatial Genetic Structure* FSGS en anglais, terme que je reprends dans les articles) et de son évolution dans quatre cohortes de classes d'âges différentes chez le Peuplier noir : une cohorte de juvéniles de l'année (<1 an), une de jeunes

individus d'environ 5 ans, une d'individus d'âgés d'environ 10 ans, et une d'individus âgés de plus de 20 ans. Dans le cadre de cette thèse, l'étude de la SGS apparait comme première étape. En effet, une SGS significative signifierait que des individus apparentés sont retrouvés proches les uns des autres, et que donc, des interactions positives entre individus apparentés sont envisageables. La présence d'individus apparentés proches les uns des autres est un prérequis dans le cadre de la sélection de parentèle. Les deux articles présentés dans ce chapitre étudient la SGS à une échelle très fine au sein de deux populations naturelles de Peuplier noir situées dans deux systèmes hydrographiques différents en France : l'Allier et la Garonne. Le premier article présente la SGS à une échelle fine (mètre) dans les cohortes de jeunes individus (environ 5 ans) jusqu'aux cohortes d'individus plus âgés et matures sur le plan de la reproduction sexuée (<20ans). Le second article complète cette première étude, par l'échantillonnage d'une cohorte de juvéniles de l'année 2019 dans la population de l'Allier (stade qui n'était pas présent lors de notre première étude). L'étude de la SGS à très petite échelle (centimètre) chez les juvéniles de l'année apporte en plus, d'une indication au sujet de la distance et potentiellement de la modalité de transport des graines.

Ces deux articles sur la SGS à fine échelle ont pour but de répondre aux questions suivantes :

- Les deux populations naturelles de Peupliers noirs étudiées présentent-elles une structure génétique spatiale ? Retrouve-t-on une SGS significative dans toutes les cohortes étudiées (article 1) ?
- La dispersion des graines est-elle homogène ? c'est-à-dire, les graines d'une même plante mère sont-elles dispersées en paquets cohésifs groupes, ou bien sont-elles mélangées avec les graines provenant d'autres arbres mères (article 2) ?
- Quels sont les facteurs environnementaux (stress environnemental, impact des peupliers sur leur environnement, type d'interactions entre individus, etc.) qui permettraient d'expliquer les éventuelles variations de la SGS entre les cohortes (articles 1 et 2) ?

2.2.Site d'étude

Le site d'étude de la population de l'Allier correspond à un secteur de 1.6km de longueur de la rivière Allier au sein de la Réserve Naturelle Nationale du Val d'Allier (RNNVA) (Figure 9). Ce site a été choisi car il permet de disposer des différentes cohortes d'âge. Ce tronçon représente le cœur de la réserve et est très peu perturbé par les activités humaines. En effet, contrairement à la plupart des rivières européennes, le régime d'écoulement le long du cours

inférieur de la rivière Allier est peu régulé (absence d'aménagements), ce qui fait que la morphodynamique sur ce site n'est que modérément impactée par les activités humaines (Garófano-Gómez et al. 2017). L'érosion des berges dans les concavités des méandres de l'Allier et la migration active et récurrente du chenal favorisent la formation de bancs alluviaux propices à la colonisation par le Peuplier noir (Vautier et al. 2016). Le déplacement progressif du chenal permet ainsi des épisodes de recrutement périodiques de Peupliers noirs, résultant en différentes cohortes poussant en bandes allongées parallèles au chenal principal (Hortobágyi et al. 2017a, b ; 2018).



Figure 9. Prise de vue aérienne du site d'étude de la RNNVA. Les trois bancs sur lesquels ont été échantillonnés les individus sont entourés en rouge. (Photo L. Mazal).

2.3.Stratégie d'échantillonnage

Dans l'article 1, 349 Peupliers noirs appartenant à trois cohortes d'âge différentes (jeunes de 5 ans, intermédiaires de 10 ans et âgés de >20 ans) ont été échantillonnés dans la population de l'Allier et génotypés à l'aide de huit marqueurs microsatellites. Cet

échantillonnage a été complété par 450 individus, avec les trois mêmes classes d'âge, dans une autre population échantillonnée sur les bords de la Garonne dans l'étude de Barsoum et al. (2004) (5 marqueurs microsatellites). Dans l'article 2, 360 individus appartenant à la cohorte des juvéniles de l'année (individus âgés de quelques mois) ont été échantillonnés et génotypés à l'aide de 12 marqueurs microsatellites. Pour les deux études, cette approche par cohorte est couplée à une échelle d'analyse fine (de l'ordre du mètre pour les trois cohortes de l'article 1 et du centimètre pour la cohorte des juvéniles de l'année de l'article 2).

L'originalité de ces études réside dans la très fine échelle utilisée lors de l'échantillonnage qui permet la prise en compte de la zone d'interaction des individus. La zone d'interaction des individus correspond à la zone dans laquelle les individus interagissent entre eux et qui s'étend de quelques centimètres à quelques mètres d'après en fonction de l'âge des individus (Fajardo et al. 2016). En effet, la zone d'interaction des individus croît au fur et à mesure que les individus grandissent et donc, au cours de sa vie, un individu interagira avec des individus de plus en plus éloignés. Ici, l'intérêt d'étudier la SGS à l'échelle de la zone d'interaction des individus est que l'on peut alors appréhender le type d'interactions qui pourraient avoir lieu entre les individus en fonction des différents stades de vie.

3. Résultats et discussion des études sur la SGS en populations naturelles

Ces deux études ont mis en évidence une variation de la SGS en fonction des stades de vie chez le Peuplier noir. Pour la cohorte de juvéniles de l'année dans l'Allier, l'absence de SGS semble indiquer une dispersion homogène des graines. En revanche, nous avons détecté une SGS significative dans l'Allier et la Garonne au stade suivant, c'est-à-dire les cohortes de jeunes individus d'environ 5 ans. Ce résultat pourrait indiquer que la survie et la mortalité des individus durant leurs premières années de vie n'est pas aléatoire. Dans les cohortes des individus d'environ 10 ans et des individus âgés de plus de 20ans, l'absence d'une SGS significative pourrait signifier que des individus apparentés ont disparu.

Dans la cohorte des juvéniles de l'année, la zone d'interaction des individus est faible (quelques centimètres). Puisque la dispersion des graines est homogène (SGS non-significative dans cette cohorte) on peut supposer que les voisins les plus proches d'un individu ne lui sont pas apparentés. Dans cette première cohorte, la plupart des ressources ne sont pas limitantes car elle s'installe sur un substrat nu peu concurrentiel ; les individus sont proches de l'eau et bénéficient des nutriments déposés par la rivière. Ainsi, les principales interactions qu'un

individu entretiendrait avec ses voisins les plus proches seraient neutres (i.e. amensalisme, neutralisme). Cependant, des travaux de biogéomorphologie ont démontré l'occurrence au stade jeunes individus d'environ 5ans, d'une interaction positive indirecte entre individus, de la facilitation, qui est rendue possible par la très forte densité initiale de plantules (> 100 individus par m^2 que nous avons pu observer sur les bancs de l'Allier). Les individus placés au centre et à l'aval d'une unité dense de recrutement sont protégés des contraintes mécaniques par les individus placés en amont et sur la marge des unités de recrutement (Gurnell et al. 2005 ; Corenblit et al. 2016b ; Hortobágyi et al. 2018). Lorsque les individus grandissent, leur zone d'interaction s'étend également (Tableau 2, article 2) car les individus occupent un volume plus important dans l'espace ; les racines s'enfoncent alors plus profondément dans les sédiments accumulés grâce à l'effet d'obstacle à l'écoulement du groupe et les racines adventives s'étendent de plus en plus loin sur la dimension horizontale (Corenblit et al. 2018). Ainsi, au cours de la construction de niche, les individus interagissent avec des individus de plus en plus éloignés et ont par la même occasion de plus en plus de chance d'interagir avec des individus apparentés. En effet, bien que la SGS ne soit pas significative dans la cohorte des juvéniles de l'année, nous avons tout de même observé la présence de quelques individus apparentés au sein des unités de cette cohorte. Si un individu entretient alors des interactions avec un individu apparenté et que ces interactions sont positives (c'est-à-dire facilitation, coopération), cela peut entraîner une meilleure survie pour les individus apparentés. Si les individus apparentés survivent mieux que des individus non-apparentés (grâce aux interactions positives qu'ils entretiennent) alors on peut observer plus d'individus apparentés proches les uns des autres, ce qui correspond à une SGS significative. C'est effectivement ce que l'on observe au stade suivant dans la cohorte des jeunes individus d'environ 5 ans. Ce stade correspond à la phase biogéomorphologique du cycle de vie du Peuplier noir (décrit dans le chapitre I, partie 2, figure 2) durant laquelle les individus ont un impact important sur le milieu. À mesure que les Peupliers noirs progressent en âge, les contraintes locales du milieu diminuent grâce à leur action de construction de niche (Corenblit et al. 2016b). De plus, la présence de clones aux localisations exposées renforce cette construction de niche. En effet, nous avons également observé une présence significativement plus importante de clones dans les zones les plus exposées aux contraintes mécaniques lors des crues, c'est-à-dire à l'amont des groupes d'individus et au niveau des zones de concentration de l'écoulement. La présence de ces clones dans les zones les plus exposées pourrait renforcer à la fois la construction de niche par piégeage des sédiments et également la facilitation par effet de protection face aux contraintes mécaniques et via l'accumulation locale des ressources et l'amélioration des conditions

d'habitats. Aussi, nous pouvons considérer que la stratégie individuelle de production des clones renforce la construction de niche et bénéficie ainsi aussi aux autres individus. Les Peupliers noirs établis piègent désormais ensemble une quantité importante de sédiments et améliorent ainsi leurs conditions environnementales locales tout en réduisant les contraintes, notamment mécaniques, car les chances de destruction ou d'arrachement des individus par les crues diminuent de manière drastique (Corenblit et al. 2018). Les contraintes étant réduites, on peut alors s'attendre à un changement dans le type d'interaction d'après l'hypothèse de gradient de stress (Bertness & Callaway 1994). Les individus se retrouvant dans un environnement stable et plus favorable entretiendraient alors des interactions négatives, comme la compétition, car à mesure qu'ils grandissent, ils ont besoin de toujours plus de nutriments, qui sont désormais limités à cause des besoins plus importants des arbres voisins. Ceci correspond au phénomène d'auto-éclaircissement (*self-thinning* en anglais, Yoda et al. 1963 ; White & Harper 1970), qui tend à réduire de manière significative la densité des arbres ce qui correspond aux densités plus faibles de Peupliers noirs observées dans les cohortes plus âgées (observée dans les deux articles et de manière générale, p.ex. Corenblit et al. 2016a). Ces interactions négatives s'observeraient également entre individus apparentés, ce qui entraînerait la disparition d'individus apparentés proches les uns des autres et *in fine*, l'effacement de la SGS à ces stades avancés. Seuls quelques individus d'un génotype donné, *in fine* les plus compétitifs hors stage d'établissement, demeurent dans la ripisylve et assurent la reproduction sexuée, potentiellement durant des dizaines d'années.

Enfin, les résultats obtenus dans nos deux études révèlent également que pour l'ensemble des individus une forte diversité génétique dans les populations de l'Allier et de la Garonne. Cette diversité génétique est même plus importante que dans la plupart des autres populations d'Europe (voir discussion article 1). Pour les populations étudiées de l'Allier et de la Garonne, il n'existe pas de barrières physiques, comme les barrages, qui freinent le flux de gènes et la dispersion des individus au sein de la population. Les Peupliers noirs sont abondants à l'aval et à l'amont de nos deux sites d'études et forment ainsi de grandes populations avec une bonne connectivité. Cette situation, associée aux flux élevés de pollen chez les arbres (Austerlitz et al. 2000) facilite le brassage génétique et contribue ainsi à la forte diversité observée. En ce qui concerne la population de l'Allier, La grande diversité génétique de notre population située dans une réserve naturelle où le régime d'écoulement est largement non régulé et où la morphodynamique n'est que modérément impactée par les activités humaines

(Garófano-Gómez et al. 2017), souligne l'importance de cette population comme atout pour la conservation des ressources génétiques du Peuplier noir (Villar & Forestier 2009).

4. Article 1: Fine-scale spatial genetic structure and intra-specific interactions of *Populus nigra* within a natural river corridor along the lower Allier River (France)



Fine-scale spatial genetic structure and intra-specific interactions of *Populus nigra* within a natural river corridor along the lower Allier River (France)

Lucas Mazal^{a,*}, Dov Corenblit^a, Nadia Barsoum^b, Johannes Steiger^a, Leif Skot^c, Boris Fumanal^d, Irène Till-Bottraud^a

^a Université Clermont Auvergne, CNRS, GEOLAB, F-63000 Clermont-Ferrand, France

^b Centre for Ecosystems, Society, and Biosecurity, Forest Research, Alice Holt Lodge, Farnham, Surrey GU10 4LH, UK

^c Aberystwyth University: Aberystwyth, Ceredigion, GB

^d Université Clermont Auvergne, INRA, UMR 547 PIAF, F-63000 Clermont-Ferrand, France

ARTICLE INFO

Keywords:

Black poplar
Clonality
Density-dependent processes
Facilitation
Microsatellites
Population genetics

ABSTRACT

Spatial genetic structure (SGS) studies contribute to our understanding of gene flow and species dispersal. Only a few studies have linked the spatio-temporal pattern of SGS and intra-specific interactions. Black poplar (*Populus nigra* L.) is a threatened pioneer riparian tree species along many rivers across Europe. We studied its SGS in cohorts of varying ages at a fine-scale (i.e. at distances including the zone of influence between individuals) to better understand local patterns of dispersal and intra-specific interactions during early life-stages. We genotyped 349 *P. nigra* individuals in three gravel bars along a 1.6 km reach of the Allier River in the Réserve Naturelle du Val d'Allier, central France. We found high genetic diversity values ($H_e = 0.860$) thus identifying this site as important for the conservation of *P. nigra* genetic diversity. We also found significantly more clones in locations exposed to the river flow compared with less exposed locations. These clones offer mechanical protection and habitat improvement (through facilitation) to individuals in close proximity. A significant fine-scale SGS was observed in the youngest cohort at the gravel bar scale while none was observed in the older cohorts or at the river reach scale. This pattern was confirmed by a reanalysis of published data on the Garonne River. A shift in intra-specific interactions, from facilitation to competition through self-thinning, could explain the loss of SGS in older cohorts. This highlights the importance of shifts in intraspecific interactions through life and their consequence on population genetic structure.

1. Introduction

Spatial genetic structure (SGS), defined as the non-random spatial distribution of genotypes, characterizes the relationship of relatedness estimates between pairs of individuals and their physical proximity (Loiselle et al., 1995; Hardy, 2003) with positive spatial genetic structure commonly interpreted as a sign of restricted gene flow. Thus, patterns of dispersal of pollen and seeds have important consequences for the SGS (Banks et al., 2013). However, density-dependent, biotic interaction processes may alter the SGS of plant populations generated by dispersal. For example, the thinning process in maturing forests may change their genetic composition and structure by removing groups of siblings (Yoda et al., 1963; Harper, 1977). Biotic interactions are likely to change over life stages, especially when the environment changes as well. The stress gradient hypothesis (Bertness and Callaway, 1994)

predicts that different stress levels will change the type of interaction between individuals from positive (i.e. facilitation in stressful environments) to negative (i.e. competition in benign environments). As most plants are not capable of movement, they will be in contact with their direct neighbours throughout their lifetime, and plant interactions occur where plants overlap their 'zones of influence', e.g. among immediate neighbours at fine spatial scales (Stoll and Weiner, 2000). In addition, the SGS pattern could in turn influence what type of biotic interaction will take place among the immediate neighbours on plants (Fajardo et al., 2016). Few studies have linked intra-specific interactions and the pattern of SGS within populations (Till-Bottraud et al. 2012; Segovia et al., 2015). Studies of SGS in plants generally address large geographic areas (Hardy, 2003; Kettenring et al., 2019; González-Robles et al., 2020) and sampling often neglects the scale of the "zone of influence" of the studied species. Over smaller areas, SGS is often referred to as "fine

* Corresponding author.

E-mail address: lucas.mazal@uca.fr (L. Mazal).

<https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151763>

Received 16 September 2020; Received in revised form 25 November 2020; Accepted 30 December 2020

Available online 5 January 2021

0367-2530/© 2021 Elsevier GmbH. All rights reserved.

scale genetic structure" (FSGS), but the smallest distances studied vary greatly among plant types. In herbaceous plants, studies are at the scale of metres (Ning et al., 2018; Loh et al., 2020) whereas in trees it is usually the scales of kilometres (Born et al., 2008; Sagnard et al., 2011; Deng et al., 2020). In the past few years, FSGS studies in trees have been conducted on smaller scales (Kitamura et al., 2018; Twyford et al., 2020) but little is known at the scale of a few meters or less. In the following, we will use "fine-scale spatial genetic structure" (FSGS) to refer to scales including the distance at which individuals interact with each other (i.e. including the zone of influence).

Populus nigra L. (Salicaceae), the black poplar, is a pioneer tree growing in natural river corridors in Europe. It is considered as a priority for research and conservation because human activities have severely reduced population sizes and increased population isolation (Lefèvre et al., 1998; Villar and Forestier, 2006). Additionally, poplar populations in their early life stages (<15 years) can have a significant effect on hydrogeomorphological processes, fluvial landforms and related habitat conditions by trapping huge amounts of fine sediment, nutrients and organic matter (Hughes and Rood, 2003; Corenblit et al., 2016a). This ecosystem engineering effect (*sensu* Jones et al., 1994) is maximised where saplings grow in high densities. Sediment and organic material accretion improve resistance to mechanical stress but also improve poplar survival and growth (Corenblit et al., 2014). Intra-specific facilitation is supposed to be a major driver at the establishment stage in densely populated recruitment bands or patches (Barsoum, 2002; Corenblit et al., 2014, 2018), and may correspond to a positive niche construction effect *sensu* (Oetting et al., 1995). In this context, the fine scale genetic structure could provide valuable information on the colonization process of alluvial bars by *P. nigra* within the fluvial corridor. Moreover, the feedbacks between FSGS and intra-specific interactions and their impact on seedling establishment and population genetic diversity and structure remain unexplored.

The aims of this study were to understand local patterns of dispersal and intra-specific interactions under natural conditions during the early life-stages of *P. nigra*. To do so, we explored the FSGS (at a meter scale or less) of three different cohorts of black poplar over a 1.6 km reach of the Allier River (France) located in a nature reserve. We used microsatellite markers that allowed us to estimate the genetic diversity of the population. As vegetative propagation was identified in the population, we investigated its geographic distribution, in particular in relation to topography using a digital elevation model (DEM) of this reach of the Allier River. The originality of the present study lies in the very fine scale (metric) genetic structure approach combined with the comparison between different cohorts.

2. Material and Methods

2.1. Study Species

Populus nigra L. (Salicaceae) is a fast-growing tree species with a good tolerance to submersion, sediment burial and high temperatures (Chamaillard, 2011). The species is dioecious and wind pollinated. Seed dispersal combines a wind-mediated phase often followed by a secondary hydrochorous phase (Barrat-Segretain, 1996; Karrenberg et al., 2002). The seeds are short-lived (they cannot survive more than a few weeks), and germination only occurs immediately after arrival on suitable bare moist alluvial bars (Barsoum and Hughes, 1998). As a pioneer species, the eco-hydrological conditions for regeneration include freshly disturbed, competitor-free sediments. Prime seedling recruitment habitat in the active alluvial zone occurs at the immediate margins of the main or secondary channels and is highly dependent on water table level fluctuations (Corenblit et al., 2014). Harsh summer (drought) and winter (submersions, erosion and/or burial) conditions on alluvial bars allow seedlings to establish only during restricted time periods, not necessarily every year, and on areas of the alluvial bars that are close enough to the water resource to permit the roots to track the water table

during the dry season (i.e. recruitment box *sensu* Mahoney and Rood, 1998; Barsoum and Hughes, 1998; Guillooy et al., 2011; Stella and Battles, 2010). Suitably positioned seedlings on alluvial bars near the main channel generally form more or less elongated recruitment bands or patches composed of individuals of the same age (a cohort). Such spatial patterns suggest that a significant proportion of seeds are transported by the river. Following the dispersal and early establishment phase, subsequent sapling development (first 3 years according to Cooper et al., 1999) is governed by strong feedback mechanisms between plants and hydro-geomorphological processes (i.e. water flow, sediment transport and landform construction).

P. nigra is additionally capable of vegetative reproduction: one individual can produce multiple shoots, or ramets, which all share the same multilocus genotype (MLG, *sensu* Arnaud-Haond et al., 2007). From here on, we will use ramets to refer to the different shoots originating from one individual MLG. In highly dynamic rivers, vegetative reproduction can be a significant alternative mode of recruitment (Barsoum et al., 2004; Francis et al., 2004) and can complement sexual reproduction in colonizing new areas (Tinschert et al., 2020). However, vegetative reproduction is reported to be a primarily local strategy, especially in disturbed environments (Arens et al., 1998; Smulders et al., 2008).

2.2. Study site

The study site was located along the lower reaches of the Allier River in the Réserve Naturelle Nationale du Val d'Allier, near Châtel-de-Neuvre (Fig. 1; 46°25'06.5"N, 003°19'43.2"E; 220 m a.s.l.) in central France. Contrarily to most European rivers, the flow regime along the lower reaches of the Allier River is largely unregulated and morphodynamics within the Nature Reserve are only moderately impacted by human activities (Garófano-Gómez et al., 2017). Bank erosion in the outer bends of meanders and recurrent active channel migration promote the formation of bare gravel bars suitable for *P. nigra* regeneration. The progressive shifting of the river channel allows for periodic recruitment episodes, resulting in different aged cohorts of *P. nigra* recruits growing in elongated bands parallel to the main channel (Hortobágyi et al., 2017).

2.3. Sampling strategy

We sampled same-age individuals over very short distances within recruitment bands. Three gravel bars were selected for this study along a 1.6 km reach of the Allier River. We sampled 21 groups of 15-20 individuals. This sampling strategy ensured that we incorporated a broad range of distances between individuals: from a few centimetres to 1.6 km (Fig. 1). The mean distance between individuals from a same patch was 12.33 m. Each individual was georeferenced in the field using a GPS Trimble GEO7X™ with a decimetric precision. Groups of individuals were categorised into three age cohorts: 'young' (less than 5 years old), 'middle-aged' (approximately 10 years old) and 'old' (more than 20 years old), based on their appearance in aerial photographs (we used all the available aerial photographs, i.e. 1992, 1997, 1998, 2002, 2009, 2013 and 2016). During the sampling period in November and December 2017, we collected cuttings for DNA extraction and tree genotyping since no leaves were available in winter. We collected cuttings from a total of 28 'young' individuals, 276 'middle-aged' individuals and 44 'old' individuals (total of 348 individuals sampled). Cuttings were wrapped in wet tissue and stored in the laboratory at 4°C for 3 weeks prior to DNA extraction.

2.4. DNA extraction and genotyping

Cambium fragments were collected from the cuttings in the laboratory and stored in silica gel to promote rapid tissue desiccation, thereby avoiding DNA degradation. We used 8 unlinked codominant

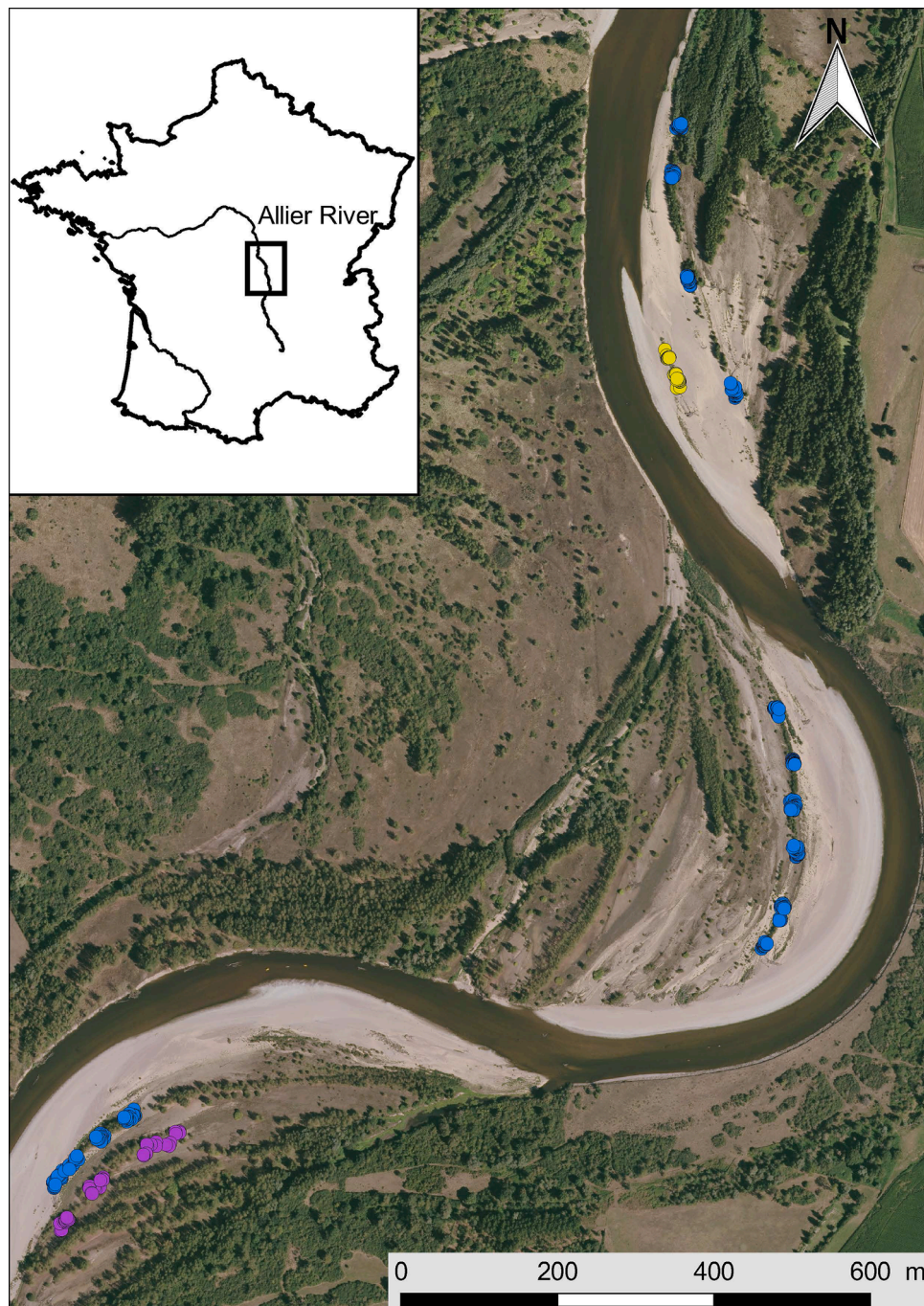


Fig. 1. Aerial photograph of the Allier River study reach, showing the position of the *P. nigra* saplings/trees sampled along three gravel bars. Colours represent the age of the individuals sampled; purple: old individuals; blue: middle-aged individuals and yellow: young individuals. River flow direction is from South to North.

microsatellites (SSR) markers to genotype individuals: WPMS13, WPMS22 (Smulders et al., 2002), PMGC2385, PMGC93, PMGC2578, PMGC14, GCPM2995 and ORPM221 (Chenault et al. 2011; Faivre-Rampant et al. 2016). Markers were arranged in 2 multiplexes. Multiplex1: ORPM221, GCPM2995, WPMS13, WPMS22; Multiplex2: PMGC93, PMGC2385, PMGC2578, PMGC14. We used indirect tagging with M13-tailed primer method (Oetting et al., 1995). In this method, instead of synthesizing one specific fluorescently labelled primer for each SSR marker, only a dye-labelled M13 primer is needed.

The polymerase chain reaction was carried out in a volume of 10 μL , which contained 2.5 μL of DNA (at 10 ng/ μL) and 7.5 μL of the following mix: 5 μL Master mix (AmpliAq Gold™ 360), 0.5 μL primer mix (labelled with M13 fluorochromes Applied Biosystems™ 6-FAM, NED,

PET and VIC), 0.05 μL tagged M13 primer and 1.95 μL H₂O. The profile of the touchdown phase with 7 cycles was as follow: 95°C for 30s, 62°C for 30s and 72°C for 30s, with a temperature reduction of -1°C per cycle. The 30 classical PCR cycles were as follow: denaturation at 95°C for 30s, annealing at 55°C for 30s and extension at 72°C for 30s. The M13 tail and fluorochromes were bound during 8 cycles with the following thermal profile: 95°C for 30s, 56°C for 30s and 72°C for 30s. The final extension step was 72°C for 5 min. The PCR products were run in an automatic sequencer (96 capillars 3750xl DNA Analyser Applied Biosystems™). Electropherograms were analysed using GeneMapper™ v.5. To test reproducibility, 16 randomly chosen individuals were replicated in the genotyping. No error was detected.

2.5. Genetic analyses

Two individuals were removed because of missing data for two loci. Loci were tested for null allele frequencies with Brookfield's methods (Brookfield, 1996) using Microchecker v2.2.3 (Van Oosterhout et al., 2004). The GCPM2995 marker presented a high null-allele frequency (Table 1) and was therefore removed from the dataset. To estimate the discrimination power of the dataset, we calculated the probability of sampling two different genotypes with the same multilocus SSR phenotype (probability of identity) with one to seven markers using GenAEx v6.5 (Peakall and Smouse, 2012). This probability decreased from 9.9×10^{-2} to 4.6×10^{-3} with one marker (depending on the marker), and reached a plateau around 3×10^{-7} with five markers suggesting a high discrimination power of our seven markers combination (see supplementary material Fig S1). Clones were identified using the "Multilocus matches" procedure from GenAEx.

2.6. Genetic diversity

As high levels of clonality can have a significant impact on SGS because some multilocus genotypes can be overrepresented over small distances (Chenault et al., 2011), we kept only one ramet per multilocus genotype when two or more ramets were present, resulting in a dataset of 280 multilocus genotypes. We estimated allele frequencies, total and effective number of alleles, expected and observed heterozygosities and inbreeding coefficient using SPAGeDi 1.5 software (Hardy and Vekemans, 2002). Genetic structure was analysed using the STRUCTURE 2.3.4 software (Pritchard et al., 2000), with 20 runs, a burnin period of 100 000 iterations followed by 200 000 additional MCMC iterations, with an admixture model, uncorrelated allele frequencies and recessive alleles. The best number of clusters (K) was estimated using the ΔK method of (Evanno et al., 2005) and visually verifying the highest values of LnP.

2.7. Spatial genetic structure

SGS was assessed for the whole population and within sampling groups (FSGS) for each age cohort using SPAGeDi 1.5 software (Hardy and Vekemans, 2002). Loiselle multilocus kinship coefficients, R_{ij} (Loiselle et al., 1995), were calculated between each pair of individuals. Because R_{ij} is a kinship coefficient relative to the population mean, negative values can result, meaning that two individuals are less related on average than randomly selected individuals from the population (Hardy, 2003). Kinship coefficient values were averaged within distance classes (d), giving $F_{(d)}$ and plotted against geographical distances. Ten classes were formed manually. Significance was tested by running permutations of the spatial position of individuals 10,000 times, yielding a 95% confidence interval for $F_{(d)}$ for each distance class.

Sibship structure was analysed using the software COLONY (Wang,

2004; Wang and Santure, 2009; Jones and Wang, 2010). For each pair of samples, COLONY computes the likelihood of assignment into half sibs (one parent in common), full sibs (same mother and father) or clones. We ran COLONY using the dataset containing one ramet per multilocus genotype (280 samples). In order to find the best assignment with the maximum likelihood, we chose the "Long run", "Full likelihood" and "High precision" computing options, together with no update of allele frequencies, no sibship size prior, dioecious species with male and female polygamy, and no known parental genotypes or sibships.

2.8. Clonality

Using the complete dataset, we estimated clonality as:

$$1 - \left(\frac{G - 1}{N - 1} \right),$$

with N , the number of samples and G , the number of multilocus genotypes (Arnaud-Haond et al., 2007). The location and elevation (over a range of a few meters) of sampled saplings were plotted on a digital elevation model (DEM) of the Allier River using QGIS© v2.18.21 (QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.org>)

Statistical analyses were performed using R©v3.5.1. (R Development Core Team, 2005). To test for differences in the spatial elevational and age distributions of replicated genotypes, we conducted non-parametric test (normality of the data were tested using Shapiro-Wilk). We conducted Wilcoxon test to test for differences in the distribution of elevation values of replicated and non-replicated genotypes. We conducted Fisher exact tests to test for differences in proportion of replicated genotypes in relation to their position along recruitment bands; centre of a band versus its upstream and downstream ends (i.e. the extremities of a band) and their age-class. To test for a change in density with cohort age, we compared the within-group distance between individuals using a non-parametric Dunn test of multiple comparisons. Because of unequal sample sizes among the cohorts, the test was performed on all the groups of young and old individuals and two sets of three randomly chosen groups of middle-aged individuals.

3. Results

3.1. Genetic diversity

Genetic diversity was high in our sample population ($H_e = 0.859$) and was comparable among the three age classes (young, $H_e = 0.858$; middle-aged, $H_e = 0.859$; old $H_e = 0.848$; Table 2). The effective number of alleles, NA_e , was 10.79 (Table 1). The multilocus inbreeding coefficient was low ($F_{is} = 0.011$). Our F_{is} value does not show deviation from Hardy-Weinberg equilibrium (p-value = 0.240) indicating no population sub-structure. This absence of population subdivision was also

Table 1

Population genetic parameters of the Allier population for each locus and all loci combined. N = number of individuals; Na = total number of alleles; NA_e = effective number of alleles (Nielsen et al. 2003); H_e and H_o = expected and observed heterozygosities, respectively; F_{is} = inbreeding coefficient; P -value ($F_{is} \neq 0$) = the p-value of the permutation test. Na , NA_e , H_e , H_o , and F_{is} values were calculated using one sample per multilocus genotype (i.e. $N = 280$). *except the GCPM2995 marker which was removed from the analysis because of the high null allele frequency.

Locus	N	Null allele frequency	Na	NA_e	H_e	H_o	F_{is}	P -value ($F_{is} \neq 0$)
GCPM2995	280	0.137	15	5.88	0.830	0.312	0.312	0.000
ORPM221	280	-0.010	15	8.39	0.881	0.896	-0.018	0.401
PMGC14	280	0.004	7	3.92	0.745	0.739	0.008	0.801
PMGC93	280	0.009	6	4.18	0.761	0.741	0.026	0.409
PMGC2578	280	-0.007	18	6.29	0.841	0.853	-0.014	0.554
PMGC2385	280	0.026	32	20.81	0.952	0.896	0.059	0.000
WPMS13	280	-0.010	15	8.04	0.876	0.893	-0.020	0.372
WPMS22	280	0.014	43	23.88	0.958	0.929	0.031	0.020
All markers*	280	n.a.	19.43	10.79	0.859	0.850	0.011	0.179

Table 2

Population genetic parameters of the different age cohorts sampled along the Allier (all samples of a given age cohort are combined). *N*, number of individuals; *G*, number of multilocus genotypes; Clonality; *Na*, total number of alleles; *NAe*, effective number of alleles (Nielsen et al. 2003); *He* and *Ho*, expected and observed heterozygosities, respectively; *F_i* inbreeding coefficient; *P* value (*F_i* ≠ 0), *p* value of the permutation test. *Na*, *NAe*, *He*, *Ho* and *F_i* values were calculated using one ramet per multilocus genotype.

Cohort	Age (years)	<i>N</i>	<i>G</i>	Clonality	<i>Na</i>	<i>NAe</i>	<i>He</i>	<i>Ho</i>	<i>F_i</i>	<i>P</i> value (<i>F_i</i> ≠ 0)
Young	≈ 5	28	23	0.19	11.57	10.08	0.858	0.894	-0.043	0.159
Middle-aged	≈ 10	276	222	0.19	19.29	10.88	0.859	0.851	0.009	0.310
Old	≈ 20	44	35	0.21	12.86	9.51	0.848	0.812	0.043	0.099
All		348	280	0.19	19.43	10.79	0.859	0.850	0.011	0.179

confirmed by the STRUCTURE runs indicating a best number of clusters equal to 1 (data not shown).

3.2. Clonality

Out of the 348 individuals sampled we identified 280 multilocus genotypes (Table 2), of which 51 were replicated (i.e. individuals with two or more ramets) and 229 were represented by a single sample. GenALEX and COLONY (BestClone output) identified the same multilocus genotypes. Clonality was 19% for the whole population. We did not detect ramets of the same multilocus genotype in different gravel bars along the 1.6 km river reach we sampled. Clonality values were comparable among the three cohorts (Table 2) and the proportion of replicated genotypes did not differ among age cohorts (Fig. 3a, Fisher test *p*-value = 0.202). Elevation (i.e. topography) on the riverbank did not explain the abundance of replicated genotypes (Wilcoxon test *p*-value = 0.7401). However, replicated genotypes were more abundant at the upstream and downstream ends of the recruitment bands (Fig. 3b, Fisher test *p*-value = 1.032e-5). There were also more replicated genotypes located at the most exposed ends of the recruitment bands (relative to the water flow in blue in Fig. 4).

3.3. Spatial Genetic Structure

Along the 1.6 km river reach, no SGS could be detected when considering the whole sample population. However, we found that individuals in the first distance class (55 m) were significantly more related to one another than on average in the population (Fig. 2, *F_d* significantly different from 0).

Within patches (Fig. 2), we found a significant decline in the pairwise kinship coefficient with linear distance (*p*-value = 0.029), for the young individuals, although all *F_d* values were not significantly different from 0 (within the 95 % confidence interval). No FSGS was detected for the middle-aged and old patches. COLONY identified 15 full-sibs (FS) and 44 half-sibs (HS) pairs within patches, of which 9 and 16, respectively, with a probability greater than 0.75. In particular, within one patch we found a family group of five FS within distances of two meters. The mean distance between individuals was significantly smaller in young and middle-aged patches compared to old patches (Dunn test, *p*-value < 0.001 for both) but there was no difference between young and middle-aged patches (Dunn test, *p*-value = 0.1547).

4. Discussion

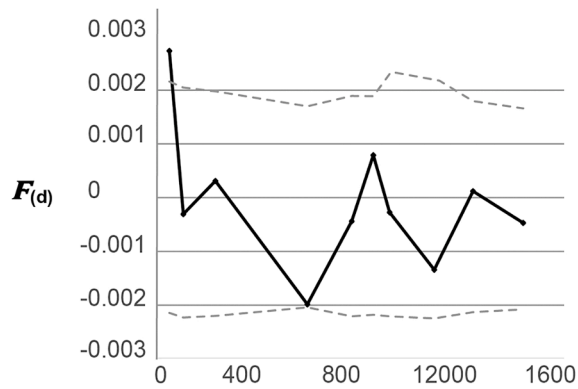
4.1. Genetic diversity and clonality

The high genetic diversity observed in the Allier River population studied (expected heterozygosity, *He* = 0.859 and effective number of alleles, *NAe* = 10.79) is consistent with literature data on the genetic diversity of trees and is explained by life history traits promoting the maintenance of high diversity within forest tree species such as efficient gene flow mechanisms, mostly outcrossing breeding systems and longevity (Austerlitz et al., 2000). It is also consistent with other studied

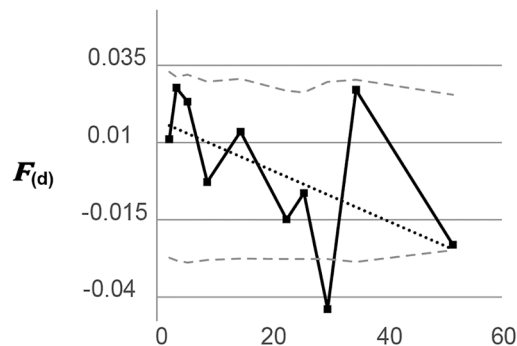
P. nigra populations using SSR markers. At a regional scale (hundreds of km), the expected heterozygosity of 17 populations originating from 7 catchment systems in Europe was 0.756 (Smulders et al., 2008). A similar value (0.753) was found in Western Europe for 13 sites, although this was over an even larger spatial scale (several hundreds of km) (DeWoody et al., 2015). At the catchment scale (tens of kilometres), genetic diversity ranged from 0.73 along the Drôme River (Imbert and Lefevre, 2003) to 0.79 along the Danube River (Jelić et al., 2015). At the population scale (2-5 km), *He* ranged from 0.69 along the Loire River (Chenault et al., 2011) to 0.82 along the Morava River (Pospíšková and Šáliková, 2006) and *NAe* ranged from 3.83 along the Eder River in Germany (Rathmacher et al., 2010) to 8.53 across the entire Danube catchment system (Jelić et al., 2015). The lower values reported in a number of these studies can be explained by a correspondingly high reported degree of population fragmentation, isolation and limited potential for regeneration. However, each study used different SSR marker sets, which can also explain the observed differences. Indeed, some SSR markers are more polymorphic than others. For example, in the Allier population, two SSR markers (WPMS22 and PMGC2385) were highly polymorphic. Nevertheless, the high genetic diversity of our population located in a Nature Reserve where the flow regime is largely unregulated and morphodynamics are only moderately impacted by human activities (Garófano-Gómez et al., 2017), highlights the importance of this population as an asset in the conservation of *P. nigra* genetic resources.

When considering levels of clonality, our value (19%) was comparable to the levels of clonality (14%) found in 17 populations in Central Europe (Smulders et al., 2008), mostly sampled along regulated rivers. Regulated rivers tend to have a reduced surface area of bare alluvial bars. Thus, seed recruitment is highly restricted and the main reproductive strategy for poplar is to regenerate vegetatively. Ramets are produced by a diversity of mechanisms each with their own influence on SGS. Root-borne sucker shoots or burial of individuals mostly produce discrete units of 2-4 ramets growing close to one another (typically only over a few meters; Barsoum et al., 2004) but longer distances are reported in other *Populus* species (Wiehle et al., 2009). On the other hand, breakage during floods can spread translocated fragments downstream, transporting them over a wider range, up to several km (Barsoum, 2002; Barsoum et al., 2004). In France, studies based on microsatellites show levels of clonality ranging from 1% (Drôme river, Imbert and Lefevre, 2003), to 49 % (lower Loire River, Chenault et al., 2011). Chenault et al. argue that their study site was not suitable for seedling recruitment because of anthropogenic disturbances and suggest that regeneration occurred via layering during flood disturbance events. We detected no translocated fragments along the Allier River study reach. Over a 30 km Garonne River study reach, Barsoum (2002) found many translocated fragments, but our Allier River study reach was only 1.6 km long, which reduced the chances of encountering translocated fragments. Comparing levels of clonality with other studies must however be undertaken with caution because different sampling strategies were used, some of which were designed to avoid over-representing the number of ramets from the same MLG.

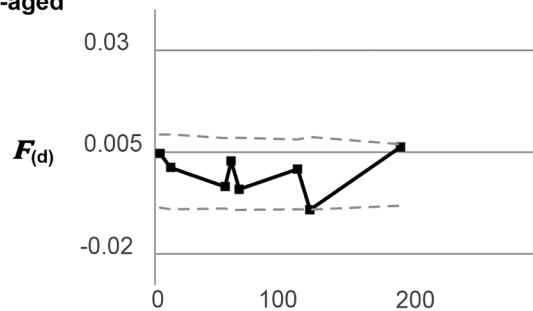
All individuals



Young



Middle-aged



Old

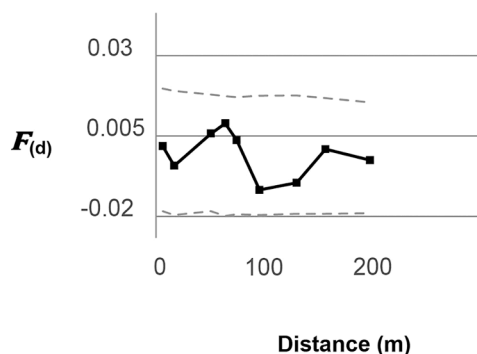


Fig. 2. Spatial autocorrelation plots for the whole population, and the young, middle-aged and old cohorts separately. The average kinship coefficient $F_{(d)}$ is plotted against geographical distance between individuals. Confidence intervals (95%) are indicated by dashed lines. Values within the confidence interval are not significantly different from 0 ($\alpha = 0.05$).

4.2. Dispersal inferred from SGS and FSGS

As our aim was to understand the local pattern of dispersal (by pollen or seeds) on genetic structure, we kept only one ramet per multilocus genotype in our dataset. No population structure was detected along the 1.6 km section studied, however, individuals located no further than 55 m from one another (first distance class used in our global SGS analysis, Fig. 2) were significantly more related than by chance. This suggests that at short distances (50 m) dispersal is not homogeneous, but that at the 1.6 km scale of the study reach, seeds from different parent trees are well mixed. In order to test the generality of our results, we reanalysed the data obtained by one of us (see the reanalysis of the Barsoum et al. (2004) data in supplementary material) in another river catchment (Garonne, France). The same analyses used for this study were performed (see supplementary material). This re-analysis confirmed the absence of population structure over short distances (up to 15 meters). We however found a significant SGS along the 30-km stretch where individuals were highly related in the first two distance classes (corresponding to distances of up to 2 km) (p value < 0.001) (Fig S2). This result indicates that gene flow is significantly reduced, but only beyond distances of 2 km.

Several studies addressed SGS among populations or patches of *P. nigra* over a large range of distances. Across Europe, isolation by distance (IBD) was reported in the Danube River basin over hundreds of kilometres (Jelić et al., 2015), along a 50 km stretch of the Drôme River, France (Imbert and Lefevre, 2003) and even over a 2 km stretch of the Eder River, Germany (Rathmacher et al., 2010). SGS was found significant along the Morava and Eder Rivers, (Pospíšková and Šálková, 2006; Rathmacher et al., 2010) at a spatial scale of tens of kilometres. This was likely due to the high degree of isolation of these populations, which were separated from other populations by distances of at least 15 km. Many studies have additionally found genetic differentiation within populations, suggesting barriers to gene flow, or partially isolated populations (Imbert and Lefevre, 2003; Pospíšková and Šálková, 2006; Rathmacher et al., 2010). Pospíšková and Šálková, (2006) suggested that the occurrence of genetic spatial patterns is related to pollen dispersion dynamics based on observations of pollen dispersion ranging from 10 to 230 meters along the Morava River, Czechoslovakia. Braatne et al. (1996) suggested that most seeds transported by wind are generally deposited within only a few hundred meters of the mother tree. This suggests that despite the wide distributional range of *P. nigra*, most pollen and seeds disperse over short distances (Fig. 5).

At the fine scale (within patches), we detected a significant FSGS for the young cohorts (around five years old) both in the Allier (Fig. 2) and in the Garonne (Fig. S2). This indicates that across short dispersal distances seeds from a single tree are not homogeneously distributed and can become entangled together to form a single aggregate during transportation by water or other means (e.g. a broken branch carrying open seed pods which fell into the river). Seeds are released surrounded by poplar fluff that often aggregate into a package while transported in the air or by water and colonize the area where it lands onshore. When these aggregates disperse, they are mixed with aggregates from other trees that are transported by the river and reach gravel bars where they germinate. These processes create dense recruitment bands and could potentially result in the successful fine scale recruitment of *P. nigra* seedlings originating from a few parental trees. Indeed, both in the Allier and in the Garonne (see supplementary material), we found several pairs of FS and HS within patches, some of which very close to each other. In the Allier, we found a group of five FS from the same mother tree at distances of two meters in a young patch. Similarly, in the Garonne we found significantly more FS in young patches compared to middle-aged and old patches (See supplementary material Table S2). Thus, at the fine-scale (a few meters), neighbouring seedlings can be strongly related because the mixing of aggregate of seeds from different mother trees is imperfect. Conversely, at the scale of a few kilometres, the mixing of seeds could lead to the absence of significant differences in genetic

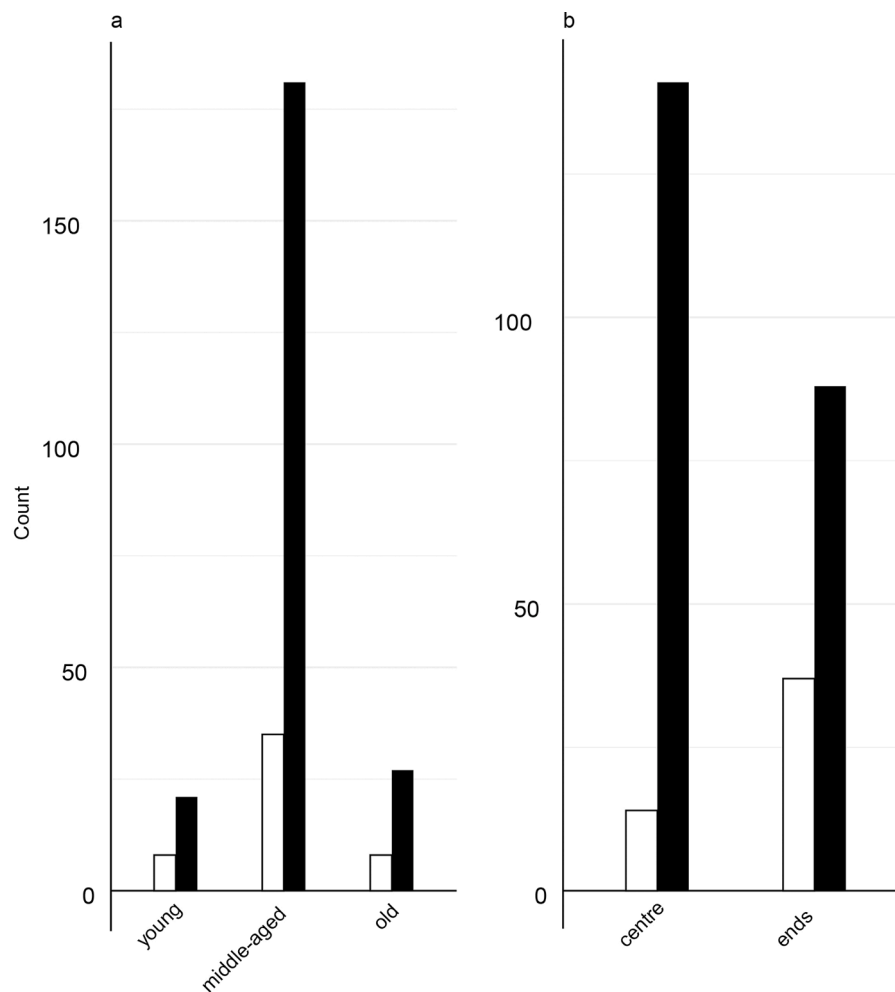


Fig. 3. Count of unique genotypes (black bars) and replicated genotypes (white bars) in the Allier population, as a function of (a) the age cohort (Young \approx 5 years old; Middle-aged \approx 10 years old; Old \approx 20 years old) and (b) position in the recruitment bands (upstream and downstream ends are most exposed to river flow).

structure (Fig. 5b).

4.3. Intra-specific interactions

The occurrence of replicated genotypes mostly at the upstream and downstream ends of the recruitment bands along the Allier River indicates potential positive intra-specific facilitation interactions at an early stage of gravel bar colonisation. Facilitation is defined as ‘an interaction in which the presence of one species alters the environment in a way that enhances the growth, survival and reproduction of a second species’ (Bronstein, 2009, p 1160), a definition which is also valid when considering different genotypes of the same species (McIntire and Fajardo, 2014). The upstream and downstream ends of the recruitment bands are more exposed to hydrodynamic forces than the centre of the recruitment bands because they are located at lower elevations and are directly exposed to high flow velocities during flooding events. This mechanical stress is known to directly enhance vegetative regeneration (Francis et al., 2004; Barsoum et al., 2004). At the same study site on the Allier River, Corenblit et al. (2016a) demonstrated that upstream individuals trap fine sediment, resulting in the formation of a sediment tail (see also Rodrigues et al. 2006, 2007; Hortobágyi et al., 2018). These sediment tails, composed of fine sediment and organic matter, create downstream habitats that are favourable for vegetation growth (Francis et al., 2009; Corenblit et al., 2014). This phenomenon was also observed along the Drôme and Garonne Rivers in France (Barsoum, 2002; Corenblit et al., 2016b) and the Tagliamento River in Italy (Gurnell et al.,

2005). Along the Allier River, poplar recruitment bands rapidly end up in a higher elevation situation compared to the surrounding alluvial surfaces (Hortobágyi et al., 2018) through sediment accretion. Individuals at the centre of these bands may thus benefit from habitat improvement and protection from mechanical stress provided by individuals at the upstream end of these bands. By increasing stem density at the most exposed parts of recruitment bands, clonality increases sediment trapping, thereby strengthening the capacity of the downstream individuals to survive and grow. At high densities, individuals at the centre of these bands also benefit from their own local short range mutually protective effect. In such a situation, a facilitation interaction has been suggested (Barsoum, 2002; Gurnell et al., 2005; Corenblit et al., 2014, 2016b, 2018).

At the recruitment stage, aggregates of related *P. nigra* seeds reach the bare surface of gravel bars and produce a significant FSGS among young individuals (Fig. 5c). These seedlings can be very abundant (e.g. $> 4000/m^2$; Braatne et al., 1996) and high seedling densities in a disturbed and stressful environment allow facilitation processes to occur. In these situations, each individual benefits from the presence of others regardless of their relatedness. In riparian corridors, the habitat changes caused by poplars during the establishment phase were described as niche construction (Corenblit et al., 2014; Hortobágyi et al., 2018). This results in older poplars becoming progressively disconnected from the active channel and experiencing less frequent hydrogeomorphological disturbances such as mechanical and hydric stress (González et al., 2010; Corenblit et al., 2016a). According to the stress

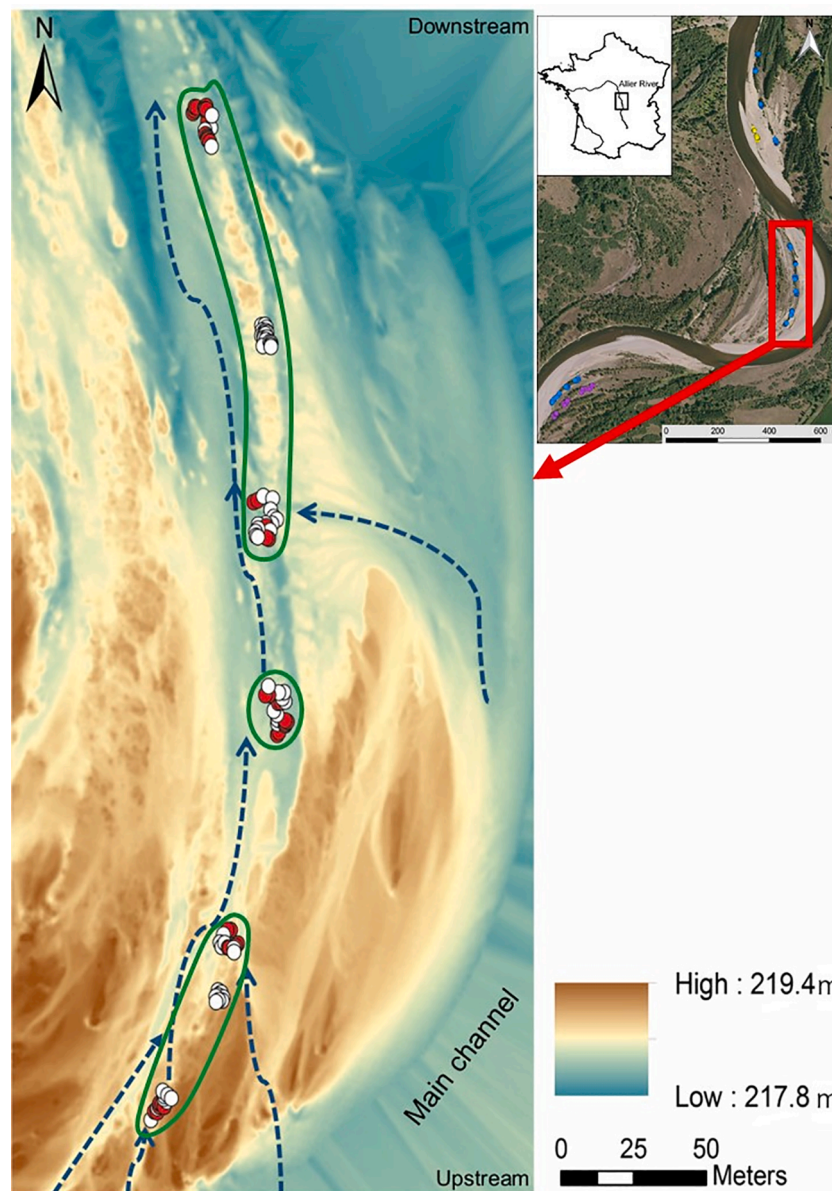


Fig. 4. Digital elevation model (DEM) of one gravel bar sampled in the Allier. White dots are unique genotypes. Red dots are replicated genotypes. The colour scale shows the elevation, from low (blue) to high (brown) values of absolute altitudes (m). Blue arrows represent preferential flow paths during high flow. Our field observations confirm these preferential flow pathways. The green lines delimit the envelopes of the recruitment bands.

gradient hypothesis (Bertness and Callaway, 1994), different stress levels change the type of interaction between individuals from positive (facilitation) in stressful environments to negative (competition) in benign environments. In our case, as observed for the conditionality of mutualistic interactions (Bronstein, 1944), the interaction shifts during the lifetime of a single individual. As young individuals stabilize together their habitat during establishment, intra-specific interactions shift from positive to negative (facilitation to competition) through self-thinning (Yoda et al., 1963; White and Harper, 1970) (Fig. 5c). Self-thinning tends to significantly reduce the density of trees growing very close to one another, and we showed that the average distance between individuals increases with cohort age, resulting in a lower density in older cohorts. This reduces short-distance relatedness by removing some individuals strongly related to their neighbours. During this process, only a few individuals from the original seed aggregates remain and will eventually reach sexual maturity (Corenblit et al., 2014, 2018). FSGS is, therefore, gradually lost as stands mature.

Studying the spatial genetic structure of populations at different

spatial scales (SGS and FSGS) and for different age cohorts allowed us to reveal intra-specific interactions and how these interactions change through different life stages. Corenblit et al., (2018) suggest that niche construction processes, in addition to indirect facilitation interactions, could in particular cases include direct intraspecific interactions such as cooperation or altruism, which would involve preferential positive interactions among related individuals. Our result showing that related (but non-clonal) individuals are present in young patches is in line with this hypothesis. The validation of the hypothesis that niche construction processes involve cooperation or altruism will however require (i) to describe the FSGS at the very first stages of colonization (first-year seedlings) and (ii) experimental *in situ* or *ex situ* tests of more efficient niche construction by related compared to non-related individuals.

5. Concluding remarks

We chose to study a site located in a natural reserve where the flow regime is unregulated and morphodynamic processes are only

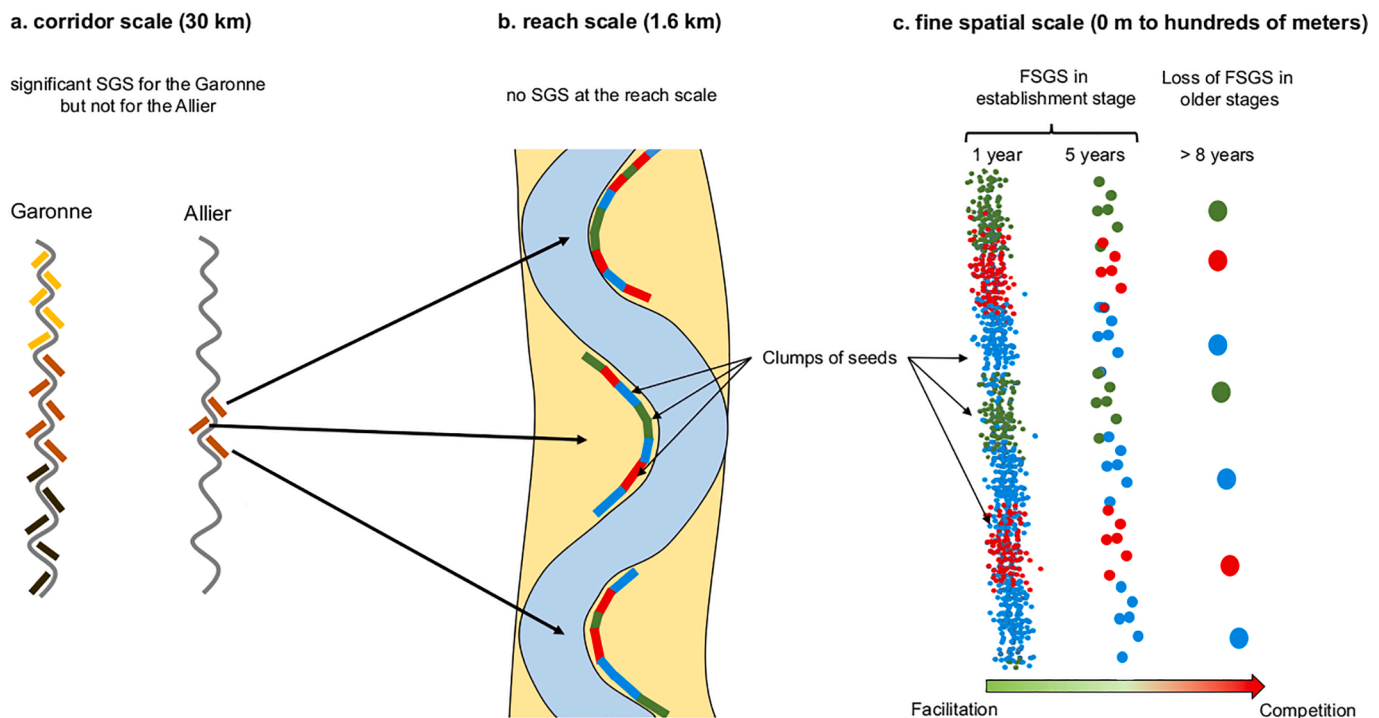


Fig. 5. Hypothetical model illustrating SGS at the different scales of our study. At the corridor scale (a), SGS is significant because gene flow occurs mostly over a few kilometres and seed dispersal is reduced over longer distances. Along the Allier we only sampled a 1.6 km reach and we have no information for the upstream and downstream sections of our sampling reach. At the reach (b) and the regeneration band (c) scales, young individuals form patches of potentially related individuals (identified through the FSGS analysis); these protect one another at the establishment stage (facilitation). When aging, intra-specific competition takes over, leaving behind only one or a few individuals from each patch of related individuals. At this stage, FSGS is lost. For (b) and (c), the colored dots each represent a different genotype; red = genotype A, green = genotype B and blue = genotype C.

moderately impacted by human activities, promoting the formation of bare gravel bars suitable for *P. nigra* regeneration, i.e. a site where natural processes are largely undisturbed and where *P. nigra* can thrive naturally. In this site, genetic diversity was high, similar to, or even higher than most data available for European rivers and we found a significant SGS for the younger cohorts compared to older cohorts were SGS was not significant.

Facilitation is known to occur through niche construction in black poplars at the early stages of recruitment when seedling density is high, and the environment is disturbed and stressful (Corenblit et al., 2018). Our results suggest that facilitation could be directed towards individuals that happen to be genetically related because seeds from a single tree are aggregated in the poplar fluff. This suggests that direct positive interactions among related individuals, such as cooperation or altruism, could take place in the niche construction process. Clonality enhances this facilitative effect by increasing stem density at the most exposed parts of recruitment bands. Once established and stress is reduced, young poplars seem to shift to a competitive interaction.

Conservation measures should make sure that suitable sites allowing high densities of seedlings and saplings are available to ensure establishment of future mature individuals through these facilitation processes. Finally, our results suggest that facilitation can be directed towards related individuals. This suggests that direct positive interactions among related individuals, such as cooperation or altruism, could take place in the niche construction process. Studying these intraspecific interactions could help design better future conservation strategies.

Funding

The first author was funded for his PhD by the French Ministry of National Education, Higher Education and Research. This research was

supported by the French government IDEX-ISITE initiative 16-IDEX-0001 (CAP 20-25). Financial support was provided by the *LTSER Zone Atelier Loire – CNRS*, the *Fédération des Recherches en Environnement (FR 3467 UCA/CNRS/INRA)*, Clermont-Ferrand and *I-SITE Clermont CAP 20-25 projet Emergence 2018*.

Ethics approval

Not applicable.

Consent to participate

Not applicable.

Consent for publication

Not applicable.

Availability of data and material

The genetics data (tables of genotypes) and R code used in this study are currently being submitted to Zenodo open-access repository (<https://about.zenodo.org/>).

Code availability

not applicable

Authors' contributions

All authors contributed to the study conception and design. Sampling, material preparation, data collection and analysis were performed

by Lucas Mazal, Irène Till-Bottraud and Boris Fumanal. Nadia Barsoum and Leif Skot provided the raw data from the Garonne. Lucas Mazal led the writing of the article to which all authors contributed. All authors read and approved the final manuscript.

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgements

The authors wish to thank Guillaume Leroux (*Réserve Naturelle Nationale du Val d'Allier*) for his help during sampling in the Réserve, as well as Véronique George, Vanina Guerin (*INRA, Orléans, Génétique, Adaptation et Amélioration (GA²) - Genotypage - Qualité*), Charles Poncet, Lydia Jaffarelo and Carole Confolent (*Plate-forme Gentyane UMR INRA Génétique Diversité et Ecophysiologie des Céréales*) for help with marker choice and analyses of the Allier samples.

Supplementary materials

Supplementary material associated with this article can be found, in the online version, at [doi:10.1016/j.flora.2021.151763](https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151763).

References

- Arens, P., Coops, H., Jansen, J., Vosman, B., 1998. Molecular genetic analysis of black poplar (*Populus nigra* L.) along Dutch rivers. *Mol. Ecol.* 7, 11–18. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00316.x>.
- Arnaud-Haond, S., Duarte, C.M., Alberto, F., Serrão, E.A., 2007. Standardizing methods to address clonality in population studies. *Mol. Ecol.* 16, 5115–5139. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2007.03535.x>.
- Austerlitz, F., Mariette, S., Machon, N., Gouyon, P.-H., Godelle, B., 2000. Effects of colonization processes on genetic diversity: differences between annual plants and tree species. *Genetics* 154, 1309–1321.
- Banks, S.C., Cary, G.J., Smith, A.L., Davies, I.D., Driscoll, D.A., Gill, A.M., Lindenmayer, D.B., Peakall, R., 2013. How does ecological disturbance influence genetic diversity? *Trends Ecol. Evol.* 28, 670–679. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.08.005>.
- Barrat-Segretain, M.H., 1996. Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: A review. *Vegetatio* 123, 13–37. <https://doi.org/10.1007/BF00044885>.
- Barsoum, N., 2002. Relative contributions of sexual and asexual regeneration strategies in *Populus nigra* and *Salix alba* during the first years of establishment on a braided gravel bed river. *Evol. Ecol.* 15, 255–279. <https://doi.org/10.1023/A:1016028730129>.
- Barsoum, N., Hughes, F.M.R., 1998. Regeneration response of black poplar to changing river levels. In: Wheeler, H., Kirkby, C. (Eds.), *Hydrology in a Changing Environment*, 1. Wiley: Chichester, pp. 397–412.
- Barsoum, N., Muller, E., Skot, L., 2004. Variations in levels of clonality among *Populus nigra* L. stands of different ages. *Evol. Ecol.* 18, 601–624. <https://doi.org/10.1007/s10682-004-5146-4>.
- Bertness, M.D., Callaway, R., 1994. Positive interactions in communities. *Trends Ecol. Evol.* 9, 191–193. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90088-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90088-4).
- Born, C., Hardy, O.J., Chevallier, M.H., Ossari, S., Attéké, C., Wickings, E.J., Hossaert-Mckey, M., 2008. Small-scale spatial genetic structure in the Central African rainforest tree species *Aucoumea klaineana*: a stepwise approach to infer the impact of limited gene dispersal, population history and habitat fragmentation: SGS in a central african tree species. *Mol. Ecol.* 17, 2041–2050. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2007.03685.x>.
- Jr Braatne, J.H., Rood, S.B., Heilman, P.E., 1996. Life history, ecology and reproduction 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, ON, Canada, pp. 57–85.
- Bronstein, J.L., 1944. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends Ecol. Evol.* 9, 214–217.
- Bronstein, J.L., 2009. The evolution of facilitation and mutualism. *Journal Ecol.* 97, 1160–1170. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01566.x>.
- Brookfield, J.F.Y., 1996. A simple new method for estimating null allele frequency from heterozygote deficiency. *Mol. Ecol.* 5, 453–455. doi.org/10.1046/j.1365-294x.1996.00098.x.
- Chamaillard, S., 2011. Efficience de l'utilisation de l'eau chez le peuplier noir (*Populus nigra* L.): variabilité et plasticité en réponse aux variations de l'environnement. *Biologie végétale*. Université d'Orléans, FrançaisOrléans, France. NNT : 2011ORLE2015. Tel-00713525.
- Chenault, N., Arnaud-Haond, S., Juteau, M., Valade, R., Almeida, J.-L., Villar, M., Bastien, C., Dowkiw, A., 2011. SSR-based analysis of clonality, spatial genetic structure and introgression from the Lombardy poplar into a natural population of *Populus nigra* L. along the Loire River. *Tree Genet. Genomes* 7, 1249–1262. <https://doi.org/10.1007/s11295-011-0410-6>.
- Cooper, D.J., Merritt, D.M., Andersen, D.C., Chimner, M.A., 1999. Factors controlling the establishment of Fremont cottonwood seedlings on the Upper Green River. *USA. River Res. Appl.* 15 (5), 419–440.
- 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., Voldoire, O., 2014. The biogeomorphological life cycle of poplars during the fluvial biogeomorphological succession: a special focus on *Populus nigra* L.: The biogeomorphological life cycle of poplars. *Earth. Surf. Proc. Land.* 39, 546–563. <https://doi.org/10.1002/esp.3515>.
- Corenblit, D., Steiger, J., Charrier, G., Darrozes, J., Garófano-Gómez, V., 2016a. *Populus nigra* L. establishment and fluvial landform construction: biogeomorphic dynamics within a channelized river. *Earth Surf. Proc. Land.* 41, 1276–1292. <https://doi.org/10.1002/esp.3954>.
- Corenblit, D., Vidal, V., Cabanis, M., Steiger, J., Garófano-Gómez, V., Garreau, A., Hortobágyi, B., Otto, T., Roussel, E., Voldoire, O., 2016b. Seed retention by pioneer trees enhances plant diversity resilience on gravel bars: Observations from the river Allier, France. *Adv. Water. Resour.* 93, 182–192. <https://doi.org/10.1016/j.adwatres.2016.02.015>.
- Corenblit, D., Garófano-Gómez, V., González, E., Hortobágyi, B., Julien, F., Lambs, L., Otto, T., Roussel, E., Steiger, J., Tabacchi, E., Till-Bottraud, I., 2018. Niche construction within riparian corridors. Part II: The unexplored role of positive intraspecific interactions in Salicaceae species. *Geomorphology* 305, 112–122. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2017.09.016>.
- DeWoody, J., Trewin, H., Taylor, G., 2015. Genetic and morphological differentiation in *Populus nigra* L.: isolation by colonization or isolation by adaptation? *Mol. Ecol.* 24, 2641–2655. <https://doi.org/10.1111/mec.13192>.
- Deng, J.-Y., van Noort, S., Compton, S.G., Chen, Y., Greeff, J.M., 2020. Conservation implications of fine scale population genetic structure of *Ficus* species in South African forests. *For. Ecol. Manag.* 474, 118387 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118387>.
- Evanno, G., Regnaut, S., Goudet, J., 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Mol. Ecol.* 2611–2620. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2005.02553.x>.
- Faivre-Rampant, P., Zaina, G., Jorge, V., Giacomello, S., Segura, V., Scalabrin, S., Guérin, V., De Paoli, E., Aluome, C., Viger, M., Cattonaro, F., Payne, A., PaulStephenRaj, P., Le Paslier, M.C., Berard, A., Allwright, M.R., Villar, M., Taylor, G., Bastien, C., Morgante, M., 2016. New resources for genetic studies in *Populus nigra*: genome-wide SNP discovery and development of a 12k Infinium array. *Mol. Ecol. Resour.* 16, 1023–1036. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12513>.
- Fajardo, A., Torres-Díaz, C., Till-Bottraud, I., 2016. Disturbance and density-dependent processes (competition and facilitation) influence the fine-scale genetic structure of a tree species' population. *Ann Botany-London* 117, 67–77. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv148>.
- Francis, R.A., Gurnell, A.M., Petts, G.E., 2004. The survival and growth response of *Populus nigra* fragments to differing hydrogeomorphological conditions. *Hydrology: Science and Practice for the 21st Century* 2, 80–89.
- Francis, R.A., Corenblit, D., Edwards, P.J., 2009. Perspectives on biogeomorphology, ecosystem engineering and self-organisation in island-braided fluvial ecosystems. *Aquatic Sciences* 71, 290–304. <https://doi.org/10.1007/s00027-009-9182-6>.
- Garófano-Gómez, V., Metz, M., Egger, G., Díaz-Redondo, 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, 187–202. <https://doi.org/10.4000/geomorphologie.11805>.
- González, E., González-Sanchis, M., Cabezas, Á., Comín, F.A., Muller, E., 2010. Recent Changes in the Riparian Forest of a Large Regulated Mediterranean River: Implications for Management. *Environ Manage* 45, 669–681. <https://doi.org/10.1007/s00267-010-9441-2>.
- González-Robles, A., Manzaneda, A.J., Salido, T., Valera, F., García, C., Fernández-Ocaña, A.M., Rey, P.J., 2020. Spatial genetic structure of a keystone long-lived semiarid shrub: historical effects prevail but do not cancel the impact of recent severe habitat loss on genetic diversity. *Conserv. Genet.* <https://doi.org/10.1007/s10592-020-01291-5>.
- Guilloy, H., Gonzalez, E., Muller, E., Hughes, F.M.R., Barsoum, N., 2011. Abrupt drops in water table level influence the development of *Populus nigra* and *Salix alba* seedlings of different ages. *Wetlands* 31, 1249–1261. <https://doi.org/10.1007/s13157-011-0238-8>.
- Gurnell, A., Tockner, K., Edwards, P., Petts, G., 2005. Effects of deposited wood on biocomplexity of river corridors. *Front. Ecol. Environ.* 3, 377–382.
- Hardy, O.J., 2003. Estimation of pairwise relatedness between individuals and characterization of isolation-by-distance processes using dominant genetic markers. *Mol. Ecol.* 12, 1577–1588. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2003.01835.x>.
- Hardy, O.J., Vekemans, X., 2002. spagedi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Mol. Ecol. Notes* 2, 618–620. <https://doi.org/10.1046/j.1471-8286.2002.00305.x>.
- Harper, J.L., 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2017.08.048>.

- Hughes, F.M.R., Rood, S.B., 2003. Allocation of River Flows for Restoration of Floodplain Forest Ecosystems: A Review of Approaches and Their Applicability in Europe. *Environ Manage* 32, 12–33. <https://doi.org/10.1007/s00267-003-2834-8>.
- Imbert, E., Lefevre, F., 2003. Dispersal and gene flow of *Populus nigra* (Salicaceae) along a dynamic river system. *J. Ecol.* 91, 447–456. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00772.x>.
- Jelić, M., Pateković, A., Skorić, M., Mišić, D., Kurbalija Novičić, Z., Bordács, S., Várhidi, F., Vasić, I., Benke, A., Frank, G., Šiler, B., 2015. Indigenous forests of European black poplar along the Danube River: genetic structure and reliable detection of introgression. *Tree Genet. Genomes* 11. <https://doi.org/10.1007/s11295-015-0915-5>.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shashak, M., 1994. Organisms as Ecosystem Engineers. *Oikos* 69, 373. <https://doi.org/10.2307/3545850>.
- Jones, O.R., Wang, J.L., 2010. COLONY: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Mol. Ecol. Resour.* 10, 551–555.
- Karrenberg, S., Edwards, P.J., Kollmann, J., 2002. The life history of Salicaceae living in the active zone of floodplains. *Freshwater Biol.* 47, 733–748. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00894.x>.
- Kettenring, K.M., Mossman, B.N., Downard, R., Mock, K.E., 2019. Fine-scale genetic diversity and landscape-scale genetic structuring in three foundational bulrush species: implications for wetland revegetation: Bulrush genetic diversity and structuring. *Restor. Ecol.* 27, 408–420. <https://doi.org/10.1111/rec.12884>.
- Kitamura, K., Nakanishi, A., Lian, C., Goto, S., 2018. Distinctions in Fine-Scale Spatial Genetic Structure Between Growth Stages of *Picea jezoensis* Carr. *Front. Genet.* 9, 490. <https://doi.org/10.3389/fgene.2018.00490>.
- Lefèvre, F., Legionnet, S., De Vries, S., Turok, J., 1998. Strategies for the conservation of a pioneer tree species *Populus nigra* L. in Europe. *Genetic Selection Evolution* 30, S181–S196. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-30-S1-S181>.
- Loh, R., Scarano, F.R., Alves-Ferreira, M., Salgueiro, F., 2020. Fine-scale spatial genetic structure, neighbourhood size and gene dispersal in clonal plants: exploring the best possible estimates. *Bot. J. Linn. Soc.* 192, 760–772. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz109>.
- Loiselle, B.A., Sork, V.L., Nason, J., Graham, C., 1995. Spatial genetic structure of a tropical understory shrub, *Psychotria officinalis* (Rubiaceae). *Am. J. Bot.* 82, 1420–1425. <https://doi.org/10.2307/2445869>.
- Mahoney, J.M., Rood, S.B., 1998. Streamflow requirements for cottonwood seedling recruitment—An integrative model. *Wetlands* 18, 634–645. <https://doi.org/10.1007/BF03161678>.
- McIntire, E.J.B., Fajardo, A., 2014. Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity. *New Phytol* 201, 403–416. <https://doi.org/10.1111/nph.12478>.
- Nielsen, R., Tarpay, D.R., Kern Reeve, H., 2003. Estimating effective paternity number in social insects and the effective number of alleles in a population. *Mol. Ecol.* 12, 3157–3164. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01994.x>.
- Ning, Y., Wu, G.J., Ma, H., Guo, J.L., Zhang, M.Y., Li, W., Wang, Y.F., Duorji, S.L., 2018. Contrasting fine-scale genetic structure of two sympatric clonal plants in an alpine swampy meadow featured by tussocks. *PLOS ONE* 13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209572> e0209572.
- Oetting, W.S., Lee, H.K., Flanders, D.J., Wiesner, G.L., Sellers, T.A., King, R.A., 1995. Linkage analysis with multiplexed short tandem repeat polymorphisms using infrared fluorescence and M13 tailed primers. *Genomics* 30, 450–458. <https://doi.org/10.1006/geno.1995.1264>.
- Peakall, R., Smouse, P.E., 2012. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics* 28, 2537–2539. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>.
- Pospíšková, M., Šálková, I., 2006. Population structure and parentage analysis of black poplar along the Morava River. *Can. J. Forest. Res.* 36, 1067–1076.
- Pritchard, J.K., Stephens, M., Donnelly, P., 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155, 945–959.
- R Development Core Team, 2005. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL. <http://www.R-project.org>.
- Rathmacher, G., Niggemann, M., Köhnen, M., Ziegenhagen, B., Bialozyt, R., 2010. Short-distance gene flow in *Populus nigra* L. accounts for small-scale spatial genetic structures: implications for in situ conservation measures. *Conserv. Genet.* 11, 1327–1338. <https://doi.org/10.1007/s10592-009-9961-6>.
- Rodrigues, S., Bréhéret, J.G., Macaire, J.J., Moatar, F., Nistoran, D., Jugé, P., 2006. Flow and sediment dynamics in the vegetated secondary channels of an anabranching river: the Loire River (France). *Sediment. Geol.* 186, 89–109. <https://doi.org/10.1016/j.sedg.2005.11.011>.
- 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, 223–242. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3091.2006.00832.x>.
- Sagnard, F., Oddou-Muratorio, S., Pichot, C., Vendramin, G.G., Fady, B., 2011. Effects of seed dispersal, adult tree and seedling density on the spatial genetic structure of regeneration at fine temporal and spatial scales. *Tree Genet. Genomes* 7, 37–48. <https://doi.org/10.1007/s11295-010-0313-y>.
- Segovia, N.I., Vásquez, J.A., Faugeron, S., Haye, P.A., 2015. On the advantage of sharing a holdfast: effects of density and occurrence of kin aggregation in the kelp *Lessonia berteriana*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 36, 1107–1117. <https://doi.org/10.1111/maec.12206>.
- Smulders, M.J.M., Van Der Schoot, J., Arens, P., Vosman, B., 2002. Trinucleotide repeat microsatellite markers for black poplar (*Populus nigra* L.): Primer Note. *Mol. Ecol. Notes* 1, 188–190. <https://doi.org/10.1046/j.1471-8278.2001.00071.x>.
- Stella, J.C., Battles, J.J., 2010. How do riparian woody seedlings survive seasonal drought? *Oecologia* 164, 579–590. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1657-6>.
- Stoll, P., Weiner, J., 2000. A Neighborhood View of Interactions among Individual Plants. In: Dieckmann, U., Law, R., Metz, J.A.J. (Eds.), *The Geometry of Ecological Interactions*. Cambridge University Press, pp. 11–27. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511525537.003>.
- Till-Bottraud, I., Fajardo, A., Rioux, D., 2012. Multi-stemmed trees of *Nothofagus pumilio* second-growth forest in Patagonia are formed by highly related individuals. *Ann. Bot.-London.* 110, 905–913. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs146>.
- Tinschert, E., Egger, G., Wendelgaß, J., Heinze, B., Rood, S.B., 2020. Alternate reproductive strategies of *Populus nigra* influence diversity, structure and successional processes within riparian woodlands along the Allier River. *France. J. Hydro-environ. Res.* 30, 100–108. <https://doi.org/10.1016/j.jher.2020.03.004>.
- Twyford, A.D., Wong, E.L.Y., Friedman, J., 2020. Multi-level patterns of genetic structure and isolation by distance in the widespread plant *Mimulus guttatus*. *Heredity* 125, 227–239. <https://doi.org/10.1038/s41437-020-0335-7>.
- Van Oosterhout, C., Hutchinson, W.F., Wills, D.P.M., Shipley, P., 2004. Micro-checker: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Mol. Ecol. Notes* 4, 535–538. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00684.x>.
- Villar, M., Forestier, O., 2006. Ressources génétique du peuplier noir (*Populus nigra* L.) dans la plaine rhénane alsacienne : états des lieux, programme de conservation et perspectives. *WGS Baden-Württemberg* 10, 85–93.
- Wang, J., 2004. Estimating pairwise relatedness from dominant genetic markers. *Mol. Ecol.* 13, 3169–3178.
- Wang, J., Santure, A.W., 2009. Parental and sibship inference from multilocus genotype data under polygamy. *Genetics* 181, 1579–1594.
- Wiehle, M., Eusemann, P., Thevs, N., Schnittler, M., 2009. Root suckering patterns in *Populus euphratica* (Euphrates poplar, Salicaceae). *Trees* 23, 991–1001. <https://doi.org/10.1007/s00468-009-0341-0>.
- White, J., Harper, J.L., 1970. Correlated changes in plant size and number in plant populations. *J. Ecol.* 58, 467–485.
- 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.

Article 2: Black poplar establishment on alluvial bars: how intra-specific interactions shape the fine-scale spatial genetic structure?

Black poplar establishment on alluvial bars: how intra-specific interactions shape the fine-scale spatial genetic structure?

Lucas Mazal¹, Dov Corenblit¹, Boris Fumanal², Irène Till-Bottraud¹

¹*Université Clermont Auvergne, CNRS, GEOLAB, F-63000 Clermont-Ferrand, France.*

²*Université Clermont Auvergne, INRAE, UMR 547 PIAF, F-63000 Clermont-Ferrand, France.*

Corresponding author Lucas Mazal, lucas.mazal@etu.uca.fr

ORCID-ID: 0000-0002-1991-5986

Key-words Spatial genetic structure, Population genetics, intra-specific interactions, Facilitation, *Populus nigra*.

Take-home message: Intra-specific interactions between individuals can shape the spatial genetic structure which in turn can be a valuable tool to detect and study the shifts in intra-specific interactions through time.

List of abbreviations

SGS, spatial genetic structure; FSGS, fine-scale spatial genetic structure; ZOI, zone of interaction

Abstract

Background: The black poplar (*Populus nigra* L.) is a pioneer tree species occurring along many river courses across Europe. Seedlings establish at very high density and experience various stresses (e.g., hydric, mechanical). Studying the spatial genetic structure (SGS) at the scale at which biotic interactions occur (fine-scale SGS, or FSGS) allowed us to suggest what type of interaction takes place between individuals.

Aim & Scope: In a previous study conducted on the Allier River on the same population in 2017 we described the FSGS of three age cohorts (5, 10 and >20 years old) but we had no information on FSGS at the very first stage of colonization (first-year seedlings).

Methods: We used microsatellite markers to explore the FSGS of four different patches of black poplar seedlings from two riverbanks distant by at most 1.2 km in a natural reserve of the Allier River (France).

Results: We found a high genetic diversity but detected no FSGS in any of the four sampled seedlings patches and no genetic structure across the four patches, indicating that seed dispersal does not create an initial FSGS pattern.

Conclusion: We discuss this result with those obtained previously and propose that the variation of FSGS through time is closely related to shifts in intraspecific interactions. Interactions are dependent on the stress level and can change through time which can lead to the emergence or loss of FSGS.

Introduction

The Black poplar (*Populus nigra* L., Salicaceae) is a pioneer tree species with a good tolerance to submersion, sediment burial and high temperatures occurring along many river courses across Europe. The species is dioecious, and a female tree produces each year millions of short living seeds which are transported by both wind and water (Barrat-Segretain, 1996; Karrenberg et al., 2002). Seeds germinate immediately after arrival on suitable bare moist alluvial bars (Barsoum & Hughes, 1998; Guilloy-Froget et al., 2002). During favourable years, poplar seedlings generally establish in very high density (e.g., > 4000/m²; Braatne 1996) at the immediate margins of the main or secondary channels. Suitably positioned seedlings on alluvial bars near the channels generally form elongated recruitment bands or patches composed of individuals of the same age (cohort) (Guilloy-Froget et al., 2002; Corenblit et al., 2009, 2016). As a pioneer species, the eco-hydrological conditions for regeneration include freshly disturbed, competitor-free sediments and it is highly dependent on water table level fluctuations (Mahoney & Rood, 1998; Corenblit et al., 2014). Harsh summer (drought) and winter (submersions,

erosion and/or burial) conditions on alluvial bars allow seedlings to establish only during restricted time periods (Barsoum & Hughes, 1998; Mahoney & Rood, 1998; Stella & Battles, 2010; Guilloy et al., 2011). The relatively long period of seed dispersal of Black poplar (2-3 months according to Braatne 1996; Guilloy-Froget et al. 2002) combined to the variability of dispersal conditions (i.e., wind and hydrological regime, position and number of mother-trees, geomorphological configuration) may lead to strong intra- and inter-annual variability in seedling relatedness on the colonization sites. Patterns of dispersal of pollen and seeds have important consequences for the spatial distribution of genotypes at the colonisation stage (Banks et al., 2013). In the case of wind dispersal, the seed rain may lead to improved mixing of seeds originating from different mother-trees, whereas in the case of water dispersal, seeds from same mother-trees may get aggregated into clumps of related seeds (Mazal et al., 2021).

The spatial genetic structure (SGS), defined as the non-random spatial distribution of genotypes, characterizes the relationship of relatedness estimates between pairs of individuals and their physical proximity (Loiselle et al., 1995; Hardy, 2003). The genetic composition of a population may have an influence on what type of biotic interactions will prevail among immediate neighbours in young populations (Fajardo et al., 2016). In pioneer tree species, investigating the SGS helps improve our understanding of patterns of colonisation and the subsequent development of the woodland ecosystems they inhabit. Studies of SGS in trees generally address large geographic areas (from hundreds of meters to hundreds of kilometres) (Imbert & Lefevre, 2003; Jelić et al., 2015; Kettenring et al., 2019; González-Robles et al., 2020). SGS studies in trees have been conducted on smaller scales (Kitamura et al., 2018; Twyford et al., 2020), usually the scales of a few kilometres (Pospíšková & Šálková, 2006; Born et al., 2008; Rathmacher et al., 2010; Sagnard et al., 2011; Deng et al., 2020) but sampling often neglects the very fine scale at less than a meter. At that scale, (Fajardo et al., 2016) found a significant SGS at the edge of second-growth forests of *Nothofagus pumilio* in Patagonia, and Mazal *et al.* (2021) found on the Allier River, France, a significant SGS for five years old individuals of black poplar but not for older individuals, suggesting a shift in the type of interaction through time.

As most plants are not capable of movement, they will be in contact with their direct neighbours throughout their lifetime, and plant interactions occur where plants overlap their zones of interaction (Fajardo *et al.* 2016). Hereafter, we will use “fine-scale spatial genetic structure” (FSGS) to refer to scales including the distance at which individuals interact with each other (i.e., including the zone of interaction among immediate neighbours at fine spatial

scales as defined by Fajardo *et al.* 2016). The zone of interaction (ZOI) will grow as individuals grow and thus over its lifetime, an individual will interact with individuals further away and will have increasing demands for nutrient uptake. FSGS patterns will influence what type of biotic interaction (i.e., positive, or negative) can take place among the immediate neighbours on plants (Fajardo *et al.* 2016). Several studies have investigated the type of intraspecific interactions occurring between plants (Dudley & File, 2007; Semchenko *et al.*, 2014; Yang *et al.*, 2018; Pezzola *et al.*, 2020). Some plants express altruistic behaviour (e.g., reduced root growth) as a response to growing with related compared to unrelated neighbours (see review by Ehlers & Bilde 2019). This has been interpreted as kin recognition and brings in kin selection theory as a possible framework to understand the outcome of intraspecific interactions. Kin selection theory (Hamilton, 1964) states that an altruistic trait can be favoured by natural selection if the indirect benefits accrued to the recipient through a gain in fitness of relatives outweighs the costs of the altruistic behaviour. As relatives share genes, this indirect fitness benefit will lead to an increase in the frequency of the behaviour in the population if it is heritable.

Furthermore, black poplar populations in their early life stages (<15 years) can have a significant effect on hydrogeomorphological processes, fluvial landforms, and related habitat conditions by trapping huge amounts of fine sediments, nutrients and organic matter. Sediment and organic material accretion improve resistance to mechanical stress but also improve poplar survival and growth (Corenblit *et al.*, 2014). This ecosystem engineering effect (*sensu* Jones *et al.*, 1994) is maximised where seedlings grow in high densities and protect each other from shear stress during floods. (Corenblit *et al.*, 2018) suggested that, in addition to indirect facilitation, niche construction processes could also include direct intraspecific interactions such as cooperation, involving preferential positive interactions among related individuals at the colonization stage through kin selection. Significant FSGS means that related individuals are found close to each other and thus that positive interactions between relatives can occur during niche construction. Moreover, this niche construction process is associated with a change in stress conditions (from stressful to benign conditions). Intra-specific interactions can change with stress intensity, according to the stress gradient hypothesis (Bertness & Callaway, 1994) different stress levels may alter the type of interaction between individuals from positive (facilitation) in stressful environments to negative (competition) in benign environments. Both stressful conditions (McIntire & Fajardo, 2009) and a spatial genetic structure (SGS) can lead to positive interaction between individuals.

In this context, studying the FSGS of young poplars could provide valuable information on how black poplars colonize alluvial bars within the fluvial corridor, in terms of (i) local patterns of dispersal under natural conditions by studying the FSGS of the first stage (i.e., one year old seedlings) and (ii) the types of intra-specific interactions that take place during the following years by studying the evolution of FSGS across different cohorts. In a previous study conducted in 2017 on the same population of the Allier River, we described the FSGS of three cohorts (5, 10 and >20 years old). However, the sample was conducted in December, and we did not find any seedlings. Thus, we had no information on the FSGS at the very first stage of colonization (first-year seedlings). In the present study, we aimed to determine if black poplar seedling genotypes were randomly distributed in the germination patches, i.e. if related individuals germinate and grow close to each other (within their ZOI). This study focuses on the seedlings of the current year. We used microsatellite markers to explore the FSGS of four different patches of black poplar seedlings from two riverbanks distant by at most 1.2 km in a natural reserve of the Allier River (France) and discuss our previous results obtained in 2017 on older cohorts from the same population (Mazal *et al.* 2021) in the light of these results.

Material and Methods

Study site and sampling strategy

The study site was located along the lower reaches of the Allier River in the Val D'Allier national natural reserve, near Châtel-de-Neuvre (46°25'06.5"N, 003°19'43.2"E; 220 m a.s.l.) in central France. This site is the same as described and studied in Mazal *et al.* (2021). We sampled all the seedlings from the year in 2019 in delimited areas (patches) on two alluvial bars. We chose two patches of seedlings in each bar and collected approximately 90 individuals in each patch (Fig. 1). The nearest mature adults were located at least 20 meters away from each patch. Patches were distant by at most 1.2 km. Table 1 lists the number of black poplar individuals, patch area, and patch plant density. For each patch, we built distance matrices between each pair of individuals at a centimetre scale using pictures on which we digitized the location of each individual (ArcGis™ v.12.4).

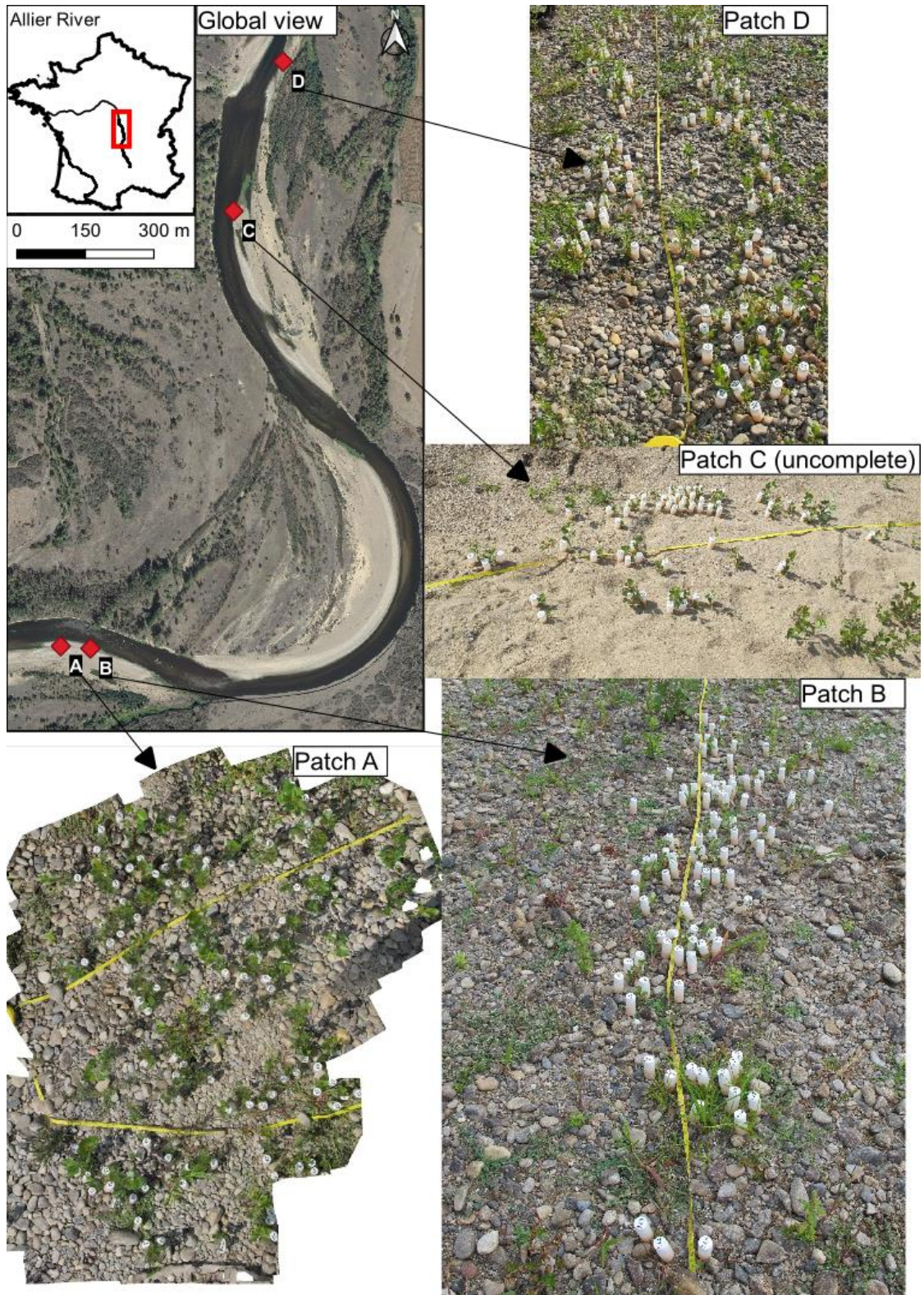


Fig.1. Aerial photograph of the Allier River study reach, showing the position of the Black poplar patches (A, B, C and D) sampled along the two gravel bars. River flow direction is from South to North. In the four patches, the white vials (6 cm height) are positioned next to each sampled individual.

Estimation of the zone of interaction.

In order to obtain an estimation of the zone of interaction we used two estimates. For the lower range of the ZOI we first used the estimate of Fajardo *et al.* (2016) who consider that the current mean nearest neighbour distance (MNND) between individuals in patches is an indication of the area within which most biotic interactions take place. We computed the MNND for each patch as a proxy for the zone of interaction. As the MNND may underestimate the zone of interaction because biotic interactions may still be occurring beyond the MNND, it indicates the lower range of the zone of interaction. For the upper range of the zone of interaction we used tree height obtained by Vautier *et al.* (2016) on the same study site. Tree height can be used as an estimator of root surface (Evans *et al.*, 2020) thus indicating how far a tree can spread its roots and can possibly interact with roots from another individual. We then averaged the values for each patch of seedlings.

DNA extraction and genotyping

We collected fresh leaves of each individual and stored them in silica gel to promote rapid tissue desiccation, thereby avoiding DNA degradation. Total DNA was extracted using the NucleoSpin 96 Plant Core Kit extraction kit (Macherey Nagel™) according to the manufacturer instructions. We used 12 unlinked codominant microsatellites (SSR) markers to genotype individuals (see details on Table S1): WPMS06, WPMS07, WPMS09, WPMS13, WPMS14, WPMS16, WPMS20, WPMS22, PMGC93, PMGC2578, PMGC14, and ORPM221 (Smulders *et al.*, 2002; Van Oosterhout *et al.*, 2004; Chenault *et al.*, 2011; Faivre-Rampant *et al.*, 2016) Markers were arranged in 3 multiplexes. Multiplex1: ORPM221, WPMS07, WPMS13, WPMS22; Multiplex2: PMGC14, PMGC93, PMGC578, WPMS14; Multiplex 3: WPMS06, WPMS09, WPMS16, WPMS20. We used indirect tagging with M13-tailed primer method (Oetting *et al.*, 1995). In this method, instead of synthesizing one specific fluorescently labelled primer for each SSR marker, only a dye labelled M13 primer is needed.

The polymerase chain reaction was carried out in a volume of 10 μ L, which contained 2.5 μ L of DNA (at 10 ng/ μ L) and 7.5 μ L of the following mix: 5 μ L Master mix (AmpliAq Gold™ 360), 0.5 μ L primer mix (labelled with M13 fluorochromes Applied Biosystems™ 6-FAM, NED, PET and VIC), 0.05 μ L tagged M13 primer and 1.95 μ L H₂O. The profile of the touchdown phase with 7 cycles was as follow: 95 °C for 30s, 62 °C for 30s and 72 °C for 30s, with a temperature reduction of -1 °C per cycle. The 30 classical PCR cycles were as follow: denaturation at 95 °C for 30s, annealing at 55 °C for 30s and extension at 72 °C for 30s. The

M13 tail and fluorochromes were bound during 8 cycles with the following thermal profile: 95 °C for 30s, 56 °C for 30s and 72 °C for 30s. The final extension step was 72 °C for 5 min. The PCR products were run in an automatic sequencer (96 capillars 3750xl DNA Analyser Applied Biosystems™). Electropherograms were analysed using Geneious™ v.2020.1.1.

Genetic analyses

Three markers did not amplify (WPMS06, WPMS07, WPMS22) and were removed from the analysis. Loci were tested for null allele frequencies with Brookfield's methods (Brookfield, 1995) using Microchecker v2.2.3 (Van Oosterhout et al., 2004). Three markers (PMGC14, WPMS09 and WPMS16) presented a high null-allele frequency and were therefore removed from the dataset. To estimate the discrimination power of the dataset, we calculated the probability of sampling two different genotypes with the same multilocus SSR phenotype (probability of identity) with one to six markers using GenAIEx v6.5 (Peakall & Smouse, 2012). This probability decreased from 2.9×10^{-2} with one marker, and reached a plateau around 7.5×10^{-7} with four markers suggesting a high discrimination power of our six markers combination.

Because clonality can have a significant impact on spatial genetic structure (Chenault *et al.* 2011), identical genotypes (clones) were looked for clones using the GENALEX software (Peakall & Smouse, 2012).

Genetic structure was analysed using the STRUCTURE 2.3.4 software (Pritchard et al., 2000) with 20 runs, a burnin period of 100,000 iterations followed by 200,000 additional MCMC iterations, with an admixture model, uncorrelated allele frequencies and recessive alleles and values of K ranging from 1 to 5 and 20 independent runs for each value of K. The best number of clusters (K) was estimated using the ΔK method of (Evanno et al., 2005). As the ΔK method cannot detect best K values of 1, we visually verified the highest value of Ln(P) following Puechmaille (2016).

Spatial genetic structure and relatedness

SGS was assessed within patches (FSGS) using SPAGeDi 1.5 software (Hardy & Vekemans, 2002). Loiselle multilocus kinship coefficients, R_{ij} (Loiselle et al., 1995), were calculated between each pair of individuals. Because R_{ij} is a kinship coefficient relative to the population mean, negative values can result, meaning that two individuals are less related on

average than randomly selected individuals from the population (Hardy, 2003). Kinship coefficient values were averaged within distance classes (d), giving $F(d)$ and plotted against geographical distances. Ten classes were formed manually. Significance of $F(d)$ for each distance class was tested by running permutations of the spatial position of individuals 10,000 times, yielding a 95% confidence interval for $F(d)$ for each distance class. To test for SGS, we tested the significance of the regression of R_{ij} values on the spatial distance (d). The spatial positions of the individuals were permuted 10 000 times in order to get the frequency distribution of the slope under the null hypothesis that R_{ij} and d were uncorrelated (Hardy 2003). Over the scale of a few meters, restricted seed dispersal can lead to high genetic relatedness, reduced genetic diversity and thus a lack of SGS. However, we found a high genetic diversity in each patch and for the whole population ($He = 0.822$, Table S2, supplementary material). Moreover, these value of genetic diversity were similar to the ones we found in our previous study at a larger scale (Mazal et al., 2021) and higher than in most studies on black poplar (see Mazal et al., 2021).

Moreover, we tested if kinship coefficients (R_{ij}) were greater within- vs. among-patches. Pairwise R_{ij} are not independent when individuals are related to each other within patches. Consequently, we sampled randomly all independent R_{ij} 's within patches and we compared the R_{ij} distributions (within and among patches) with a Wilcoxon rank test. We repeated this procedure 9,999 times. Because of multiple comparison tests, we corrected the p-values of the different tests with the Benjamini–Hochberg method (Benjamini & Hochberg, 1995). To test the significance of the comparisons, we used the average corrected p -value and the percentage of tests passing the significance level ($\alpha = 0.05$) after correction.

Results

Genetic structure

As expected on *P. nigra* seedlings, we did not find any clonal individual in our dataset. The multilocus inbreeding coefficient was low ($F_{is} = 0.007$) and does not show deviation from Hardy-Weinberg equilibrium (p-value = 0.441) indicating no population sub-structure. This absence of population subdivision was also confirmed by the STRUCTURE runs indicating a best number of clusters equal to 1 (data not shown).

Regressions between R_{ij} values and the spatial distance were never significant, indicating no spatial genetic structure in any of the four sampled patches along the 1.2 km river reach (Fig. 2). Kinship coefficient (R_{ij}) between pairs of seedlings ranged between -0.31 and 0.55 , indicating that some sibs are present in our sample (within and among patches in the same alluvial bar). However, when sampling randomly all independent pairwise relatedness coefficients R_{ij} s within patches, we found no differences between intra-patch and inter-patch mean R_{ij} (mean intra = 0.00419 ± 0.00104 SE; mean inter = -0.00265 ± 0.00102 SE; average $p.value = 0.472$; average corrected $p.value = 0.907$). Only 0.06% of our $p.values$ were inferior to the 0.05 threshold (Fig. S1), further confirming the absence of genetic structure over our sampling area.

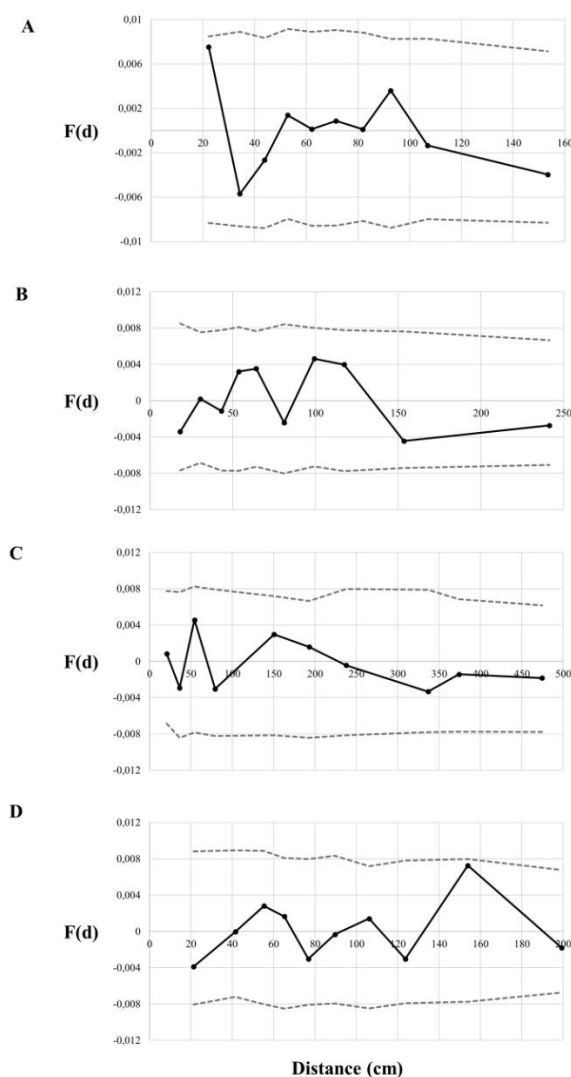


Fig.2 Spatial autocorrelation plots for the four patches: A, B, C and D. The average kinship coefficient $F(d)$ is plotted against geographical distance between individuals. Confidence intervals (95%) are indicated by dashed lines. All values within the confidence interval are not significantly different from 0 ($\alpha = 0.05$).

Discussion

Spatial genetic structure

Black poplar seeds are generally deposited within only a few hundred meters of the mother tree (Braatne, 1996). This suggests that despite the wide distributional range of *P. nigra*, most pollen and seeds disperse over short distances. However, we did not detect any significant FSGS for the four patches of the one-year seedlings we studied in the Allier River and no genetic structure across the four patches, indicating that seed dispersal did not create an initial FSGS pattern. This result does not imply that FSGS could never be found. In fact, in a previous study we found a significant FSGS in five-year-old individuals but not for older cohorts (Mazal *et al.* 2021). The FSGS found for the five-year old cohort could be the outcome of a particular dispersal event in which related seeds dispersed together. Following the idea of a short dispersal distances, we proposed that across short dispersal distances seeds from different trees were not homogeneously mixed by dispersal. Thus, at the fine scale (a few meters), we suggested that there is a significant SGS in the youngest cohort because clumps of seeds originating from different mother trees are imperfectly mixed. The present study on one year-old seedlings provides an alternative hypothesis. Seeds originating from different mother trees in 2019 seem to have been well mixed during dispersal, and thus no structure could be found in or among the seedling patches. Although seed dispersal in clumps can occur and is maybe favoured in certain hydrodynamic contexts when seeds from different mother trees do not mix in the air and/or the water (Mazal *et al.* 2021), it does not seem to be the general pattern. However, different seeds from one mother tree can still disperse at close distances from each other as evidenced by the fact that some pairs of highly related individuals (high R_{ij} values) were found in the same patches and by the FSGS found in the 5-year-old cohort.

A proposed history of poplar succession

How can we explain that FSGS is not found in one-year seedlings, but found in five years old cohorts and then disappears again in the older stages? A closer look at the variation of the scale and density of patches of individuals through time helps understanding these FSGS patterns. At the seedling stage, individual density was very high in the four patches (mean density = 133 ± 59.61 individuals/m²) and the studied areas in each patch were rather small (1 m²). The area and densities of the three older cohorts sampled in our previous study (Mazal *et al.* 2021) are listed in Table 2. As the cohort get older, the tree density decreases (Table 2), as also

reported in Corenblit *et al.* (2016) on the Garonne River, and we had to sample over larger areas to have a sufficiently large sample size.

The evolution of the sampling area and tree density in relation to the different age-stages is indicated in Figure 2. Our results show that when seeds disperse and reach the alluvial bars, they can be well mixed. In such case, no FSGS is found at the seedling stage over a few meters. During the first years, following the early establishment, saplings face different stresses (i.e., hydric, nutrient, mechanical; Karrenberg *et al.* 2002; Trupiano *et al.* 2014; Hortobágyi *et al.* 2017). These stressful conditions, combined with high seedling densities (more than 100 individuals per square meters) allows facilitation processes to occur through niche construction (Corenblit *et al.*, 2009; Hortobágyi *et al.*, 2018). Facilitation is defined as ‘an interaction in which the presence of one species alters the environment in a way that enhances the growth, survival and reproduction of a second species’ (Bronstein (2009) page 1160), a definition which is also valid when considering different genotypes of the same species (McIntire & Fajardo, 2014). In this case, facilitation is enhanced by niche construction: individuals trap sediments which result in a massive deposit of sediments and also organic matter. These deposits create sheltered downstream habitats that are favourable for poplar growth (Francis *et al.*, 2009)(Francis *et al.*, 2009; Corenblit *et al.* 2009, 2014, 2016) even if individuals compete with each other.

Scaling up from patches of seedlings to patches of five-year old is coupled with a reduction in density and an increase in patch area (Table 2). During this scaling, the ZOI increases as well. A given individual will interact with individuals located further away as its ZOI expands (Fig. 3). Intra-specific facilitation is supposed to be a major driver at the establishment stage for *P. nigra* because in densely populated recruitment patches each individual benefits from the presence of others in relation with biomechanical protection and sediment trapping (Barsoum, 2002; Corenblit *et al.* 2014; 2018). We have shown that some individuals are highly related within our patches of seedlings. Thus, interactions between related individuals can take place at the end of the first growing season or during the second growing season. These related individuals could potentially correspond to the highly related individuals we found in five-year old patches (Mazal *et al.* 2021).

Positive interactions, when directed towards related individuals *via* kin selection, could lead to a selective thinning of unrelated individuals and the appearance of the FSGS we found in the five-year old cohorts (Fig. 3). Many studies have reported preferential help toward related individuals mostly in forbs including *Trifolium repens* (Lepik *et al.*, 2012), soya beans (Murphy

et al., 2017; Li et al., 2018), rice (Yang et al., 2018), *Glechoma hederacea* (Goddard et al., 2020) and *Pisum sativum* (Pezzola et al. 2020). This has been interpreted as kin recognition, i.e., the ability for plants to distinguish related individuals from unrelated ones and prevent negative interactions with related individuals (see review Ehlers & Bilde, 2019). As a consequence, density-dependent, biotic interaction processes may alter the FSGS of plant populations generated by dispersal. In our case, kin-oriented interactions would increase the probability that at least one individual of a group of locally dominant or better adapted related genotypes will survive better (Fig.4), grow and reach sexual maturity by the mean of biomechanical protection, sediment/organic matter trapping and the reduction of competition (Hortobágyi et al., 2018).

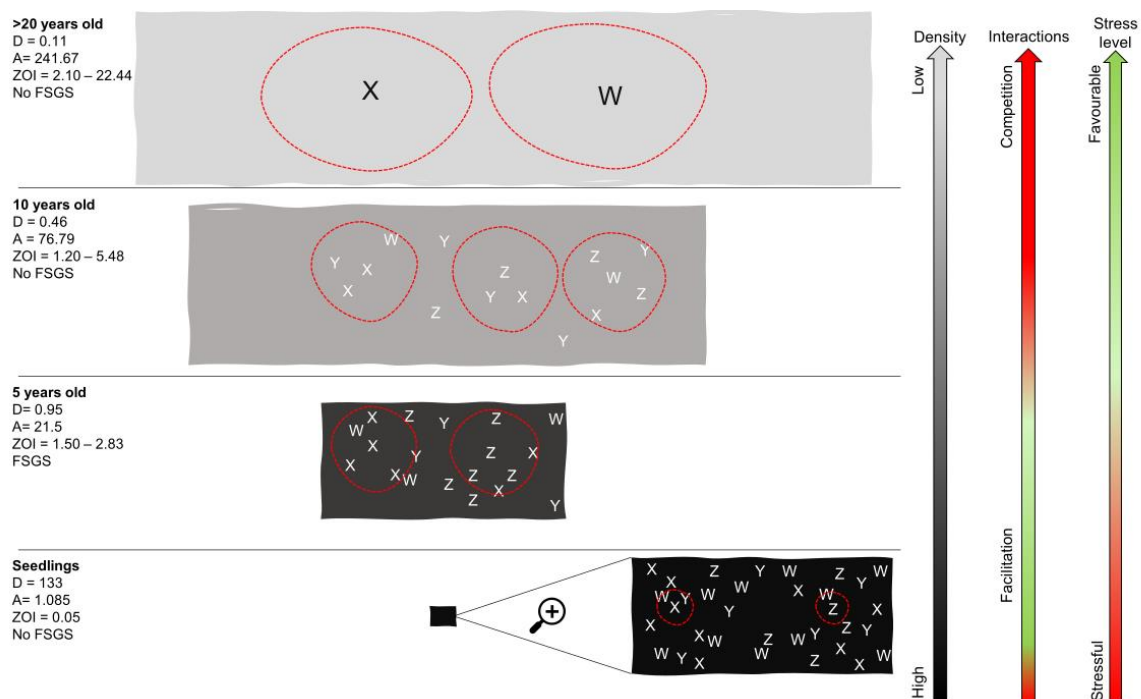


Fig.3. Evolution of the different cohorts. D, density (inds/m²); A, area (m²); ZOI, mean zone of interaction of individuals (min-max in metres) are represented by the red dashed circle. Letters represent different individuals from the same family (i.e., four families W, X, Y and Z). On the right is represented the gradient of density (from high to low), type of interactions (from negative to positive and back to negative) and stress level (stressful to favourable).

However, biotic interactions are likely to change over life stages, especially when the environment changes as well. As the niche construction processes change the environmental condition from stressful to more favourable conditions, the type of interactions change as well. After a few years, because habitat conditions improves and the site gets less exposed to floods, competition becomes the major interaction between poplars. Consequently, several neighbouring (and thus related) individuals die, leading to the loss of FSGS in the older stages (10 to more than 20 years old cohort). That would imply that, at the colonization stage, poplars expressed a competitive-ruderal strategy (*sensu* Grime 2006) based on cooperation with reduced competitive traits among related individuals in exposed patches followed by increased competitive traits expression as habitat conditions improve through niche construction. In addition, the thinning process in maturing forests may change their genetic composition and structure by removing groups of siblings (Yoda *et al.* 1963; Harper 1977). Self-thinning tends to significantly reduce the density of trees growing very close to one another, and we showed that the average distance between individuals increases with cohort age, resulting in a lower density in older cohorts (see also Corenblit *et al.* 2016).

Alternatively other studies have not been able to identify kin recognition and came to different conclusions. Differences in competitive ability in *Arabidopsis thaliana* provide an explanation for the differences in growth between related and unrelated individuals (Masclaux *et al.*, 2010; Simonsen *et al.*, 2014). In *A. thaliana* again, phenotype-matching (i.e., a mechanism by which individuals may be able to identify kin) has been proposed as an alternative hypothesis to explain differences in aerial growth (Till-Bottraud & de Villemereuil (2016) commenting on Crepy & Casal 2015). In our case, the FSGS detected for five-years-old cohort (Mazal *et al.* 2021) could from the strong and extremely localized environmental pressures (i.e., environmental filtering) that generally occur on alluvial surfaces. Overall, the black poplar can be considered as a species composed of highly plastic “general purpose genotypes” and can cope with a wide variety of stresses (Chamaillard, 2011; Hortobágyi *et al.* 2018). More precisely, in the case of a severe drought (Garavillon-Tournayre *et al.*, 2018), only the most adapted genotypes would survive. If drought resistance is shared by related individuals (e.g., from the same mother tree) then strong selection for drought resistance will result in related individuals being selected as well. At short distances, this would lead to an over-representation of specific resistant genotypes which share the same ancestry and could explain the appearance of FSGS at the five-year-old stage (Fig. 4).

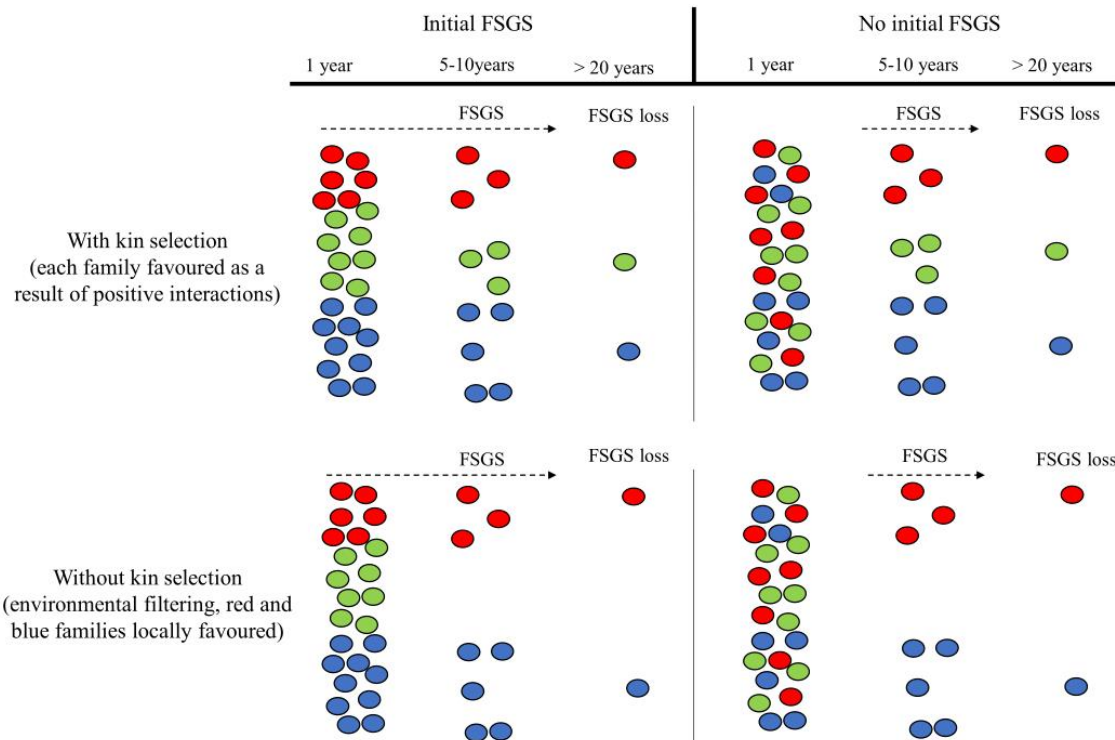


Fig.4. Possible scenarios of evolution of FSGS, with or without kin selection. In the kin selection theory framework, both with and without initial FSGS at the seedling stage (<1 year), positive interactions between related individual can lead to FSGS at the 5-10 years stage. At the older stage (>10 years) self-thinning and competition lead to the loss of FSGS. When considering environmental filtering instead of kin selection, with initial FSGS, strong selection on the most adapted genotypes can both cause FSGS to appear and prevent the emergence of FSGS. Again, self-thinning and competition lead to the loss of FSGS at the older stages.

Concluding remarks

Few studies have linked intra-specific interactions and the pattern of SGS and FSGS within plant populations (Segovia et al., 2015; Fajardo et al., 2016). To our knowledge, it is the first time a study assessed the FSGS for trees at the scale of a centimetre and across different cohorts. This enabled us to estimate (i) the way in which seeds dispersed and (ii) the evolution of intra-specific interactions through *P. nigra* establishment on alluvial bars. We propose that the evolution of FSGS is closely related to intraspecific interactions. These interactions are also dependent on the stress level and can change (i.e., from positive to negative) in time thus impacting the density of individuals per patch. Therefore, a change in the type of interaction can lead to the emergence or loss of FSGS. The study of FSGS through time from dispersion to mature stands can be a valuable tool to understand and monitor intra-specific interactions. Our diachronic study offers a strong indication that for long lived species such as *P. nigra*, the

type of interactions is dependant of the initial pattern of seed dispersal and that it may change in relation to the level of stress. A cohort monitoring approach from establishment to the mature stage would truly validate our results and would be promising for understanding how riparian successions unfold.

Acknowledgements: the authors wish to thank Guillaume Leroux (*Réserve Naturelle Nationale du Val d'Allier*) for his help during sampling in the Réserve, as well as Véronique George, Vanina Guerin (*INRA, Orléans, Génétique, Adaptation et Amélioration (GA²) - Genotypage - Qualité*), Charles Poncet, Lydia Jaffarelo and Carole Confolent (*Plate-forme Gentyane UMR INRA Génétique Diversité et Ecophysiologie des Céréales*) for help with marker choice and analyses, and Médéric Mouterde (U. de Genève) for help with the statistical analysis.

Funding: The first author was funded for his PhD by the French Ministry of National Education, Higher Education and Research. This research was supported by the French government IDEX-ISITE initiative 16-IDEX-0001 (CAP 20-25). Financial support was provided by the *LTSER Zone Atelier Loire – CNRS*, the *Fédération des Recherches en Environnement (FR 3467 UCA/CNRS/INRA)*,

Compliance with ethical standard

The authors declare that they have no conflict of interest.

Data archiving statement

The genetics data (tables of genotypes) and R code used in this study are currently being submitted to Zenodo open-access repository (<https://about.zenodo.org/>).

Authors' contributions: All authors contributed to the study conception and design. Sampling, material preparation, data collection and analysis were performed by Lucas Mazal, Irène Till-Bottraud and Boris Fumanal. Lucas Mazal led the writing of the article to which all authors contributed. All authors read and approved the final manuscript.

References

- Banks SC, Cary GJ, Smith AL, Davies ID, Driscoll DA, Gill AM, Lindenmayer DB & Peakall R (2013) How does ecological disturbance influence genetic diversity? *Trends in Ecology & Evolution* 28:670–679.
- Barrat-Segretain MH (1996) Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: A review. *Vegetatio* 123:13–37.
- Barsoum N & Hughes FMR (1998) Regeneration response of black poplar to changing river levels. *Hydrology in a Changing Environment*. Wiley-Blackwell, pp 397–412.
- Benjamini Y & Hochberg Y (1995) Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 57:289–300.
- Bertness MD & Callaway R (1994) Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* 9:191–193.
- Born C, Hardy OJ, Chevallier M-H, Ossari S, AttéKé C, Wickings EJ & Hossaert-Mckey M (2008) Small-scale spatial genetic structure in the Central African rainforest tree species *Aucoumea klaineana*: a stepwise approach to infer the impact of limited gene dispersal, population history and habitat fragmentation: SGS in a central african tree species. *Molecular Ecology* 17:2041–2050.
- Braatne (1996) Life history, ecology and reproduction of riparian cottonwoods in North America.
- Bronstein JL (2009) The evolution of facilitation and mutualism. *Journal of Ecology* 97:1160–1170.
- Brookfield JFY (1995) A simple new method for estimating null allele frequency from heterozygote deficiency. *Molecular Ecology* 5:453–458.
- Chamaillard S (2011) Efficience de l'utilisation de l'eau chez le peuplier noir (*Populus nigra* L.) : variabilité et plasticité en réponse aux variations de l'environnement.
- Chenault N, Arnaud-Haond S, Juteau M, Valade R, Almeida J-L, Villar M, Bastien C & Dowkiw A (2011) SSR-based analysis of clonality, spatial genetic structure and introgression

from the Lombardy poplar into a natural population of *Populus nigra* L. along the Loire River. *Tree Genetics & Genomes* 7:1249–1262.

Corenblit D, Garófano-Gómez V, González E, Hortobágyi B, Julien F, Lambs L, Otto T, Roussel E, Steiger J, Tabacchi E & Till-Bottraud I (2018) Niche construction within riparian corridors. Part II: The unexplored role of positive intraspecific interactions in *Salicaceae* species. *Geomorphology* 305:112–122.

Corenblit D, Steiger J, Charrier G, Darrozes J, Garófano-Gómez V, Garreau A, González E, Gurnell AM, 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: Biogeomorphic Dynamics within a Channelized River. *Earth Surface Processes and Landforms* 41:1276–1292.

Corenblit D, Steiger J, González E, Gurnell AM, 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.: The biogeomorphological life cycle of poplars. *Earth Surface Processes and Landforms* 39:546–563.

Corenblit D, Steiger J, Gurnell AM & Naiman RJ (2009) Plants intertwine fluvial landform dynamics with ecological succession and natural selection: a niche construction perspective for riparian systems. *Global Ecology and Biogeography* 18:507–520.

Crepy MA & Casal JJ (2015) Photoreceptor-mediated kin recognition in plants. *New Phytologist* 205:329–338.

Deng J-Y, van Noort S, Compton SG, Chen Y & Greeff JM (2020) Conservation implications of fine scale population genetic structure of *Ficus* species in South African forests. *Forest Ecology and Management* 474:118387.

Dudley SA & File AL (2007) Kin recognition in an annual plant. *Biology Letters* 3:435–438.

Ehlers BK & Bilde T (2019) Inclusive fitness, asymmetric competition and kin selection in plants. *Oikos*.

Evanno G, Regnaut S & Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Molecular Ecology* 14:2611–2620.

Evans JR, Imaizumi F, Ohsaka O & Ogawa S (2020) Relationship between tree height and landslide characteristics obtained by GIS assessment. *Earth Surface Processes and Landforms* 45:3280–3292.

Faivre-Rampant P, Zaina G, Jorge V, Giacomello S, Segura V, Scalabrin S, Guérin V, De Paoli E, Aluome C, Viger M, Cattonaro F, Payne A, PaulStephenRaj P, Le Paslier MC, Berard A, Allwright MR, Villar M, Taylor G, Bastien C & Morgante M (2016) New resources for genetic studies in *Populus nigra*: genome-wide SNP discovery and development of a 12k Infinium array. *Molecular Ecology Resources* 16:1023–1036.

Fajardo A, Torres-Díaz C & Till-Bottraud I (2016) Disturbance and density-dependent processes (competition and facilitation) influence the fine-scale genetic structure of a tree species' population. *Annals of Botany* 117:67–77.

Francis RA, Corenblit D & Edwards PJ (2009) Perspectives on biogeomorphology, ecosystem engineering and self-organisation in island-braided fluvial ecosystems. *Aquatic Sciences* 71:290–304.

Garavillon-Tournayre M, Gousset-Dupont A, Gautier F, Benoit P, Conchon P, Souchal R, Lopez D, Petel G, Venisse J-S, Bastien C, Label P & Fumanal B (2018) Integrated drought responses of black poplar: how important is phenotypic plasticity? *Physiologia Plantarum* 163:30–44.

Goddard EL, Varga S, John EA & Soulsbury CD (2020) Evidence for Root Kin Recognition in the Clonal Plant Species *Glechoma hederacea*. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8:578141.

González-Robles A, Manzaneda AJ, Salido T, Valera F, García C, Fernández-Ocaña AM & Rey PJ (2020) Spatial genetic structure of a keystone long-lived semiarid shrub: historical effects prevail but do not cancel the impact of recent severe habitat loss on genetic diversity. *Conservation Genetics*.

Grime JP (2006) *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. John Wiley and Sons.

Guilloy H, González E, Muller E, Hughes FMR & Barsoum N (2011) Abrupt Drops in Water Table Level Influence the Development of *Populus nigra* and *Salix alba* Seedlings of Different Ages. *Wetlands* 31:1249–1261.

- Guilloy-Froget H, Muller E, Barsoum N & Hughes FMM (2002) Dispersal, germination, and survival of *Populus nigra* L. (Salicaceae) in changing hydrologic conditions. *Wetlands* 22:478–488.
- Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology* 7:1–16.
- Hardy OJ (2003) Estimation of pairwise relatedness between individuals and characterization of isolation-by-distance processes using dominant genetic markers. *Molecular Ecology* 12:1577–1588.
- Hardy OJ & Vekemans X (2002) spagedi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Molecular Ecology Notes* 2:618–620.
- Harper JL (1977) *Population Biology of Plants*. London.
- 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.
- Hortobágyi B, Corenblit D, Vautier F, Steiger J, Roussel E, Burkart A & Peiry J-L (2017) A multi-scale approach of fluvial biogeomorphic dynamics using photogrammetry. *Journal of Environmental Management* 202:348–362.
- Imbert E & Lefevre F (2003) Dispersal and gene flow of *Populus nigra* (Salicaceae) along a dynamic river system. *Journal of Ecology* 91:447–456.
- Jelić M, Patenković A, Skorić M, Mišić D, Kurbalija Novičić Z, Bordács S, Várhidi F, Vasić I, Benke A, Frank G & Šiler B (2015) Indigenous forests of European black poplar along the Danube River: genetic structure and reliable detection of introgression. *Tree Genetics & Genomes* 11.
- Jones CG, Lawton JH & Shachak M (1994) Organisms as Ecosystem Engineers. *Oikos* 69:373.
- Karrenberg S, Edwards PJ & Kollmann J (2002) The life history of *Salicaceae* living in the active zone of floodplains. *Freshwater Biology* 47:733–748.
- Kettenring KM, Mossman BN, Downard R & Mock KE (2019) Fine-scale genetic diversity and landscape-scale genetic structuring in three foundational bulrush species: implications for

wetland revegetation: Bulrush genetic diversity and structuring. *Restoration Ecology* 27:408–420.

Kitamura K, Nakanishi A, Lian C & Goto S (2018) Distinctions in Fine-Scale Spatial Genetic Structure Between Growth Stages of *Picea jezoensis* Carr. *Frontiers in Genetics* 9:490.

Lepik A, Abakumova M, Zobel K & Semchenko M (2012) Kin recognition is density-dependent and uncommon among temperate grassland plants (A Knapp, Ed. by). *Functional Ecology* 26:1214–1220.

Li J, Xu X-L & Liu Y-R (2018) Kin recognition in plants with distinct lifestyles: implications of biomass and nutrient niches. *Plant Growth Regulation* 84:333–339.

Loiselle BA, Sork VL, Nason J & Graham C (1995) Spatial genetic structure of a tropical understory shrub, *Psychotria officinalis* (Rubiaceae). *American Journal of Botany* 82:1420–1425.

Mahoney JM & Rood SB (1998) Streamflow requirements for cottonwood seedling recruitment—An integrative model. *Wetlands* 18:634–645.

Masclaux F, Hammond RL, Meunier J, Gouhier-Darimont C, Keller L & Reymond P (2010) Competitive ability not kinship affects growth of *Arabidopsis thaliana* accessions. *New Phytologist* 185:322–331.

Mazal L, Corenblit D, Barsoum N, Steiger J, Skot L, Fumanal B & Till-Bottraud I (2021) Fine-scale spatial genetic structure and intra-specific interactions of *Populus nigra* within a natural river corridor along the lower Allier River (France). *Flora* 275:151763.

McIntire EJB & Fajardo A (2009) Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecology* 90:46–56.

McIntire EJB & Fajardo A (2014) Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity. *New Phytologist* 201:403–416.

Murphy GP, Swanton CJ, Van Acker RC & Dudley SA (2017) Kin recognition, multilevel selection and altruism in crop sustainability (by D Gibson, Ed.). *Journal of Ecology* 105:930–934.

- Oetting WS, Lee HK & Flanders DJ (1995) Linkage analysis with multiplexed short tandem repeat polymorphisms using infrared fluorescence and M13 tailed primers. *Genomics* 30:450–458.
- Peakall R & Smouse PE (2012) GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research--an update. *Bioinformatics* 28:2537–2539.
- Pezzola E, Pandolfi C & Mancuso S (2020) Resource availability affects kin selection in two cultivars of *Pisum sativum*. *Plant Growth Regulation* 90:321–329.
- Pospíšková M & Šálková I (2006) Population structure and parentage analysis of black poplar along the Morava River. *Canadian Journal of Forest Research* 36:1067–1076.
- Pritchard JK, Stephens M & Donnelly P (2000) Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. *Genetics* 155:945–959.
- Puechmaille SJ (2016) The program STRUCTURE does not reliably recover the correct population structure when sampling is uneven: subsampling and new estimators alleviate the problem. *Molecular Ecology Resources* 16:608–627.
- Rathmacher G, Niggemann M, Köhnen M, Ziegenhagen B & Bialozyt R (2010) Short-distance gene flow in *Populus nigra* L. accounts for small-scale spatial genetic structures: implications for in situ conservation measures. *Conservation Genetics* 11:1327–1338.
- Sagnard F, Oddou-Muratorio S, Pichot C, Vendramin GG & Fady B (2011) Effects of seed dispersal, adult tree and seedling density on the spatial genetic structure of regeneration at fine temporal and spatial scales. *Tree Genetics & Genomes* 7:37–48.
- Segovia NI, Vásquez JA, Faugeron S & Haye PA (2015) On the advantage of sharing a holdfast: effects of density and occurrence of kin aggregation in the kelp *Lessonia berteroana*. *Marine Ecology* 36:1107–1117.
- Semchenko M, Saar S & Lepik A (2014) Plant root exudates mediate neighbour recognition and trigger complex behavioural changes. *New Phytologist* 204:631–637.
- Simonsen AK, Chow T & Stinchcombe JR (2014) Reduced plant competition among kin can be explained by Jensen's inequality. *Ecology and Evolution* 4:4454–4466.

- Smulders MJM, Van Der Schoot J, Arens P & Vosman B (2002) Trinucleotide repeat microsatellite markers for black poplar (*Populus nigra* L.): primer note. *Molecular Ecology Notes* 1:188–190.
- Stella JC & Battles JJ (2010) How do riparian woody seedlings survive seasonal drought? *Oecologia* 164:579–590.
- Till-Bottraud I & de Villemereuil P (2016) Kin recognition or phenotype matching? *New Phytologist* 209:13–14.
- Trupiano D, Rocco M, Renzone G, Scaloni A, Rossi M, Viscosi V, Chiatante D & Scippa GS (2014) Temporal analysis of poplar woody root response to bending stress. *Physiologia Plantarum* 150:174–193.
- Twyford AD, Wong ELY & Friedman J (2020) Multi-level patterns of genetic structure and isolation by distance in the widespread plant *Mimulus guttatus*. *Heredity* 125:227–239.
- Van Oosterhout C, Hutchinson WF, Wills DPM & Shipley P (2004) micro-checker: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes* 4:535–538.
- Vautier F, Corenblit D, Hortobágyi B, Fafournoux L & Steiger J (2016) Monitoring and reconstructing past biogeomorphic succession within fluvial corridors using stereophotogrammetry: Stereophotogrammetry: Monitoring Past Fluvial Biogeomorphic Succession. *Earth Surface Processes and Landforms* 41:1448–1463.
- Villar M (2006) Ressources génétique du peuplier noir (*Populus nigra* L.) dans la plaine rhénane alsacienne : états des lieux, programme de conservation et perspectives.
- Yang X-F, Li L-L, Xu Y & Kong C-H (2018) Kin recognition in rice (*Oryza sativa*) lines. *New Phytologist* 220:567–578.
- Yoda K (1963) Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Journal of Biology*:107–129.

5. Perspectives sur l'étude de la SGS

5.1. Limites dans les études de SGS en populations naturelles

La principale limite de ces travaux portant sur la SGS réside dans le fait que les cohortes étudiées ne sont pas composées des mêmes individus suivis au cours du temps. Dans nos deux études, chaque cohorte étudiée correspond à des événements de colonisation distincts. Ainsi, il est difficile d'établir des liens directs entre les processus biologiques proposés, c'est-à-dire les types d'interactions, et la présence ou l'absence de SGS observée au sein des différentes cohortes. La SGS significative observée dans la cohorte des jeunes arbres de 5 ans (article 1) pourrait être le vestige d'une dispersion singulière d'individus apparentés ; une branche avec des graines qui tomberaient d'une plante mère, ou un paquet de graines issues d'une même plante mère qui s'aggloméreraient lors de la dispersion dans l'eau et germeraient ensemble sur le banc.

5.2. Étudier la sélection de parentèle chez les espèces longévives en populations naturelles grâce à des suivis de cohortes

Ces études nous amène à penser que la SGS pourrait être un outil pour rechercher *in situ* des espèces candidates chez lesquelles les individus sont susceptibles d'entretenir des interactions positives. Les études de la SGS en populations naturelles pourraient fournir de précieuses indications sur la présence et la localisation d'individus apparentés. Dans ce chapitre, j'ai étudié la SGS chez le Peuplier noir en populations naturelles en échantillonnant différentes cohortes. Or, comme évoqué précédemment, la principale limite de ces travaux sur la SGS réside dans le fait que les cohortes étudiées ne constituent pas un suivi des mêmes individus au cours du temps. Ce biais reste un frein pour établir un lien solide entre l'évolution de la SGS et les interactions entre les individus. Pour écarter ce biais et rendre, il conviendrait de réaliser le suivi de plusieurs cohortes dans le temps. Ceci demanderait de repérer et de suivre les mêmes individus depuis leur implantation sur les bancs alluviaux jusqu'au stade adulte, et demanderait alors un gros effort de suivi. Il faudrait également génotyper tous les individus d'une cohorte, étudier la SGS, et suivre l'évolution de la SGS tout au long de la vie des individus. De plus, il conviendrait également de suivre les cohortes dans des localisations, si possible sur une un gradient de conditions environnementales, car il est possible que le type d'interactions varie en fonction des stades de vie et des conditions environnementales. Il serait possible d'observer des interactions positives dans certaines cohortes et dans certains milieux mais pas dans d'autres. Les changements de type d'interactions suggérés dans ces deux articles pourraient n'avoir lieu

que localement et à certains moments lorsque certaines conditions sont réunies : une densité d'individus suffisante permettant la facilitation, la présence de suffisamment d'individus apparentés, une construction de niche efficace et bien évidemment des évènements destructeurs (crues, sécheresse) présents mais pas trop intenses ni trop fréquents. L'évolution de traits de coopération par voie de sélection de parentèle ne serait alors qu'une possibilité parmi d'autres pour décrire et expliquer le processus de colonisation du Peuplier noir. Ce type d'approche par suivi de multiples cohortes semble le plus approprié pour le suivi de la SGS des espèces à longue durée de vie, chez lesquelles le type d'interactions est susceptible de changer au cours du temps, en fonction des conditions environnementales et des modifications du milieu effectuées par les individus eux-mêmes.

Chapitre III : Construction de niche et sélection de parentèle chez le Peuplier noir en conditions naturelles

1. Contexte

La construction de niche est le processus par lequel les organismes modifient leur propre niche écologique par leurs actions sur l'environnement (Odling-Smee et al. 2003). Le Peuplier noir est une espèce ingénieur d'écosystème dans la phase initiale de développement des forêts riveraines. Il a été démontré qu'il tend, avec d'autres espèces de la famille des Salicacées comme les saules (*Salix* spp.), à stabiliser les bancs alluviaux grâce à ses racines et à piéger de grandes quantités de sédiments fins (Figure 10), de matière organique et de nutriments avec ses parties aériennes (Corenblit et al. 2009). Il est à l'origine de la formation d'îles fluviales et de plaines alluviales (Corenblit et al. 2014). Des interactions réciproques entre les peupliers et le milieu hydrogéomorphologique sont également à l'œuvre (voir modèle biogéomorphologique détaillé dans le Chapitre I partie 2, figure 2). En orientant la construction des formes fluviales, le Peuplier noir améliore ainsi ses chances de survie et de reproduction sexuée en diminuant l'intensité des contraintes mécaniques pendant les crues et des stress hydriques pendant les étiages.

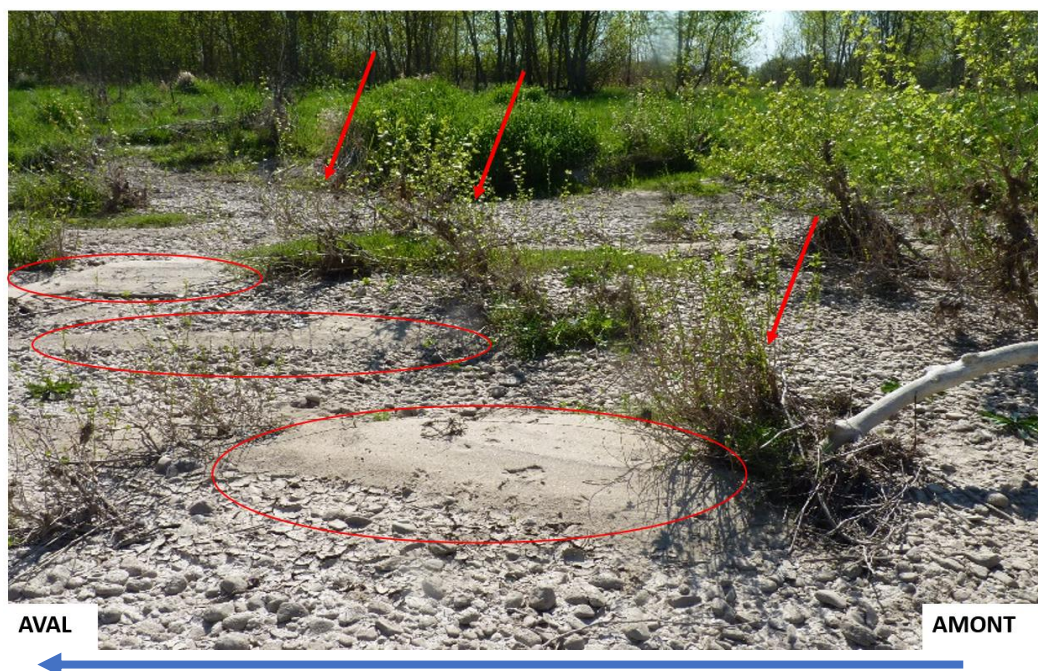


Figure 10. Illustration du piégeage sédimentaire par de jeunes Peuplier noirs sur un banc alluvial de la rivière Allier. L'accumulation de sédiments fins entourée en rouge est située immédiatement à l'aval des individus isolés indiqués par des flèches. La flèche bleue, indique le sens du courant. (Photo B. Hortobágyi).

Pour parvenir à construire leur niche, les Peupliers noirs doivent être nombreux. Sur les bancs alluviaux exposés aux crues, les Peupliers noirs survivent et poussent mieux en forte densité. Cette observation indique que les individus entretiennent des interactions positives comme la facilitation. La facilitation est une interaction positive indirecte qui résulte souvent de la modification de l'environnement immédiat d'un individu, comme un effet d'ombrage ou de protection face à une contrainte environnementale, et qui bénéficie aux individus voisins. L'hypothèse du gradient de stress (Bertness & Callaway 1994), mentionnée dans le chapitre précédent, stipule que la facilitation peut remplacer la compétition en conditions de stress. Ici, la présence de nombreux Peupliers noirs réduit les forces d'arrachement et permet une meilleure rétention des sédiments, de l'humidité et des nutriments ce qui entraîne une meilleure survie. Lorsque la facilitation a lieu entre individus d'une même espèce, les interactions deviennent symétriques et bénéfiques pour tous, car les individus présentent des besoins similaires. La facilitation, si elle est directe et symétrique devient bénéfique pour les individus et correspond à de la coopération (voir Chapitre I). De plus, j'ai pu montrer grâce aux études de SGS (Chapitre II) que l'on retrouve des individus apparentés dans les premiers stades de colonisations. La présence d'individus apparentés associée aux effets de la facilitation suggérerait que des interactions positives sont possibles entre individus apparentés. Ainsi, la construction de niche chez le Peuplier noir pourrait être rendue possible par de la facilitation, voire par de la coopération entre individus apparentés. Si ces interactions positives viennent à être démontrées entre individus apparentés chez le Peuplier noir, alors cela laisse entrevoir la possibilité d'une construction de niche par voie de sélection de parentèle, ce qui n'a encore jamais été démontré.

2. Objectifs

L'objectif de ce second chapitre était double. Il s'agissait, d'une part, de mettre en évidence de manière formelle la construction de niche, ce qui n'a encore jamais été fait, et, d'autre part, de déterminer dans quelles conditions on trouve de la construction de niche. Nous avons notamment intégré l'apparentement entre individus comme facteur. Les deux hypothèses testées étaient les suivantes :

- La construction de niche est observée en forte densité car les individus accumulent les sédiments et changent leur environnement local plus efficacement qu'en faible densité.
- Les groupes d'individus apparentés construisent leur niche plus efficacement que des groupes d'individus non-apparentés via des interactions positives comme la

coopération, voire l'altruisme. De plus, dans les situations les plus exposées et les plus contraignantes à cause des stress mécanique (en amont des bancs alluviaux) et hydrique (éloigné ou trop en hauteur par rapport au chenal), on s'attend à une plus forte coopération entre les individus apparentés et une plus forte compétition entre les individus non-apparentés que dans des situations moins exposées.

L'expérience décrite ci-après n'a pas abouti et nous n'avons pas pu répondre aux questions posées. Toutefois, je propose quand même de décrire le matériel et méthode mis en place et de revenir sur les raisons qui ont amené à la destruction de l'expérimentation

3. Matériels et méthodes

3.1. Site d'étude

Le site d'étude, situé le long du cours inférieur de la rivière Allier dans la Réserve Naturelle Nationale du Val d'Allier (RNNVA), est le même que celui où nous avons étudié la SGS au chapitre précédent (Chapitre II).

3.2. Description du plan expérimental

12 parcelles expérimentales ont été implantées sur trois bancs alluviaux (Figure 12). Les parcelles étaient divisées en deux sous-parcelles (Figure 11) composées de :

- un groupe de 10 individus génétiquement apparentés (Ap) ;
- un groupe de 10 individus génétiquement non-apparentés (N-A) ;
- trois rangées de 7 paires d'individus (=21 paires) intercalés entre les groupes Ap et N-A ; pour évaluer la capacité compétitive des géotypes les uns par rapport aux autres.

Ce dispositif permet de comparer l'effet construction de niche (zone d'accumulation en pointillés jaunes sur la figure 11) selon la taille du groupe, à savoir entre les paires d'individus et les groupes de 10 individus. Au total, notre dispositif comprenait 12 parcelles et 24 sous-parcelles réparties sur les 3 bancs (Figure 12). Les sous-parcelles étaient délimitées à leurs quatre coins par des fers à béton de 50cm, enfoncés dans le substrat. Les distances entre les individus, entre les groupes et entre les paires ont été estimées grâce aux observations sur le terrain et aux travaux précédents sur l'observation des accumulations sédimentaires par les Peupliers noirs en aval de leur position (Hortobágyi et al. 2018). La distance (20cm) entre les

individus au sein des groupes d'apparentés et de non-apparentés correspondait à un bon compromis entre les deux individus et l'espace nécessaire pour se développer. Les paires ont été alignées par rapport au sens du courant pour éviter que la trainée sédimentaire induite par la paire amont ne se dépose sur la paire en aval.

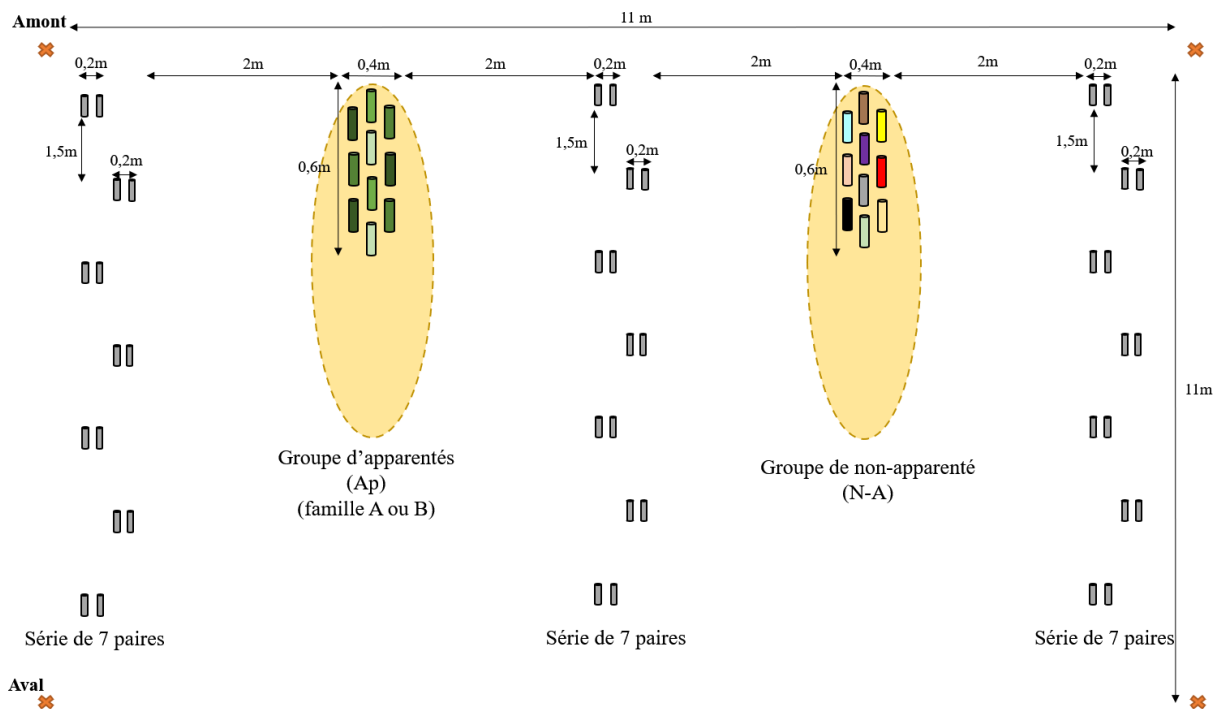


Figure 11. Représentation schématique d'un bloc expérimental utilisé dans notre dispositif. En gris, les séries de paires (21 par bloc) pour le contrôle de l'effet compétiteur et de la construction de niche. En vert, le groupe de 10 individus apparentés entre eux, les nuances de verts représente le gradient d'apparentement entre individus. En multicolore, le groupe de 10 individus non-apparentés entre eux. L'ovale en pointillés jaunes représente l'accumulation sédimentaire attendue dans les groupes de 10 individus à la suite de l'effet de construction de niche au bout d'un an.

Nous avons utilisé deux groupes d'individus apparentés appelés famille A et B. Chaque famille était composée d'individus qu'on ne retrouvait pas dans l'autre famille. Nous avons placé la famille A dans le premier bloc d'une parcelle et, la famille B dans le second bloc de la parcelle. Le groupe de non-apparentés était constitué d'individus différents des familles A et B et était le même à chaque fois dans les deux blocs d'une parcelle. Les paires ont été constitués de telle manière que chaque génotype (c'est à dire les individus) était confronté à trois autres génotypes différents par parcelle. Les trois autres génotypes auxquels étaient confrontés ce même génotype étaient différents entre parcelles. Le nombre d'individus disponibles ainsi que

l'espace nécessaire pour toutes les combinaisons possibles entre génotypes ne nous permettait pas de tester toutes les combinaisons de génotypes deux à deux. Ainsi, les paires ont été constitués au hasard et leur emplacement au sein des 12 parcelles a été randomisé.

Le matériel biologique utilisé dans cette expérimentation était des boutures issues des individus précédemment génotypés dans l'étude de la SGS (chapitre II). Les arbres sur lesquels les boutures ont été prélevées ont été sélectionnées selon leur degré d'apparentement afin de constituer les deux familles A et B ainsi que le groupe de non apparentés. Afin de regrouper les individus les plus apparentés entre eux pour constituer les deux familles, nous avons dans un premier temps effectué une analyse de vraisemblance à l'aide du logiciel COLONY (Wang 2004 ; Wang & Santure 2009 ; Jones & Wang 2010). Pour chaque paire d'individus échantillonnés, COLONY calcule la probabilité que deux individus soient des demi-frères/sœurs (un parent en commun), ou des pleins frères/sœurs (deux parents en commun). Après avoir identifié les demi-frères/sœurs, nous avons constitué des « noyaux familiaux » pour les deux familles A et B. Puis, grâce au coefficient d'apparentement entre toutes les paires d'individus obtenus via le logiciel SPAGeDi (Hardy & Vekemans 2002), nous avons pu compléter les « noyaux familiaux » avec les individus restants le plus pour arriver à 10 individus par famille. L'apparentement moyen de chaque famille est donné dans le Tableau 2. Le groupe d'individus non-apparentés a été constitué en prenant les individus les moins apparentés de l'échantillonnage. Le coefficient d'apparentement de Loiselle utilisé (Loiselle et al. 1995) est estimé par rapport à la moyenne de la population, ce qui explique pourquoi on obtient une valeur d'apparentement négative pour ce groupe (Tableau 2).

Tableau 2. Tableau d'apparentement moyen des groupes d'individus apparentés (familles A et B) et non-apparentés constitués pour la mise en œuvre de l'expérimentation.

	Famille A	Famille B	Non-Apparentés
Apparentement moyen (Loiselle et al. 1995)	0.1535	0.1379	-0.0236

Pour chaque individu des familles A et B, nous avons besoin de 48 boutures : une bouture pour chacune des 12 parcelles + 36 boutures pour constituer les paires (un individu était

retrouvé dans trois paires dans chacune des 12 parcelles). Pour les individus du groupe de non-apparentés, il nous fallait plus de boutures (60) car ce groupe de non-apparentés était le même dans tous les blocs. Au total, nous avons collecté et préparé un total de 1440 boutures. Les boutures de 50cm de long ont été prélevées à la mi-mars 2018, enveloppées dans du papier humide et stockées dans des sacs hermétiques en chambre froide à 4°C. Pour chaque bouture, le bourgeon terminal a été retiré, sauf dans le cas où c'était le seul disponible. Cette précaution relative aux bourgeons était importante car il fallait qu'à la reprise de croissance les boutures présentent une architecture branchiale similaire pour ainsi disposer de capacités de piégeage de sédiments similaires. Avant leur plantation, les boutures ont été retaillées à la longueur de 40cm et plantées de 30cm dans le substrat. Le diamètre basal de chaque bouture a été mesuré ainsi que le nombre de bourgeons au-dessus du collet artificiel au ras du sol ont été noté pour servir de covariables dans les analyses des données de croissance. Les boutures ont été mise en place dans les blocs à la fin du mois de juin 2018. Pour leur plantation, les boutures ont été enfoncées dans le substrat en forant au préalable un trou et ont été arrosées immédiatement.

La disposition des 12 parcelles sur les trois bancs avait pour objectif de capturer un gradient de conditions environnementales. Le gradient de stress mécanique était obtenu en disposant les parcelles d'amont en aval sur les bancs. Les parcelles situées à l'amont étaient les plus exposées aux crues et à la contrainte mécanique liée à l'écoulement par rapport à celle placées à l'aval. Le gradient de stress hydrique était obtenu en disposant les parcelles selon un gradient proche du chenal – éloigné du chenal. Les parcelles proches du chenal bénéficiaient d'une condition hydrique plus favorable que les parcelles plus éloignées car plus proche de l'eau et de la nappe alluviale. Ces stress, qui modulent probablement les interactions entre les individus (suivant hypothèse du gradient de stress de Bertness & Callaway 1994) étaient importants à intégrer dans notre schéma expérimental car suspectés de moduler le type d'interaction entre individus. Le choix de l'emplacement des parcelles a été fait selon plusieurs critères :

- absence d'embâcles à l'amont, qui auraient perturbé l'écoulement et l'accumulation sédimentaire par les individus ;
- absence de végétation susceptible d'interagir avec la croissance des boutures, en particulier d'autres Peupliers noirs ;
- substrat de surface homogène (texture et granulométrie) sur l'ensemble de la parcelle ;
- topographie homogène et la plus plane possible.

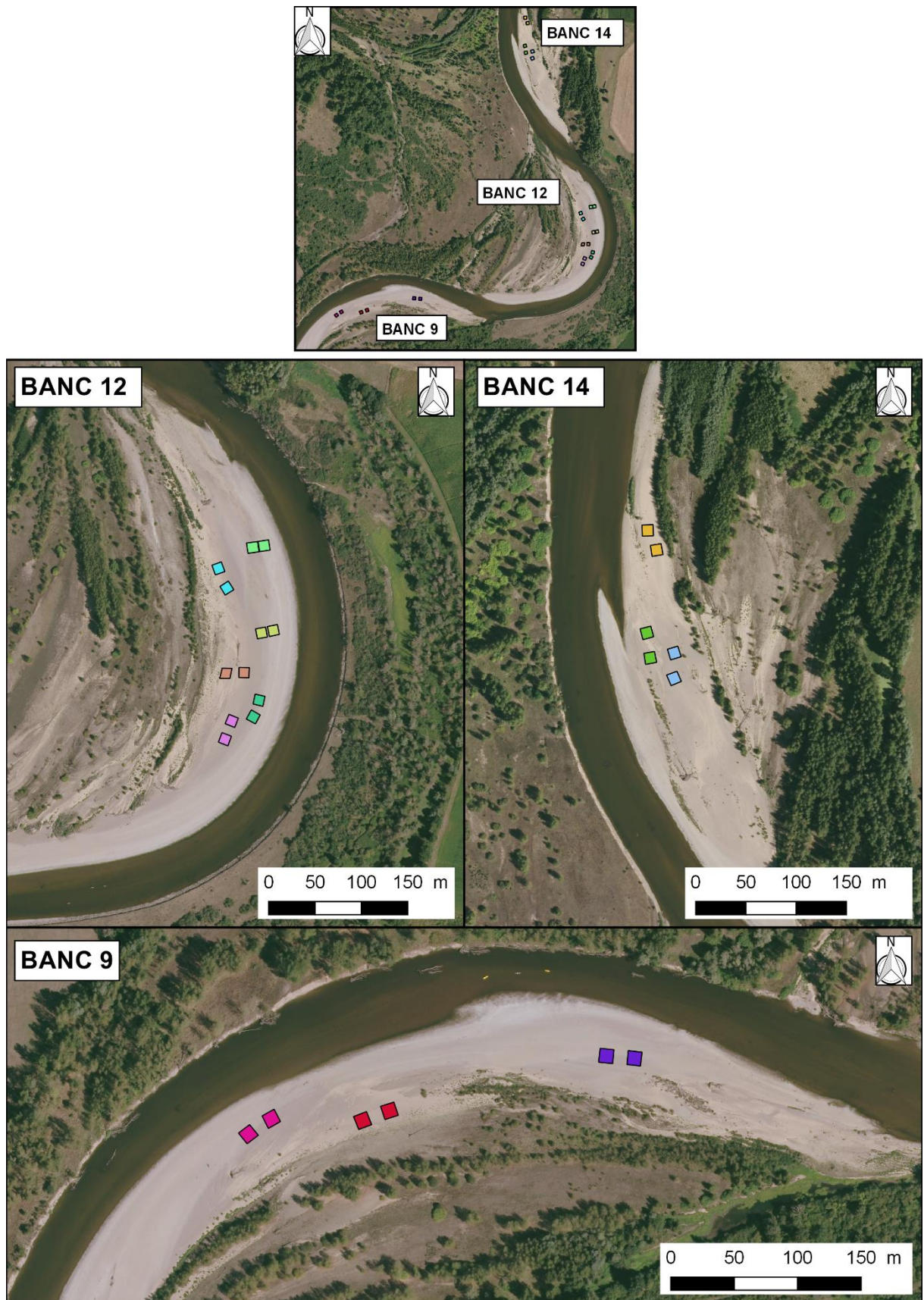


Figure 12. Localisation des parcelles (couleur différentes) et des blocs (couleurs identiques) sur les trois bancs alluviaux de la RNNVA.

Toutes les parcelles étaient géolocalisées grâce aux coordonnées GPS des fers à bétons délimitant chaque bloc (GPS Trimble GEO7X™ centimétrique). Le niveau de la nappe alluviale dans chaque parcelle a été suivi à l'aide de piézomètres (HOBO U20 Water Level Logger) enfoncés de 3m dans le sol. Les variations de température au niveau du sol ont été suivies avec des enregistreurs autonomes (HOBO data logger Pendant UA Temp/Alarm) positionnés entre les deux blocs de chaque parcelle. Afin de quantifier l'accumulation de sédiments faisant suite au piégeage par les Peupliers noirs, nous avons réalisé juste avant la plantation des boutures, une modélisation 3D de la surface des blocs. La méthode employée était la suivante : pour chaque bloc, à l'aide d'une caméra GoPro™ sur une perche à 2.5m de hauteur (pour disposer ainsi d'un grand angle), nous avons pris une série de photographies. L'ensemble des photographies ont ensuite été analysées par photogrammétrie multi-images avec le logiciel Metashape™. Cette analyse nous aurait permis d'obtenir un modèle numérique de terrain 3D pour chaque bloc. La même opération devait être répétée juste après les périodes de submersion, périodes durant lesquelles l'accumulation de sédiments par les individus était possible. Nous avons également mesuré la texture et la granulométrie du substrat de surface dans chaque bloc. En effet, la construction de niche pourrait impliquer un changement de granulométrie en surface ; un substrat grossier au départ laisserait la place à un substrat plus fin grâce à l'accumulation de sédiments fins par les Peupliers noirs. Ces échantillons de substrat ont été analysés par analyse d'images sur le logiciel ImageJ (version 1.52) pour les plus grossiers et au granulomètre laser pour les échantillons les plus fins. Ainsi, à la fin de l'expérimentation nous aurions quantifié le piégeage sédimentaire par les peupliers et la modification de la topographie locale rendant compte de la construction de niche réalisée par les individus. De l'implantation jusqu'à la fin de l'expérimentation (durée = 2 ans) nous avons planifié de suivre à intervalle régulier : la survie des individus, leur hauteur et diamètre au collet et le nombre et la disposition des branches (*branching pattern*). L'apparition d'une végétation secondaire aurait également été notée, quantifiée (% de recouvrement et densité) et qualifiée (taxons présents). Il était également prévu de mesurer le ratio C/N des individus implantés sur site en prélevant des échantillons de feuilles.

4. Retour d'expérience et perspectives

Finalement, cette expérimentation n'a pas pu être menée à son terme à cause d'une succession imprévisible d'événements climatiques extrêmes. Il y a d'abord eu un important retard d'implantation des individus (initialement prévu en mai) à cause des hauts niveaux d'eau du

printemps 2018 et qui ont perduré jusqu'à fin juin 2018 (Figure 13). Puis, immédiatement après la plantation, les hauts niveaux d'eau ont laissé place à une importante sécheresse (jusqu'à 50°C enregistré sur les bancs alluviaux) ce qui a entraîné la mort de plus de la moitié des boutures à la fin de l'été 2018. Enfin, en novembre 2018, une crue d'intensité modérée (Figure 13) a fini par emporter les derniers survivants de la sécheresse.

Afin de limiter les risques évidents pris lors de cette expérimentation, nous avons pris soin de disposer des parcelles proches et éloignées du chenal, et également d'en disposer à l'aval et à l'amont. Ainsi, avec des parcelles réparties sur les différents gradients, nous espérions qu'un nombre suffisant d'individus puissent s'établir. Des crues modérées étaient attendues et même nécessaires pour espérer observer la construction de niche par les Peupliers noirs. Par conséquent, une certaine mortalité au sein de nos parcelles était effectivement attendue. En revanche, j'attendais une survie des individus bien enracinés. Néanmoins, dans notre cas, aucun des individus plantés n'étaient suffisamment bien enracinés pour résister une crue faible ou modérée. La sécheresse a été le facteur déterminant dans l'échec de cette expérimentation. Elle explique certainement la faiblesse de l'enracinement observée ainsi que le faible développement des individus. L'effet de la sécheresse a aussi été accentué par le fait que les boutures n'ont pas pu être plantées à la date prévue à cause d'une hauteur d'eau trop importante et trop longue. Les boutures ont probablement patienté trop longtemps au frais. De plus, lors de la plantation, elles sont passées d'un milieu humide et froid (4°C) à un milieu sec et chaud (plus de 40°C) en l'espace de quelques heures. Le contraste extrême entre les deux environnements a probablement été préjudiciable pour la survie des boutures. En outre, les boutures n'étaient pas toutes de « qualité » équivalente sur le plan de la vigueur de la croissance et de la résistance physiologique aux stress. Certaines ont été prélevées sur de jeunes individus en pleine croissance (environ cinq ans) et d'autres sur des arbres plus âgés (au moins 20 ans). Cet effet a pu être observé car la grande majorité des boutures qui ont réussi à s'implanter étaient issues d'individus jeunes. De plus, les boutures n'ont probablement pas eu le temps de développer un système racinaire suffisamment important pour assurer l'ancrage, l'accès à l'eau et la collecte de ressources.

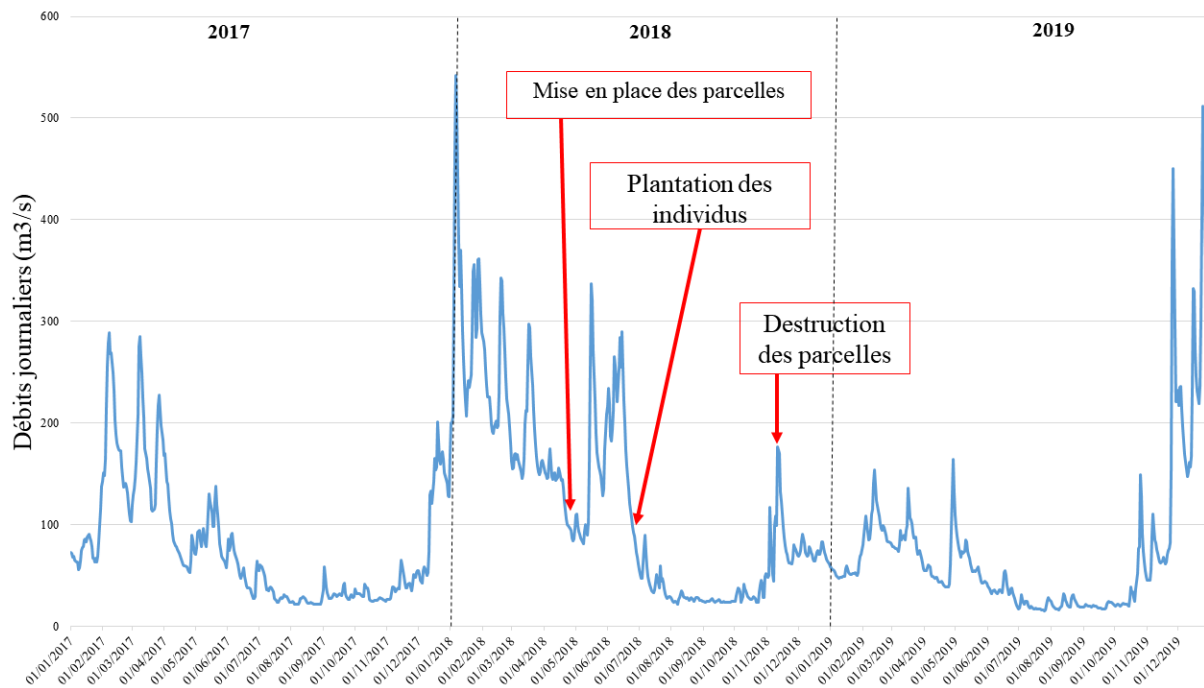


Figure 13. Hydrogramme de la station de Châtel-de-Neuvre (1km en amont de notre site d'étude) sur la période 2017-2019. Les flèches rouges indiquent les mises en place des parcelles et des boutures ainsi que la destruction de l'expérimentation par une crue en novembre 2018.

D'un point de vue méthodologique, l'utilisation de boutures représentait la solution la plus pratique. Bien que la récolte et la préparation des boutures ait été parfois compliquée, les boutures permettent une implantation efficace sur le terrain à condition que les conditions soient clémentes. Pour le test de la construction de niche, l'utilisation de boutures ne présente pas d'inconvénients car la morphologie des boutures est très semblable à la morphologie des individus âgés d'un ou deux ans issus de graines. En revanche, l'utilisation de boutures présente des inconvénients pour le test de l'hypothèse de la sélection de parentèle. Cette hypothèse repose sur l'estimation des coûts et des bénéfices pour les individus ainsi que d'une mesure de leur fitness respectives. Or, par défaut, toutes nos boutures n'avaient pas la même fitness car, comme dit plus haut, elles n'étaient pas toutes de même « qualité ». De plus, la plantation et le succès d'implantation des boutures en conditions naturelles présentent de trop nombreuses inconnues pour estimer de manière fiable la valeur sélective des individus et *in fine* les coûts et bénéfices des interactions.

Encore aujourd'hui, il n'existe aucune expérimentation en condition naturelle qui teste l'hypothèse de la construction de niche combinée à celle de la sélection de parentèle. L'enjeu était donc important. Pour finir, bien que ce type d'expérimentation soit original et pertinent, je ne recommanderai pas de recommencer une telle expérimentation à l'identique. En particulier, le test rigoureux de l'hypothèse de la sélection de parentèle ne me paraît pas possible dans de telles conditions. En milieu riverain, les aléas sont trop importants et représentent un risque trop grand au vu des efforts que demande la mise en place d'une telle expérimentation. La construction de niche a jusqu'ici été étudiée sur la base d'observations empiriques.

Chapitre IV : Étude en conditions contrôlées de la reconnaissance de parentèle chez le Peuplier noir

Dans le chapitre II, j'ai mis en évidence la présence d'une SGS significative dans la cohorte des jeunes individus de Peupliers noirs qui poussent dans un environnement difficile. Ce résultat indique qu'en conditions naturelles, des individus apparentés sont retrouvés proches les uns des autres. De plus, l'évolution de la SGS observée dans les différentes cohortes étudiées, couplée à la réduction de l'intensité des stress au long des stades de vie (dans ce cas grâce à la construction de niche), suggèrent que des interactions positives telles que la facilitation et la coopération pourraient jouer un rôle dans l'établissement des individus sur les bancs alluviaux. Il existe donc un faisceau d'indices qui laissent penser qu'il peut exister chez le Peuplier noir de la reconnaissance de parentèle. C'est ce faisceau d'indices qui m'a poussé à rechercher l'existence de reconnaissance de parentèle chez le Peuplier noir dans une série d'expérimentations en conditions contrôlées. Dans ce chapitre, je présenterai différentes expérimentations qui ont permis d'étudier :

- la croissance en fonction de l'apparement et d'une carence hydrique ainsi que l'absorption d'azote en fonction de l'apparement (article 3).
- les transferts de nutriments entre apparementés grâce à la méthode du « *cotton-wick* » (mais qui n'a pas permis d'obtenir des résultats exploitables).
- le développement et l'architecture racinaire d'individus en fonction de l'apparement grâce à un dispositif appelé rhizotron.

1. Croissance et absorption d'azote en fonction de l'apparement

De plus en plus d'études mettent en avant les capacités des plantes à moduler leur phénotype et à modifier l'allocation des ressources entre individus de la même espèce, notamment en fonction de l'apparement avec leurs voisins (voir chapitre I). Dans le cas d'interactions négatives entre individus, l'hypothèse de la partition de niche prédit une compétition accrue entre individus apparementés, car ils possèdent et utilisent la même niche écologique. Toutefois, de nombreuses études ont fait état d'interactions positives entre individus apparementés et ont proposé comme interprétation la reconnaissance de parentèle, c'est-à-dire la capacité pour les individus de distinguer les individus qui leurs sont apparementés de ceux qui ne le sont pas (Chapitre I). Chez

des espèces à longue durée de vie, comme le Peuplier noir, il est difficile d'estimer la valeur sélective des individus car la production de descendants arrive tardivement dans le cycle de vie. Pour ces espèces, la mise en évidence de la plasticité phénotypique pour la croissance, ou pour des traits physiologiques tels que l'absorption de nutriments, en fonction de l'apparentement, permettrait de conclure à de la reconnaissance de parentèle. La mise en évidence de la reconnaissance de parentèle chez une espèce permettrait alors de rendre pertinente la recherche d'éventuelles interactions positives, telles que la coopération ou l'altruisme et permettrait ainsi d'envisager une évolution des traits de coopération par la sélection de parentèle (Chapitre I).

La réponse des individus à la disponibilité des ressources du sol peut varier selon la nature des nutriments. Par exemple, les quantités et les formes d'azote disponibles dans le sol influencent fortement la compétition entre les individus et contribue à la coexistence des espèces (McKane et al. 2002 ; Xu et al. 2011 ; Gao et al. 2014). Certains auteurs suggèrent même que les capacités d'absorption des nutriments par les individus peuvent être utilisées pour identifier la reconnaissance de parentèle (Li et al. 2018a). L'abondance des nutriments et plus particulièrement de l'azote peut également moduler la réponse des individus en fonction de l'apparentement. (Li et al. 2018a ; Pezzola et al. 2020). L'azote est un élément essentiel à la croissance et au fonctionnement métabolique des plantes, ce qui explique que la modification de sa disponibilité peut avoir un impact majeur dans les interactions qu'entretiennent les individus. L'azote a été proposé comme un nutriment idéal pour examiner les interactions au niveau des racines (Zhang et al. 2016). Pourtant, peu d'études ont examiné l'acquisition de nutriments chez des individus cultivés en présence d'apparentés ou de non-apparentés (Zhang et al. 2016 ; Li et al. 2018a). Zhang et al. (2016) ont observé que chez le sorgho (*Sorghum vulgare*), les individus en présence de non-apparentés ont augmenté significativement leur croissance racinaire mais pas leur absorption d'azote par rapport aux individus qui grandissent avec des apparentés. Inversement, chez le soja (*Glycine max*), en présence de non-apparentés, les individus n'ont pas augmenté leur croissance racinaire mais ont augmenté leur absorption d'azote par rapport aux individus en présence d'apparentés. Les auteurs concluent qu'en se basant sur la biomasse, la reconnaissance de parentèle est à l'œuvre, et qu'en se basant sur l'absorption d'azote, c'est l'hypothèse de la partition de niche qui permettrait d'expliquer leur résultats (Zhang et al. 2016). Cette étude permet de concevoir que ces deux cadres conceptuels classiquement utilisés (c'est-à-dire la reconnaissance de parentèle et la partition de niche) peuvent agir simultanément sur différents traits (ici la biomasse et l'absorption d'azote) et peuvent tous les deux expliquer les résultats d'interaction entre individus apparentés. Dans une

autre étude, Li et al. (2018a) ont trouvé des résultats contrastés lorsqu'ils se sont intéressés aux différences d'absorption des nutriments en fonction de l'apparentement chez quatre espèces différentes. Les auteurs considèrent que chez le soja la réduction de l'absorption de nutriments entre individus apparentés, par rapport aux individus non-apparentés, indique de la reconnaissance de parentèle. A l'inverse, chez l'Iris tigré (*Belamcanda chinensis*), les individus qui poussent en présence d'apparentés augmentent leur absorption de composés soufrés ce qui indique une augmentation de la compétition entre eux, contrairement à ce qui est observé entre non-apparentés (Li et al. 2018a). Chez le Peuplier d'Asie (*Populus tomentosa*), Li et al. (2018a) concluent à la co-occurrence de la reconnaissance de parentèle et d'une compétition accrue entre individus apparentés. En effet, les auteurs observent qu'en présence d'apparentés, les individus présentent une augmentation de leur biomasse (témoignant d'une plus forte compétition), mais aussi une réduction de l'absorption du phosphate (témoignant d'une réduction de la compétition pour ce trait) par rapport à des individus non-apparentés. Cette étude aux résultats contrastés, suggère que la reconnaissance de parentèle pourrait s'observer sur certains traits mais pas sur d'autres.

Par ailleurs, les plantes peuvent échanger des nutriments via leurs connexions à travers le réseau mycorhizien (Smith & Read 2008 ; Tedersoo et al. 2020). Il a été observé chez différentes espèces que des individus donneurs fournissent de l'eau et des nutriments à d'autres individus affaiblies ou moins performantes, sans recevoir de bénéfices de la part de l'individu receveur (Montesinos-Navarro et al. 2016, 2017). Des individus interconnectés peuvent notamment s'échanger réciproquement divers éléments tels que du carbone (Tedersoo & Bahram 2019), du phosphore (Whiteside et al. 2019), de l'azote (He et al. 2019), ou encore de l'eau (Bingham & Simard 2012). Les preuves du rôle des mycorhizes (et de manière plus large du microbiote) en tant que médiateur de la facilitation par les plantes sont de plus en plus nombreuses (Rodríguez-Echeverría et al. 2016). Il existe des cas où la compétition laisse place à la facilitation grâce aux mycorhizes qui connectent les arbres adultes aux juvéniles de la même espèce dans les milieux forestiers (Al-Namazi et al. 2016 ; Rodríguez-Echeverría et al. 2016). Ainsi, les jeunes arbres plus éloignés de leurs parents peuvent être facilités et recevoir des nutriments de ces derniers via leur réseau mycorhizien commun (Pickles et al. 2017). Certains auteurs suggèrent que l'apparentement entre deux individus serait un facteur important pour la mise en place d'un réseau mycorhizien, pour la communication entre individus, et pour l'échange de composés entre individus (Dudley et al. 2015 ; Pickles et al. 2017 ; Tedersoo et al. 2020). File et al. (2012) ont montré que la taille des réseaux mycorhiziens était plus

importante dans les groupes d'individus apparentés que dans les groupes d'individus non-apparentés. Ces résultats suggèrent que l'échange de nutriments pourrait ainsi être plus important entre individus apparentés (Babikova et al. 2013 ; Plett et al. 2014). L'échange de composés carbonés entre individus apparentés a déjà été proposé comme possible mécanisme de coopération (Pickles et al. 2017). Dans la mesure où les mycorhizes peuvent jouer un rôle dans la signalisation entre individus (Gorzalak et al. 2015), on pourrait supposer qu'elles peuvent également intervenir dans le processus de reconnaissance de parentèle entre individus de la même espèce (Tedersoo et al. 2020). Chez le Peuplier noir, la dynamique racinaire conduit à la formation d'une rhizosphère dense et étendue (Gardes et al. 2003). Des interactions symbiotiques spécifiques ont lieu entre les espèces fongiques endo- et ectomycorhiziennes et le Peuplier noir au cours de son cycle de vie (Doty et al. 2005 ; Gryta et al. 2006 ; Harner et al. 2011). Il est alors probable que les mycorhizes jouent un rôle dans la diffusion des signaux de reconnaissance de parentèle via, entre autres, le transfert d'exsudats racinaires (File et al. 2012 ; Tedersoo et al. 2020). Ces différents résultats suggèrent que les niches nutritives, les capacités d'absorption des nutriments, notamment de l'azote, et la composition de la communauté mycorhizienne entre individus, peuvent être utilisées comme paramètres potentiels pour identifier la reconnaissance de parentèle.

1.1.Objectifs des expérimentations en conditions contrôlées

L'objectif principal des expérimentations en conditions contrôlées menées en 2019-2020 était de mettre en évidence l'existence de la reconnaissance de parentèle entre jeunes individus chez le Peuplier noir. D'après la littérature scientifique sur le sujet (Chapitre I), la mise en évidence d'une réduction de la compétition pour les ressources ou d'une diminution de l'absorption de nutriments, indiquerait de la coopération et permettrait de conclure à l'existence de la reconnaissance de parentèle. Les études de la reconnaissance de parentèle, menées de 2019 à 2020 sur de jeunes Peupliers noirs d'un an, ont été orientées autour des questions suivantes :

- (1) La croissance des Peupliers noirs cultivés en groupe varie-t-elle en fonction du niveau d'apparentement entre les individus ? Pour répondre à cette première question, j'ai comparé la croissance des individus sur la base de leurs biomasses racinaires et aériennes sèches. L'hypothèse ici est, qu'en présence d'apparentés les individus réduiraient la compétition entre eux (c'est-à-dire montreraient de la coopération).

J'attends donc une biomasse plus faible chez les individus qui grandissent avec des apparentés qu'avec des individus non-apparentés.

- (2) La carence hydrique module-t-elle le type d'interaction entre individus en fonction de l'apparement ? J'ai comparé la croissance des individus cultivés en groupe d'apparementés ou de non-apparementés en conditions de carence hydrique. L'hypothèse est que les effets observés en situation non-carencée, sont exacerbés par la carence hydrique. J'attends donc une plus forte réduction de la biomasse entre individus apparementés qu'entre individus non-apparementés en situation de carence hydrique.
- (3) L'absorption racinaire des nutriments est-elle affectée par l'apparement avec les voisins ? Afin d'y répondre, j'ai comparé les capacités d'absorption des individus en conditions optimales d'irrigation uniquement, en fonction de l'apparement avec les voisins grâce à l'utilisation d'azote marqué (^{15}N). L'hypothèse testée ici est qu'en présence d'apparementés, les individus réduisent la compétition pour l'absorption de nutriments. Je m'attends donc à retrouver des valeurs d'absorption de nutriments plus faibles lorsque les individus grandissent en présence d'apparementés que lorsqu'ils grandissent en présence de non-apparementés. Dans le cas de mes études sur le Peuplier noir, j'ai choisi d'utiliser l'azote comme nutriment car ce dernier permet grâce à un isotope lourd (le ^{15}N) de quantifier précisément l'absorption de nutriment.
- (4) La composition des communautés mycorhiziennes diffère-t-elle entre les groupes d'individus apparementés et non-apparementés ? J'ai comparé la composition des communautés mycorhiziennes des groupes d'individus apparementés ou non, en conditions non stressante. L'hypothèse est que des individus apparementés partagent entre eux plus de souches de mycorhizes similaire que des individus non-apparementés.

1.2. Matériels et méthodes

Nous avons étudié les interactions intraspécifiques chez des Peupliers noirs juvéniles cultivés à partir de semis. Pour caractériser ces interactions, nous avons étudié la réponse des Peupliers noirs en termes de croissance racinaire et aérienne et d'absorption de l'azote dans deux expériences distinctes. Nous avons également étudié la composition des communautés mycorhiziennes qui s'associent aux Peupliers noirs en fonction de l'apparement. Tout

comme pour notre étude de la SGS dans le chapitre II, nous avons ici choisi d'étudier les deux mêmes populations se développant respectivement au bord de l'Allier et de la Garonne.

L'étude de la croissance en fonction de l'apparentement et d'une carence hydrique et l'étude de l'absorption d'azote en fonction de l'apparentement partagent un même schéma expérimental. Nous avons prélevé dans chacune des deux populations, des graines de quatre arbres mères afin de constituer les huit familles dans nos expérimentations : familles A1, A2, A3, A4 pour la population de l'Allier et familles G1, G2, G3 et G4 pour la population de la Garonne. Les interactions entre Peupliers noirs ont été évaluées en cultivant quatre individus dans des pots de 2L (12x12x20cm). Les quatre individus étaient tous distants de 2cm, avec un individu positionné au centre du pot entouré de trois autres, appartenant soit à la même famille pour la modalité apparentée (p. ex. un individu de la famille A1 entouré par trois autres individus de la famille A1), soit des familles différentes pour le traitement non-apparentée (p. ex. individu focal de la famille A1 entouré d'individus des familles A2, A3, A4) (Figure 14). Toutes les familles des deux populations ont été testées en traitement apparenté ou non-apparenté. Nous n'avons pas effectué de mélange entre Allier et Garonne, pour éviter un éventuel biais lié aux communautés microbiennes contenues dans le sable de l'Allier qui a été utilisé comme substrat.

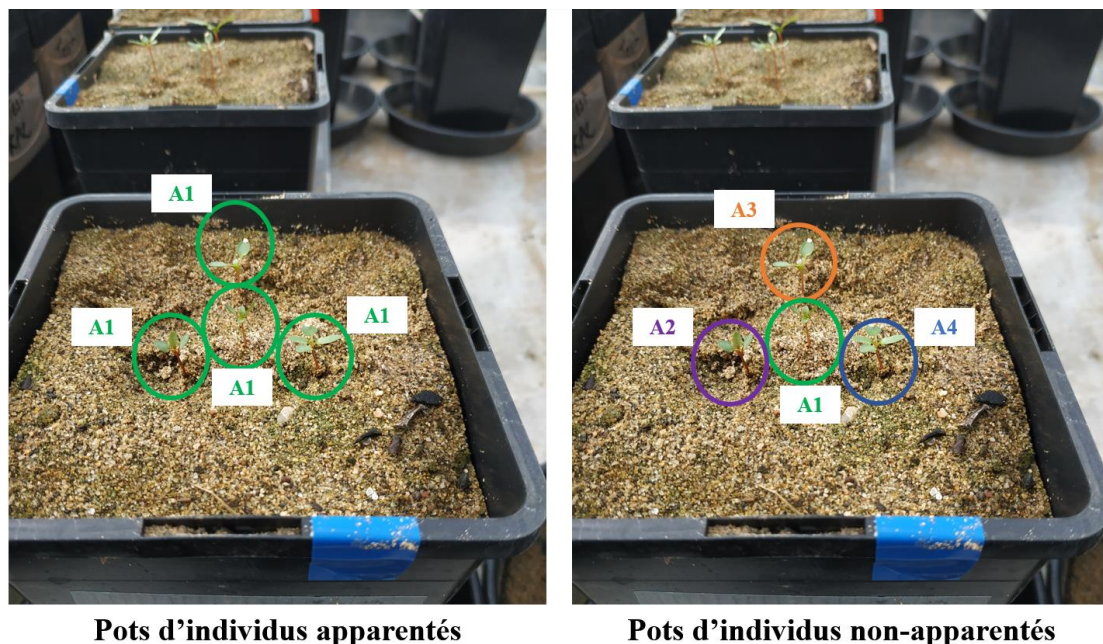


Figure 14. Disposition des individus dans leurs pots de culture (12x12x20cm). Un individu central est entouré de trois voisins apparentés (appartenant à la même famille ; à gauche, même couleur) ou de trois voisins non-apparentés (appartenant à trois autres familles ; à droite, de couleurs différentes). La plante focale est à 2cm de ces trois.

Pour l'expérimentation d'étude de la croissance en fonction de l'apparement et d'une carence hydrique, nous avons testé les capacités de croissance intrinsèque de chaque famille en mettant en place une troisième modalité (témoin) où une seule plante par pot était cultivée. Tout ce dispositif expérimental a été dupliqué en deux traitements d'arrosage, l'un normalement irrigué, l'autre irrigué à 20% de la capacité au champ, afin de provoquer une carence hydrique. Nous avons placé sous chaque pot une coupelle pour isoler les pots et ainsi éviter d'éventuelles interactions entre individus de pots différents. Chaque combinaison de traitement par famille a été répliquée six fois, pour un total de 288 pots. Tous les pots ont ensuite été placés sous serre et maintenus en conditions contrôlées (25°C, humidité 60%). Les pots ont été régulièrement randomisés pour éviter les effets de blocs dans la serre. Au bout de un an de culture (soit deux saisons de croissance pour les arbres), nous avons évalué leur croissance racinaire et aérienne à partir de leur biomasse sèche. Pour étudier les associations mycorhiziennes en fonction de l'apparement, nous avons collecté des fragments de racines sur lesquels nous avons pu observer des ectomycorhizes. Ces fragments de racines ont ensuite été envoyés à deux collaborateurs, Amélia Bourceret et de Marc-André Sélosse (ISYEB, MNHN) qui sont en charge l'analyse de la communauté mycorhizienne (qui est toujours en cours).

Dans l'expérimentation visant à étudier l'absorption d'azote en fonction de l'apparement, nous avons mesuré l'influx, c'est-à-dire l'absorption de nutriments, ici l'azote pendant un temps limité, grâce à de l'azote marqué ^{15}N . Le ^{15}N est un isotope lourd et stable de l'azote naturel (^{14}N). Il représente 0,364% de l'azote atmosphérique. Il est facile à manipuler pour préparer les solutions (car sous forme de poudre) et permet de réaliser des expérimentations de marquage et de traçage par analyse des rapports isotopiques présent dans les plantes. Pour la mesure de l'influx, un second lot de plantes a été cultivé selon les mêmes modalités que précédemment, mais seulement en conditions d'irrigation optimale. Cette fois, neuf répliques au lieu de six, soit 144 pots au total, ont été utilisés. Ces six répliques permettent de mesurer l'influx à trois concentrations différentes : 30 μmol , 300 μmol et 1000 μmol (trois répliques par concentration) qui correspondent à des affinités pour les transporteurs membranaires de l'azote différentes. Les détails du protocole de mesure de l'influx sont présentés dans l'article 3, ci-après. La figure 15 illustre le dispositif employé et montre les différentes étapes nécessaires à la mesure de l'influx ; le principe générale est que les individus sont trempés successivement dans différents bains en fonction de la concentration testée.

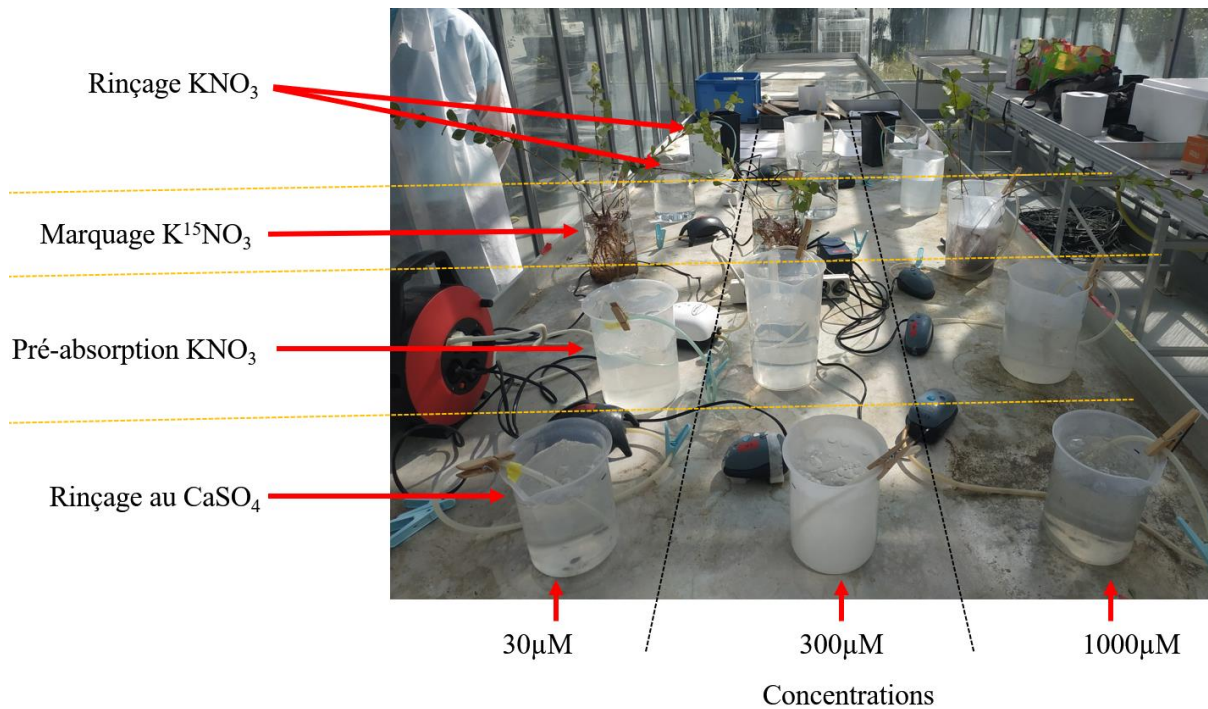


Figure 15. Dispositif expérimental utilisé pour la mesure de l'influx. À la verticale, les deux traits en pointillés noirs représentent la disposition des trois concentrations utilisées. À l'horizontale, les trois traits en pointillés délimitent les quatre étapes de trempage successivement appliquées.

1.3. Résultats et discussion

Pour l'analyse des biomasses, nous avons utilisé les individus des deux expérimentations : ceux utilisés pour l'étude de la croissance et ceux qui ont servi à la mesure de l'influx. Nos résultats montrent que, de manière globale, pour l'ensemble des huit familles étudiées, l'apparement n'a pas eu d'impact significatif sur la biomasse sèche (racinaire, aérienne, totale) des individus. Comme on pouvait s'y attendre, la carence hydrique a eu un impact négatif sur les biomasses sèches des individus, mais n'a pas révélé de différences en fonction de l'apparement. Les plantes en traitement témoin ne présentent pas de différences significatives pour les différentes variables de biomasse sèche en fonction de la famille ce qui indique que chaque famille possédait des capacités de croissance intrinsèque similaires. Nos analyses révèlent que l'effet de la famille interagit significativement avec l'apparement ou la condition hydrique. Cela nous a conduit à analyser chacune des huit familles séparément. Ainsi, en condition d'irrigation optimale, trois familles (A1, A2, G4) montrent un effet significatif de l'apparement pour la biomasse totale sèche.

Dans la famille G4, les individus qui ont grandi avec individus apparentés ont des biomasses totales sèches plus élevées que lorsqu'ils sont élevés avec des individus non-apparentés. Cela suggère qu'en présence de voisins apparentés, les individus n'ont pas limité la compétition entre eux. L'hypothèse de partition de niche permettrait alors d'expliquer les différences de biomasses observées. Un résultat similaire est obtenu pour la famille A1. Toutefois, nous avons pu montrer que les individus de la famille A1 sont de mauvais compétiteurs car en présence d'individus non-apparentés uniquement, ils présentent une biomasse totale sèche significativement inférieure à celles des individus des autres familles. Lorsque les individus de la famille A1 sont en présence d'individus apparentés ils souffrent moins de la compétition car leur voisins sont eux aussi de mauvais compétiteurs. Ainsi pour la famille A1, nous montrons qu'une différence de capacité de compétition peut amener au même résultat que ce qui est prédit par l'hypothèse de la partition de niche (c'est-à-dire une compétition plus forte entre apparentés). Pour la famille A2, les individus qui ont grandi avec des apparentés présentent des biomasses totales sèches plus faibles que lorsqu'ils ont grandi avec des non-apparentés. Ce résultat pourrait s'expliquer a priori par de la reconnaissance de parentèle. Cependant, nous montrons que les individus de la famille A2 sont de bons compétiteurs, car ils présentent des biomasses totales sèches significativement plus importantes que les individus des autres familles. Lorsqu'ils grandissent avec des individus apparentés, ils souffrent d'une plus forte concurrence que lorsqu'ils grandissent avec des individus non-apparentés moins compétitifs. Ainsi, pour la famille A2, l'hypothèse la plus parcimonieuse est que les capacités de compétition des individus expliquent mieux que l'hypothèse de la reconnaissance de parentèle, les différences observées en fonction de l'appariement.

Concernant l'influx, en présence d'apparentés, les individus ont absorbé significativement plus d'azote à 30 μ mol et 300 μ mol mais pas à 1000 μ mol. L'interaction entre la famille et l'appariement s'est avérée une fois de plus significative, les résultats ont alors également été analysés par famille. Les individus des familles A2 et A3, en présence d'apparentés, présentaient un influx significativement plus élevé que ceux en présence de non-apparentés. Par ailleurs, aucune de ces deux familles, ne présentait de meilleures capacités de compétition vis-à-vis de l'influx. Aussi, nous concluons pour ces deux familles que la compétition pour l'absorption d'azote serait plus importante entre individus apparentés, ce qui pourrait être expliqué par l'hypothèse de la partition de niche.

Les résultats préliminaires obtenus à la suite de l'étude des communautés mycorhiziennes n'ont pas révélé de différences significatives en termes de richesse ni de

diversité spécifique (indice de Shannon), que ce soit pour les endo- ou les ectomycorhizes en fonction de l'apparement des Peupliers noirs. Ainsi, une plus grande diversité génétique entre individus (traitement non apparementé) dans un pot n'a pas entraîné une plus grande diversification des souches mycorhiziennes. En revanche, nous aurions pu nous attendre à une différence de composition de la communauté mycorhizienne entre les individus de l'Allier et de la Garonne car le substrat utilisé dans tous les pots était du sable de l'Allier (donc avec le microbiote de l'Allier). Ce n'est pas le cas, ce qui signifie que des individus issus de populations différentes réalisent des associations mycorhiziennes similaires à partir des différentes souches présentes dans le sol. Les premiers résultats montrent significativement plus d'espèces endomycorhiziennes chez les individus de la famille A2 poussant avec des apparementés qu'avec des non-apparementés (Figure 16). La même chose est trouvée pour les ectomycorhizes dans la famille G1 (Figure 16). Des analyses plus poussées sont en cours, notamment pour déterminer les taux de partage de souches mycorhiziennes entre paires d'individus apparementés et paires d'individus non-apparementés. Ainsi nous souhaiterions déterminer si des paires d'individus apparementés sont susceptibles de partager plus de souches mycorhiziennes entre elles que des paires d'individus non-apparementés. Si oui, cela représenterait un avantage pour les individus apparementés, car une plus grande diversité de souches partagées entre individus apparementés leur conférerait un avantage dans la collecte des ressources du milieu.

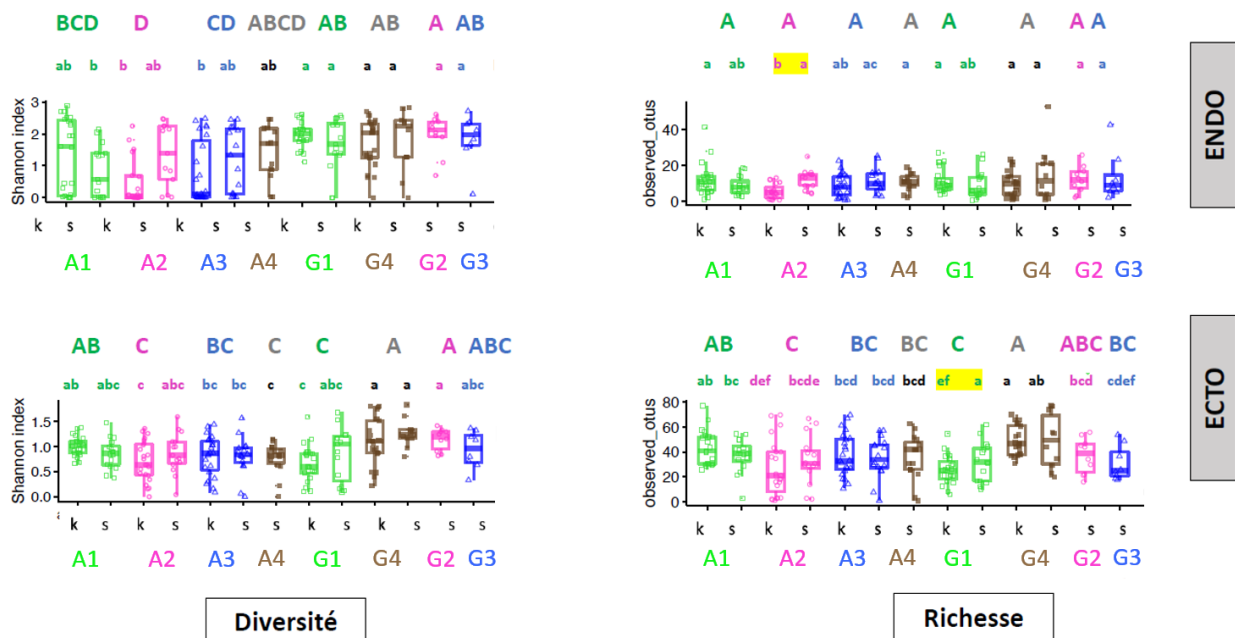


Figure 16. Diversité (indice de Shannon) et richesse spécifique (basé sur les unités taxonomiques opérationnelles détecté lors du séquençage des mycorhizes) des endo- et ectomycorhizes pour les huit familles de Peupliers noirs de l'Allier et de la Garonne testées et

selon les modalités d'apparement : individus en présence d'apparentés (k) et individus en présence de non-apparentés (s). Les lettres différentes indiquent une différence significative au seuil de $\alpha = 0,05$. Les majuscules indiquent les différences entre famille et les minuscules indiquent des différences significatives entre traitement k et s.

2. Article 3 (en preparation): Kin recognition in plants: a plea to consider competitive ability.

Kin recognition in plants: a plea to consider competitive ability

Lucas Mazal, Amélia Bourceret, Dov Corenblit, Philippe Malagoli, Marc-André Sélosse,
Irène Till-Bottraud, Boris Fumanal

Keyword

Kin recognition, Niche partitioning, intraspecific competition, phenotypic plasticity, Black poplar.

Abstract (274 words)

Numerous studies have recently focused on plant-plant positive interactions in opposition to the classic view that negative interactions between individuals (competition and niche partitioning) are the prevailing mechanisms. Studies have interpreted the reduction of biomass or root expansion between plants growing with kin (related individuals) compared to growing with strangers (unrelated individuals) as an indication of kin recognition (*i.e.* the ability for individuals to distinguish related individuals from unrelated ones) and possibly of kin selection (*i.e.* the reduction of an individual's own fitness to increase the fitness of relatives). However, these interactions can shift between positive to negative depending on environmental (stress) or biotic (*e.g.* microbiota) conditions. Black poplar (*Populus nigra* L.) is a threatened riparian tree species growing in stressful conditions in densely populated patches on river alluvial bars. We investigated the intraspecific interactions in early-life stages of black poplars in relation to the relatedness with their neighbors and to a water deficit. We set up two experiments where kin groups of seedlings were competing with related or unrelated individuals, in well-watered and in a water deficit environment and studied their response through growth and root nitrogen uptake. We found that individuals responded differently depending on whether they were grown with related or unrelated individuals, and that water deficit did not change the outcomes of interactions. Difference in competitive ability between kin groups was the most parsimonious interpretation, thus eliminating kin recognition as an explanation. This suggests that results obtained in kin studies must be carefully analyzed and that alternative interpretations, such as differences in competitive ability, must be tested before concluding to kin recognition.

Introduction

As most plants are not capable of movement, they will be in contact with their direct neighbours throughout their lifetime. It has been shown that some species can modulate their phenotype depending on the relatedness with their neighbours like in *Cakile edentula*, in which individuals grown with related individuals reduce root growth compared to plants grown with non-related individuals (Dudley and File 2007; Bhatt et al. 2011). For plants growing in dense patches, investment in root biomass is commonly considered as a negative interaction (i.e. competition) and, on the opposite, a reduction in root growth is considered as a positive interaction by competitive avoidance (File et al. 2012). This has commonly been interpreted as kin recognition, which is the ability for plants to distinguish related individuals. Individuals are supposed to be able to distinguish related from non-related individuals (i.e. through kin recognition) to either reduce competitive interference with kin (West 2002; West et al. 2007) or disperse to avoid competition (Ronce 2007). The theoretical framework behind kin recognition is kin selection theory. Kin selection theory (Hamilton 1964) states that an altruistic trait can be favoured if the indirect benefits accrued by the recipient (through a gain in fitness) outweighs the costs of the altruistic behavior if the altruist and the recipient are related. This is summarized by Hamilton's rule $rB > C$; where B and C are, respectively, the benefit to the recipient and the cost to the altruist and, r the relatedness between the two individuals.

Several studies have investigated the outcomes of interactions between related plant individuals and have found contrasted results (see review by Anten and Chen 2021). On the one hand, kin recognition has been observed in forbs including *Trifolium repens* (Lepik et al. 2012), soya beans (Murphy et al. 2017; Li et al. 2018), rice (Yang et al. 2018), *Glechoma hederacea* (Goddard et al. 2020) and *Pisum sativum* (Pezzola et al. 2020). On the other hand, some studies on kin recognition have come to different conclusions. Other confounding effects such as phenotype matching have been proposed to explain the reduced shading of a related neighbour through altered leaf growth in *Arabidopsis thaliana* Till-Bottraud and de Villemereuil (2016) commenting on Crepy and Casal (2015). Phenotype matching is a mechanism by which individuals may be able to identify relatives, provided that there is a correlation between phenotypic similarity and genetic similarity (Waldman, 1988; Hare et al., 2003). Differences and asymmetry in competitive ability have been proposed to explain the outcome of interactions between individuals in *Arabidopsis thaliana* (Masclaux et al. 2010) and in *Medicago lupina* (Simonsen et al. 2014). In a related species, *Medicago minima*, both kin recognition and subsequent variation in competitive ability have been proposed to account for the interactions

between individuals (Tomiolo et al. 2019). Genetic variation for traits like growth rate, resource acquisition and allocation often results in an asymmetric competition where competitively superior genotypes outperform their neighbours when competing for the same limiting resource (Weiner and Thomas 1986; Weiner et al. 2009). Another framework proposed to explain the outcomes of competition between related individuals is the niche partitioning hypothesis (File et al. 2012). This framework predicts that related individuals overlap more in their niche use than unrelated individuals and that competition between related individuals should be stronger than between distantly related conspecifics (Young 1981; Milla et al. 2009). Conversely, non-related individuals with slightly different niches may access limiting resources in a different manner, thus reducing or avoiding competition (Silvertown, 2004).

Recent studies showed that interactions between individuals take place mostly at the root level and that changes in root traits may occur in response to the identity of neighbouring plants (Anten & Chen. 2021). It has been shown that plants can exhibit plastic responses and shift resource allocations between growth- and longevity-related functions depending on the relatedness with their neighbours (Semchenko et al. 2017). For example, trait responses to soil resource availability associated to kin recognition may vary upon the nature of nutrients because kin recognition could be achieved by decreasing the nutrient-uptake efficiency. The amounts and forms of available soil nitrogen strongly influence competition between plants. Because plants can modulate their nutrient niches based on their efficiency in nutrient uptake, it has been suggested that nitrogen availability contributes to species coexistence (McKane et al. 2002; Xu et al. 2016). Therefore, nutrient niches could be a possible cue for kin recognition (Li et al. 2018) and in particular, nitrogen has been proposed as an ideal nutrient to examine root interactions when plants of the same species are grown together (Zhang et al. 2016). Moreover, Li et al. (2018) suggested that biomass allocation and nutrient niches based on nutrient-uptake efficiency can be used as potential parameters to identify kin recognition. Yet, few studies have examined the effects of relatedness on nutrient acquisition traits (Zhang et al. 2016; Li et al. 2018). Zhang et al. (2016) found that individuals from *Sorghum vulgare* showed higher root allocation but did not increase their nitrogen uptake when growing with strangers. Conversely, they found that *Glycine max* individuals grown with strangers, increased their nitrogen uptake but did not increase their root allocation. The authors conclude that kin selection and resource partitioning can occur simultaneously, resulting in different competitive ability (Zhang et al. 2016). In another study Li et al. (2018) found contrasting results in relation to the uptake of several nutrients. The authors concluded that niche partitioning occurred in *Belamcanda*

chinensis through increased nutrient niche whereas kin recognition occurred in *Caesalpinia pulcherrima* through decreased sulphur uptake. In *Populus tomentosa* both mechanisms occurred; kin recognition was achieved by a decreased in phosphate-uptake efficiency, and competition was observed by an increased root allocation.

However, interactions are affected in predictable ways by current ecological conditions (“conditionality” concept, Bronstein 1994). For many plants, drought is an important abiotic stress factor that can strongly modify belowground interactions (reviewed by Foxx and Fort, 2019). Under water deficit, root allocation increases, and rooting depth may also increase (Jackson and Colmer 2005) which will modify root interactions between neighbours. Plant root systems must optimize the uptake of several limiting resources, and it is well established that the intensity of belowground interactions varies with the availability of soil resources the plants compete for (de Vries and Archibald 2018). Thus, interactions between plants may be modified in stressful or resource-limited environments (Litav and Harper 1967). The stress gradient hypothesis predicts that different stress levels will change the type of interactions between individuals from positive (i.e. facilitation) in stressful environments to negative (i.e. competition) in favourable environments (Bertness and Callaway 1994). Recently, Zhang et al. (2019) showed that in the invasive plant *Alternanthera philoxeroides*, interactions among related individuals shifted from competition in its native environment to facilitation in its new environment following its introduction. Moreover, in several species, kin recognition responses were triggered by stress such as nutrient availability (Li et al. 2018; Pezzola et al. 2020) and heavy metal concentrations (Li et al. 2018). However, water availability did not trigger a particular response toward related individuals in *Glechoma hederacea* (Goddard et al. 2020).

Populus nigra L. (Salicaceae) is a threatened pioneer riparian tree species occurring along many river courses across Europe (Villar and Forestier 2006) with a good tolerance to submersion, sediment burial and high temperatures (Chamaillard 2011). *P. nigra* is known to adopt a drought avoidance strategy, underlying the role of plasticity in black poplar responses to drought (Garavillon-Tournayre et al. 2018). Moreover, from the early stages of development, *P. nigra* root dynamics leads to the formation of a dense and extensive rhizosphere (Gardes et al. 2003). Specific symbiotic interactions take place between endo- and ectomycorrhizal fungal species and *P. nigra* during its life cycle (Gryta et al. 2006; Doty et al. 2009; Harner et al. 2011). The species is dioecious, and wind pollinated. Seed dispersal combines a wind-mediated phase often followed by a secondary hydrochorous phase (Barrat-Segretain 1996; Karrenberg et al. 2002). The seeds are short-lived (they cannot survive more than a few weeks) and most

generally establish in very high density on moist alluvial surfaces during water level recession in late spring and early summer (Karrenberg et al. 2002). During their first development stages, young black poplar individuals experience harsh conditions such as drought, submersion and strong mechanical constraints (Vautier et al. 2016). These stressful conditions, combined with high seedling densities (more than 100 individuals per square meter) allows facilitation processes to occur through niche construction (Corenblit et al. 2009; Hortobágyi et al. 2018). Facilitation is defined as ‘an interaction in which the presence of one species alters the environment in a way that enhances the growth, survival and reproduction of a second species’ (Bronstein, 2009, 1160), a definition which is also valid when considering different genotypes of the same species (McIntire and Fajardo 2014). In this case, facilitation is enhanced by niche construction: individuals trap sediments which result in a massive deposit of sediments and also organic matter. In a previous study, Mazal et al. (2021) found a significant spatial genetic structure in youngest cohorts (5 years-old) of *P. nigra* establishing on alluvial bars, indicating that related individuals are found close to each other. This suggests that interactions between related individuals can take place at the end of the first growing season or during the second growing season. Positive intraspecific interactions are suspected to be a major driver at the establishment stage (i.e. first 5 years) in densely populated recruitment bands or patches of *P. nigra* (Barsoum 2002; Corenblit et al. 2014, 2018). During later development stages, shifts in poplar’s interactions have been suggested to explain the loss of SGS in older development stages (Mazal et al. 2021).

In the present study, we investigated the intraspecific interactions between young black poplars in early-life stages in relation to relatedness with their neighbours and to a water deficit. We address the following questions: (1) do black poplars show growth responses to neighbour’s genetic identity in particular kin versus stranger, (2) does physiological stress related to a water deficit modulate the outcome of these interactions? and (3) is root nutrient uptake affected by neighbour’s identity? To do so, we set up two experiments where individual black poplar seedlings were competing with related individuals (kin) or unrelated individuals (strangers) in benign or stressful environments and studied growth and nitrogen uptake.

Materials and Methods

Plant material

Seeds of *P. nigra* were collected in April 2019 from two populations: four mother trees along the Allier River (named A1, A2, A3, A4) and four mother trees along the Garonne River (named G1, G2, G3, G4). Mother trees were separated by a minimum of 2 kms to avoid collecting seeds originating from the same father tree. Seeds from the same mother tree are either half-sibs (same mother but different fathers) or full-sibs (same mother and father) and are considered a family. Seeds were extracted from the seedpods manually and separated from their cotton fluff and stored at -18°C until sowing.

Kinship treatment

In both experiments, seeds were arranged in 2L pots (12x12x20cm) with the following setup: a focal plant surrounded by three neighbours from the same family (Kin treatment) or by plants belonging to each of the three other families from the same population (Stranger treatment). The three surrounding plants were placed at two centimetres from the focal plant. The substrate used in our pots was sifted sand that was collected directly from the riverbanks of the Allier River near Mirefleurs village (45°41'24.1" N 3°12'09.7" E). Because of this substrate origin, we did not mix plants from the Allier and the Garonne to avoid mixing the Allier population's microbiota with individuals from the Garonne population. Seeds from the same family were germinated in June 2019 in a pot filled with the same sifted sand use in the experiments. One to two-days-old seedlings were selected for uniformity in size and transplanted into the pots. Under each pot, we placed an individual plastic dish to prevent seedling dehydration. Pots from the same experiment were randomly placed in a greenhouse compartment at the Clermont Auvergne University (natural light, temperature and humidity maintained at +25°C and 60% respectively). All the pots were randomized in the compartment every two months. Both experiments lasted one year (June 2019 – June 2020).

Experiment#1 Competition experiment

In this experiment, we aimed to answer questions 1) do black poplars show plastic response to neighbour's genetic identity in particular kin versus stranger? and 2) does a water deficit modulate the outcomes of these interactions?). The kinship treatment had three modalities: Kin (focal and neighbours from the same family), Stranger (focal and neighbours all from different families but from the same population) and Control (one focal plant alone from each family).

The stress treatment consisted of two modalities: a water deficit applied by watering the pots to only 20% of the field capacity and, well-watered pots which were watered as soon as the dish under the pot was dry. For each of the eight families, each treatment was replicated six times, resulting in a total of 288 pots. After one year of experiment, we unpotted the plants and manually separated the roots of each plant. Shoots and roots were dried in an oven (72°C for 48 hours) and weighted separately. For each plant, we measured the aboveground biomass, the underground biomass, the total biomass and calculated the root-shoot ratio.

Experiment #2 Nutrient uptake experiment

In this second experiment, we aimed to answer question 3) are nutrient uptake mechanisms affected by neighbour's identity? This experiment was conducted on plants from the Allier population only, using the same Kin and Stranger treatment as described above. Each combination of kinship treatment * family was replicated nine times, resulting in a total of 144 pots. After one year of growth, root nitrate influx was determined using labelling a labelling solution with ^{15}N at three external nitrate concentrations under greenhouse conditions: 30, 300 and 1000 μM . Plants were harvested from pot and roots were gently rinsed with tap water before bathing for 5min in CaCl_2 to remove nitrogen from root surface and apoplasm. Then, roots were immersed in a solution with the tested KN_3 concentration for 15 min. This allows to equilibrate nitrate concentration between nutrient solution and apoplast. After acclimation roots were transferred into labelling K^{15}N_3 solution for 15 min. After labelling, roots were rinsed into two successive baths with unlabelled KN_3 for 5 seconds and 2 minutes respectively to desorb ^{15}N from the root surface and the apoplasm. Durations of acclimation, labelling and desorption were deduced from previous work (Kronzucker et al. 1995; Fernandez 2019) Three replicate pots were used for each concentration. Shoots, main and fine roots of each individual were then harvested and dried separately at 72°C for 48 hours. We measured the same biomass variables as in experiment#1 and the dry mass of root hair needed for the influx calculation. After determining the respective dry weight, they were pooled and ground to a fine powder (with a ball mill) and microweighted. Finally, nitrogen content (% of dry weight) and ^{15}N atomic abundance was measured in each sample using an Isotope Ratio Mass Spectrometer (IRMS) at SYVATECH facility, INRAE Champenoux.

The total amount of N taken up (g) per plant is calculated as follows:

$$\text{QN}_{\text{tot}} = \frac{\%N_{\text{total}} \times \text{DW}_{\text{wp}}}{100}$$

where, %N_{total} is the N content (expressed as % of DW) and DW_{wp} is dry weight of the whole plant (g).

The amount of ¹⁵N (g) in each plant was calculated as follow:

$$Q^{15}\text{N} = \frac{\text{At. \%}^{15}\text{N}_{\text{labelled}} - \text{At. \%}^{15}\text{N}_{\text{Unlabelled}}}{100} \times \text{QN}_{\text{tot}}$$

where At. %¹⁵N_{labelled} is isotopic abundance of the sample calculated as follow:

$$\text{At. \%}^{15}\text{N sample} = \frac{Q^{15}\text{N}}{\text{QN}_{\text{tot}}} \times 100$$

And At. %¹⁵N_{unlabelled} is the natural abundance of ¹⁵N found in unlabelled sample (mean measured in our samples = 0.3663).

Influx (I) per individual (μmol. g⁻¹. h⁻¹) was calculated as follows:

$$I = Q^{15}\text{N} \times \frac{100}{\text{At. \%}^{15}\text{N}_{\text{labelling solution}}} \times \frac{1}{\text{MM}_{15\text{N}}} \times \frac{1}{d} \times \text{DW}_{\text{root hair}} \times 10^6$$

with At. %¹⁵N_{labelling solution}, atomic abundance of ¹⁵N (%N) in labelling solution; MM¹⁵N, molar mass of ¹⁵N (15 g. mole⁻¹), d, duration of the influx measurement (15 minutes) and DW_{root hair} the dry mass of root hair (g).

Statistical analyses

All statistical analyses were performed using R (R ver. 4.0.3). Biomasses variables and output from the IRMS variables were tested for normality and homoscedasticity, using the Shapiro-Wilk and Levene tests. Effects of treatments on variables were compared using the linear mixed model (R ver. 4.0.3, function “lme”). To achieve residual normality response variables were either log- or square root transformed before fitting the model. Variables were backtransformed for figures. We compared the treatment effects using two-way ANOVA. Interactions were assessed using type-III tests and multi-comparison test using the Bonferroni post hoc test. When samples size was too low and did not verified normality, we used nonparametric Kruskal-Wallis tests. In all statistical analyses, p < 0.05 was considered statistically significant. All data are expressed as mean ±SE.

In experiment #1, we used linear models to test the effect of focal family, kinship treatment (Kin, Stranger, Control), family, and drought treatment (water deficit or well-watered) on above, belowground, and total biomass and on root-shoot ratio. To test whether our plants were in a competitive situation in the pots, we compared the total biomass of the single plant in the Control treatment versus the pooled biomass of the four plants in the Kin and the Stranger treatments using a Kruskal-Wallis test. To ensure that all families have similar inherent growth capacity, we compared individuals in the Control treatment of each family with a Kruskal-Wallis test. We tested the competitive ability of each family by comparing the total biomasses for each plant from the eight families grown in the Stranger treatment only. As the position of the plant in the pot (i.e. focal versus surrounding) did not show any significant effect, we tested the Kinship treatment by integrating all plants of the Kin and the Stranger treatments in our model. For experiment #2, we used linear models to test the effect of focal family, kinship treatment (Kin, Stranger) on biomass variables. We analysed the influx using two-way Anova for each concentration separately. For both experiment#1 and #2, interactions between family and kinship or stress treatments was significant and thus, we analysed the treatment (kinship or stress) for each family separately.

Results

Experiment#1

Are the plants competing in the pots?

Plants grown in the Kin and the Stranger treatments showed a significantly lower total biomass than plants grown in the Control treatment in both the stress and non-stress condition (p.value < 0.001; Fig.1). Overall, there was no difference in total biomass between individuals in the Kin and the Stranger treatment in either stress (p.value = 0.9951) and well-watered condition (p.value = 0.9139). Additionally, the total biomass of the single plant in the Control treatment was not significantly different from the total biomass per pot in the Kin and the Stranger treatments (mean Control = 10.98 ± 0.47 .; mean Kin = 10.65 ± 0.35 ; mean Stranger = 10.52 ± 0.28 ; KW p.value = 0.96). Stress had a significant negative impact on total biomass per pot in the three treatments, Kin, Stranger and Control (Fig.1).

For plants grown in the Control and in the well-watered treatments we found no differences in biomass (above, belowground and total) between families (ANOVA p.value = 0.0857) except

between the G1 and G3 family (ANOVA p.value = 0.0401). Overall, this result shows that except for the G1 versus the G3 family, the biomasses differences observed are not attributable to better intrinsic growth capacities.

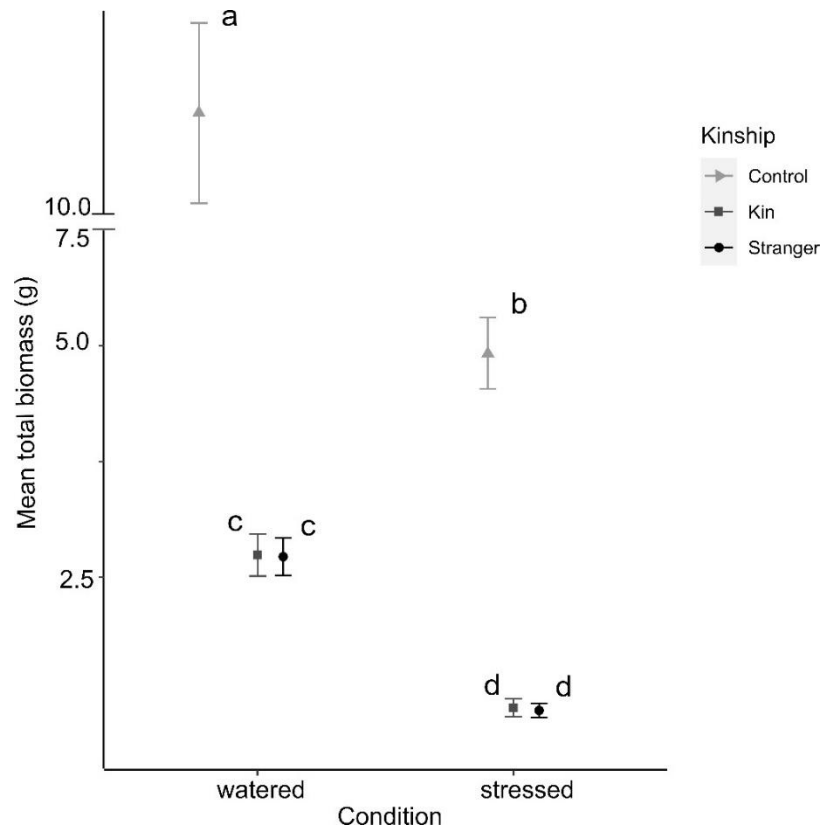


Figure 1. Exp#1. Mean total biomass (\pm SE) of focal plant dry weight biomass (g per plant) grown alone (Control), with related plants (Kin) or unrelated plants (Stranger) in the well-watered and stress (i.e. drought) conditions. Treatments sharing the same letter are not significantly different for $\alpha = 0.05$.

Family inherent growth capacity

Family competitive ability

We tested for competitive ability by comparing the total biomass of plants from the eight families grown in the Stranger treatment only. We found that the A1 family performed worse than the A2, A4, G2 and G3 families for shoot biomass (p.value <0.001 for all), root biomass (respectively p.value = 0.0198; <0.001; 0.0388 and 0.0039 respectively) and total biomass (respectively p.value = 0.0025; <0.001; 0.0077; <0.001 respectively). Individuals from family G4 showed a similar competitive ability to all other families. The A2 family perform better than A1 and A3 (p.value <0.001 in both case) but show no difference with the A4 family (p.value = 0.93). A similar result (data not shown) is found for plants under stress condition.

Kinship, family, stress, and interactions effects

The effect of the kinship treatment, family, stress condition, and their interactions on shoot, root and total biomass and the root-shoot ratio are listed in Table 1. Kinship had no significant impact on biomasses and root-shoot ratio. A strong family effect was observed for all variables. Water-deficit had a global negative impact on shoot, root, and total biomasses but not on the root-shoot ratio. However, the interaction between the kinship and the stress treatments was never significant. We found that the family effect interacts significantly with the kinship and stress effect. The three-way interaction was never significant.

Table 1. Exp#1. Results of linear models analysis conducted on all individuals for the different variables in response to the kinship treatment (K), family (Fam), stress condition (S) and their interactions. Significant effects are represented in bold.

Treatment	Df	Shoot biomass		Root biomass		Total biomass		Root:shoot ratio	
		F	p value	F	p value	F	p value	F	p value
K	1	0.004	0.957	0.014	0.905	0.008	0.931	0.007	0.937
F	7	5.506	<0.001	6.944	<0.001	6.414	<0.001	6.634	<0.001
S	1	456.201	<0.001	470.925	<0.001	512.236	<0.001	0.514	0.473
K*F	7	7.534	<0.001	4.439	<0.001	6.251	<0.001	1.241	0.277
K*S	1	0.388	0.533	0.135	0.713	0.003	0.956	2.304	0.129
F*S	7	2.175	0.034	2.202	0.0322	2.159	0.036	4.043	<0.001
K*F*S	7	1.536	0.152	1.723	0.101	1.689	0.109	1.040	0.401
Residuals	708								

Kinship effect for each family separately

In well-watered condition only, plants from the A1 and G4 families grown in the Kin treatment showed significantly higher shoot biomass and total biomass than plants from the same family grown with strangers (Fig.2). Conversely, stress did not trigger any responses to the kinship treatment for any variable (not shown).

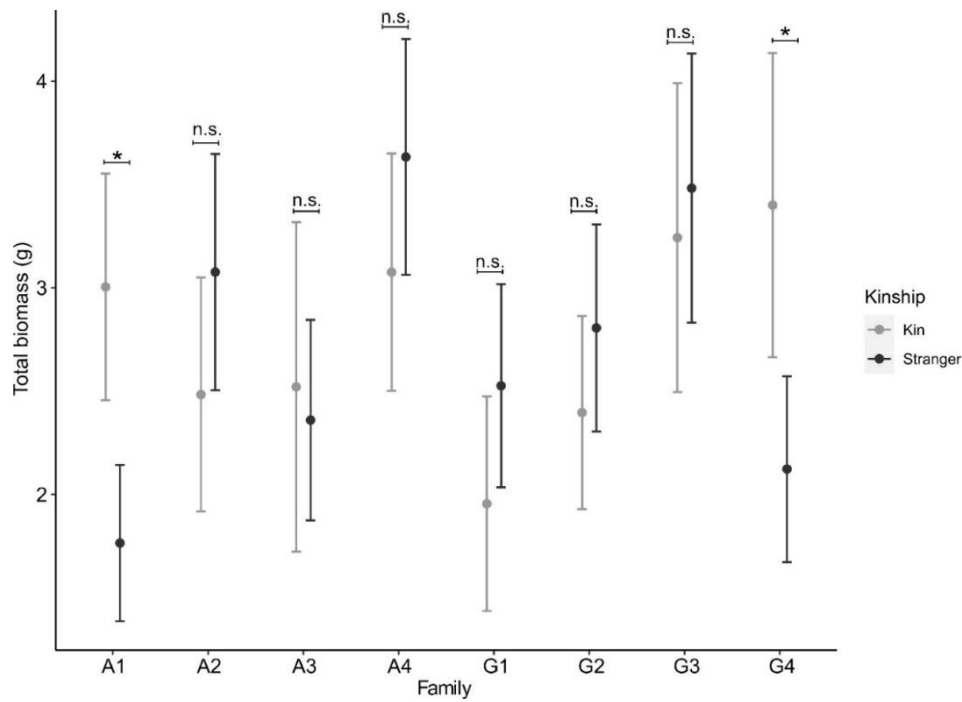


Figure 2. Exp#1. Total biomass (g) \pm SE for the Kin and Stranger treatments for each family. *, significant difference for $\alpha = 0.05$; n.s., non-significant.

Experiment#2

Treatments effect on biomasses

The effect of the kinship treatment, family, and their interactions on shoot, main root, root hair, total root and total biomass and the root-shoot ratio are listed in Table 2. Kinship had an effect on the root hair biomass ($\text{mean}_{\text{stranger}} = 0,317 \pm 0,031$; $\text{mean}_{\text{kin}} = 0,253 \pm 0,026$) and root-shoot ratio ($\text{mean}_{\text{kin}} = 1.109 \pm 0.042$; $\text{mean}_{\text{stranger}} = 1.038 \pm 0.0493$). We found a family effect for each variable and the interaction between kinship and family was significant for the main root, root hair and total biomasses.

Table 2. Experiment#2. Effect of kinship treatment (K), family (F) and their interaction on shoot, root hair, main root, total root, total biomasses and shoot ratio.

Treatment	Shoot biomass			Main root biomass		Root hair biomass		Total biomass		Root-shoot ratio	
	Df	F	p.value	F	p.value	F	p.value	F	p.value	F	p.value
K	1	0.247	0.62	0.865	0.353	9.162	0.003	0.531	0.467	4.821	0.029
F	3	13.185	<0.001	3.555	0.015	2.923	0.034	7.473	<0.001	10.274	<0.001
K*F	3	8.240	<0.001	5.87	<0.001	6.261	<0.001	7.383	<0.001	0.597	0.618
Residuals	270										

Analyses for each family separately, individuals from the A1 family showed a kinship effect for shoot biomass, main root biomass, total root biomass and total biomass (Tab.3). Individuals from the A2 family showed a kinship effect for shoot biomass, root hair biomass, total root biomass and total biomass (Tab.3). However, the A1 and A2 families show opposite results. Individuals from the A1 family grown in the Kin treatment show significantly higher shoot, main root, total root and total biomass than individuals grown in the Stranger treatment (Tab.3). Conversely, individuals from the A2 family grown in the Stranger treatment show significantly higher shoot, root hair, total root and total biomass than individuals grown in the Kin treatment (Tab.3). Overall, individuals grown with strangers also show significantly higher total nitrogen quantity ($\text{mean}_{\text{stranger}} = 0.129 \pm 0.004$; $\text{mean}_{\text{kin}} = 0.105 \pm 0.004$) and nitrogen content ($\text{mean}_{\text{stranger}} = 0.466 \pm 0.0128$; $\text{mean}_{\text{kin}} = 0.405 \pm 0.0112$) than individuals in the Kin treatment (Tab.3). Individuals from the A3 family do not show any effect of kinship on any biomass variable (Tab.3). Individuals from the A4 family shows a response to the kinship treatment only for the root hair biomass (Tab.3).

Table 3. Experiment#2. Effect of the kinship treatment on shoot, root hair, main root, total root and total biomasses; shoot ratio (RS), N total quantity and N content % of dry weight for each family separately. n.s. non-significant; K, kin treatment; S, stranger treatment. When significant, p-values are reported below the differences between the Kin and Stranger treatments.

<i>Family</i>	<i>Shoot</i>	<i>Root hair</i>	<i>Main root</i>	<i>Total root</i>	<i>Total biomass</i>	<i>RS</i>	<i>N total quantity</i>	<i>N content</i>
<i>All</i>	n.s.	S > K 0.003	n.s.	n.s.	n.s.	K > S 0.029	n.s.	S > K 0.002
<i>A1</i>	K > S <0.001	n.s.	K > S 0.001	K > S 0.004	K > S 0.002	n.s.	n.s.	S > K 0.061
<i>A2</i>	S > K <0.001	S > K <0.001	n.s.	S > K 0.009	S > K 0.002	n.s.	S > K 0.002	S > K < 0.001
<i>A3</i>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
<i>A4</i>	n.s.	S > K 0.028	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Influx

For influx, none of the four families show differences in competitive ability (data not shown). Kinship had a significant effect on influx at 30 μ mol (Anova p.value = 0,002) and 300 μ mol (Anova p.value = 0,008) but not at 1000 μ mol (Fig. 4). At the family level and at 30 μ mol, individuals from the A3 family grown in the Kin treatment present a significantly higher influx than those grow in the Stranger treatment (mean_{kin} = 3.162 \pm 0.450; mean_{stranger} = 1.783 \pm 0.421; Anova p.value = 0.0118). Individuals from the A2 family grown in the Kin treatment present a higher influx than those grown in the Stranger treatment (mean_{kin} = 2.102 \pm 0.226; mean_{stranger} = 1.682 \pm 0.506), although this result was not significant (Anova p.value = 0.057). At 300 μ mol, of the four families, only individuals from the A2 family grown in the Kin treatment showed a significantly higher influx than those grown in the Stranger treatment (mean_{kin} = 4.806 \pm 0.453; mean_{stranger} = 3.083 \pm 0.488, Anova p.value = 0.0101).

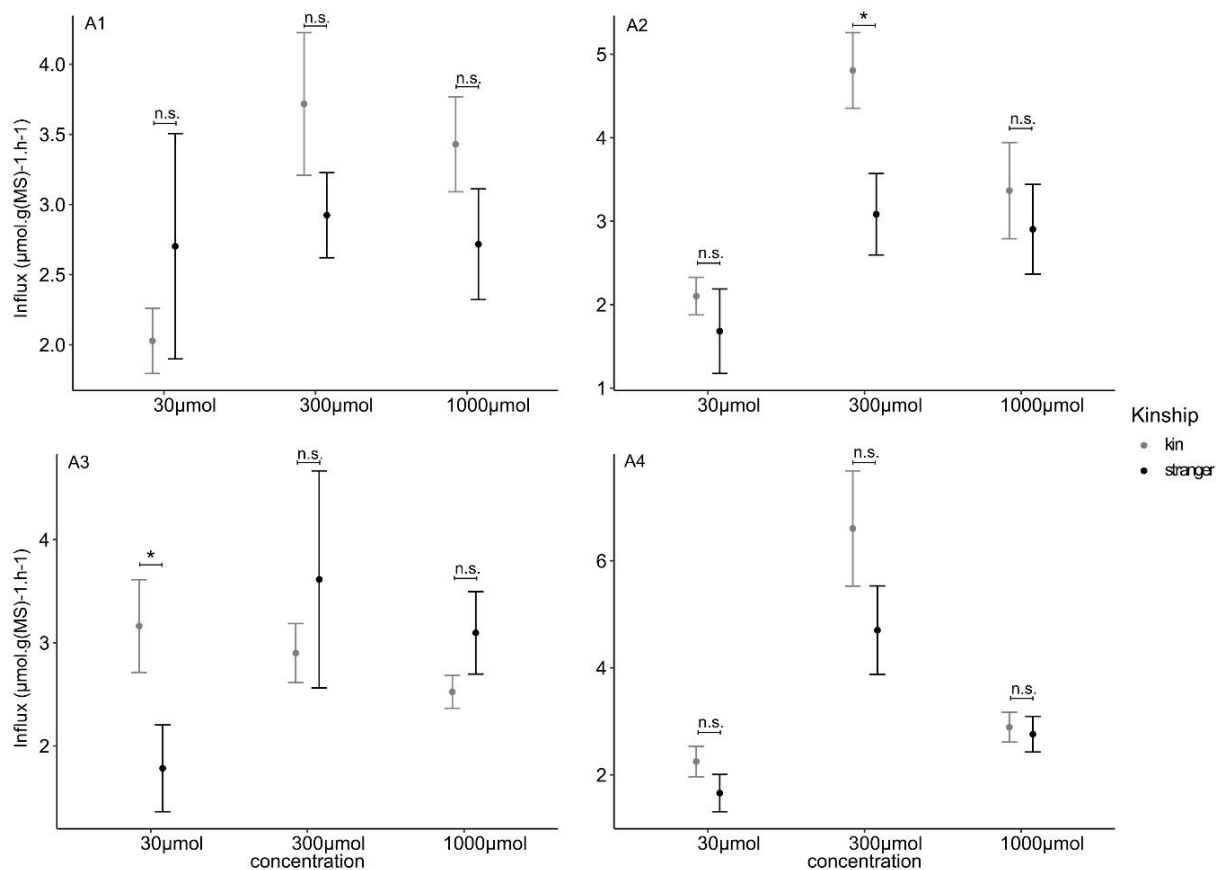


Figure 3. Influx in relation the kinship treatment and concentration for each family separately (A1, A2, A3 and A4). * indicate significant difference with a p.value < 0.05 and n.s. indicate non-significant difference.

Discussion

The response to kinship varies across families

For both the Allier and Garonne rivers, mother trees were close to each other in a homogeneous river reach of less than 10 km. Thus, we expected a homogeneous response between families originating from the same population in a homogenous river reach where seedlings and saplings grow in dense groups of related individuals. However, each of our eight *P. nigra* families presented an idiosyncratic plastic response to the identity of its neighbours. This observed phenotypic variability in family response is likely to originate from selective pressures varying in intensity and direction in a fluctuating physical environment subjected to a disturbance regime (floods and droughts). Under geomorphologically active conditions, fluvial corridors are shifting mosaics of habitats subjected to contrasting habitat conditions, submersion frequencies, intensity, timing, sediment erosion or deposition and drought (Bornette et al. 2008;

Naiman et al. 2008; Pickett and White). In natural conditions (i.e. non-altered rivers), *P. nigra* populations exhibit a high phenotypic and genetic diversity (Smulders et al. 2008; De Woody et al. 2009) that allows the persistence of populations in a fluctuating environment. For example, Hortobágyi et al. (2017) showed in the same river reach of the Allier River, that young black poplars belonging to the same population exhibit a significant variation of morphological and biomechanical traits according to their location on the gradient of exposure to mechanical constraints on alluvial bars.

The nature of intraspecific interactions in dense groups of saplings are also likely to change over short distances on alluvial bars as the phenotypes adjust to physical and physiological constraints. Furthermore, poplars have been shown to modify their environment through niche construction processes (Gurnell 2014; Corenblit et al. 2014; Hortobágyi et al. 2018). During niche construction, poplars growing in high density, trap fine sediments and exert positive feedbacks on their local environment that changes from stressful to favourable. The location on the floodplain where *P. nigra* reaches maturity is generally much more stable than the location on exposed alluvial bars where it begins its life cycle, which is frequently disturbed during annual flood events (see review by Corenblit et al. 2014). Thus, at their local scale, the same individuals will have to deal with very different conditions as they interact and modify the environment. These changes in environmental conditions (i.e. both abiotic and biotic) therefore make possible a selection for a diversity of responses and therefore could also explain the plastic phenotypic responses we observed in our families.

Many studies on kin recognition focused on a small number of kin groups, generally two to four (but see Semchenko et al. 2017; Takigahira and Yamawo 2019). Our results emphasize the need to sample numerous families to capture a large spectrum of the genetic diversity of traits expression, especially for perennial plant species that grow in a fluctuating and disturbed environment. The different kinship groups should also be sampled in contrasting habitats occupied by the species. This is an important point to consider especially for studies using crop species with cultivars that have been selected for specific purposes. This artificial selection potentially may have resulted in the loss of the cooperative traits between relatives (Fréville et al. 2019).

Stress did not change the outcome of competition

In our study, stress (i.e. water-deficit) drastically decreased growth of poplars but did not change the outcomes of competition in relation to the kinship treatment. This is similar to the

results obtain by Goddard et al. (2021) on *Glechoma hederacea* for which stress had no impact on the results of the kinship treatment. However, in our experiments families reacted differently to water-deficit. This is again consistent with our understanding of variable responses among families in terms of growth. In their natural riverine habitat, depending on their location on the alluvial bar and on the climate black poplars regularly experience more or less severe droughts (Corenblit et al. 2014). Again, these changing conditions can lead to the selection of a wide diversity of responses to physiological stress (here water deficit) across families.

Similar to results obtained on another tree species, *Nothofagus pumilio* (Till-Bottraud et al. 2012), we expected a change in the type of interactions in relation to drought. In *Nothofagus pumilio* stress play a crucial role in the formation of merged trees at edge of secondary growth forests where strong winds constitute a stress. At these edge locations, *N. pumilio* seedlings growing in clusters survived significantly better than single planted seedlings (McIntire and Fajardo 2011). No merged trees were observed within the adjacent forest areas where stress was not present and where single planted seedlings survived better than in clusters. According to the stress gradient hypothesis (Bertness and Callaway 1994), different stress levels change the type of interaction between individuals from positive (i.e. facilitation) in stressful environments to negative (i.e. competition) in benign environments. Interestingly, the different stems of the merged trees are often strongly related (half-sibs, full-sibs or even higher relatedness values), indicating that kin selection might play a role in the interaction. In our poplar experiment, water-stress was significant as individuals grown in a water deficit condition were significantly smaller than those grown in a well-watered condition. It is possible that the stress we applied was too intense and override the other treatments effect, especially the kinship effect. Other types of stress (e.g. nutrient deficit; shear stress; sediment burial) could also be used to change the type of interactions between related individuals. For example, several studies have found more conclusive results using a nutrient stress. In cultivars of *Pisum sativum* the cooperative response toward kin plants increases with nutrient stress (Pezzola et al. 2020). Husain Jaafry et al. (2020) concluded for *Setaria itlica*, that interactions among individuals at different nutrient conditions are influenced by both neighbour's identity and density. Along with the stress gradient hypothesis framework, nutrient deficiency seems a promising lead for the study of kin interactions.

Competitive ability overrides kinship effect in plant growth and nutrient uptake

The phenotypic response to the kinship treatment differed greatly among families both in amplitude and direction. In particular, the A1 and A2 families showed opposite results in terms of biomass in both exp#1 and #2. The kin selection framework states that individuals growing with kin should invest less in competitive traits to increase their inclusive fitness (Ehlers and Bilde 2019). In plants, reduced root biomass is considered a cooperative trait (i.e. a positive interaction) as it leaves more space and thus more resources available for its neighbour (File et al. 2012; Bilas et al. 2021). On the contrary, investment in root biomass in soil with limited resources is commonly understood as a competitive behaviour (i.e. negative interaction) because an individual will have a greater belowground colonization and thus a higher nutrient uptake (Anten and Chen 2021).

On the one hand, in the G4 family, individuals grown with kins have higher total biomasses than when growing with non-relatives. This suggests that individuals have not limited competition between them. The niche partitioning hypothesis would then explain the result for the G4 family; individuals in the G4 family would possess and exploit resources in a similar way, resulting in greater competition between individuals (Young 1981, Milla et al. 2009; File et al. 2012). On the other hand, individuals from the A2 family fit the kin selection framework because they showed a reduced total biomass investment in both exp#1 and exp#2 when growing with kin. Conversely, individuals from the A1 family invested more growth in both exp#1 and exp#2 when growing with kin, thus showing a competitive behaviour. This last result could be similar to what we observed for the G2 family; it could also be an example of niche partitioning where competition between kin is stronger than between strangers. However, individuals from the A1 family had lower biomasses than individuals from most other families (A2, A4, G2 and G3) in the Stranger treatment, suggesting that they are poor competitors. Conversely, the G2 family did not show differences for competitive ability. Thus, when individuals from the A1 family were grown together in the Kin treatment, they performed better than when grown in the Stranger treatment, where they experience stronger competition. Conversely, individuals from the A2 family are good competitors as they grew better than all the other families in the Stranger treatment. When grown with their relatives, they suffer from a stronger competition than when they are grown in the Stranger treatment with less competitive individuals. As such, the most appropriate interpretation for our results is therefore differential competitive abilities between families. Only few studies have considered the competitive ability of the families used in their studies. Competitive ability has been taken into consideration to

interpret the results obtained on *Arabidopsis thaliana* (Masclaux et al. 2010) and *Medicago minima* (Tomiolo et al. 2019). Variances in pots in the Kin and the Stranger treatment could also help identifying differences in competitive ability (Tomiolo et al. 2019). One hypothesis is that in the Kin treatment, biomasses will have a lower variance suggesting a weaker competition among related individuals. Conversely, in the Stranger treatment, higher variances for biomasses are expected, indicating a stronger competition (Ehlers and Bilde 2019). In our case, within pot variances were not different in the Kin and the Stranger treatment (data not shown). We thus emphasize the need to consider competitive ability in future kin recognition and selection studies, to avoid misleading conclusions on kin recognition.

Our results on nutrient uptake show that at higher ammonium concentration (1000 μmol) no kinship effect was found. This could indicate that at 1000 μmol , ammonium was abundant and so, it was not limited, which allows all individuals to draw on nutrients, hiding potential kinship effects. Interestingly, for the two lowest concentration (30 and 300 μmol), individuals grown in the Kin treatment showed a higher nitrogen uptake than those grown in the Stranger treatment. However, for nutrient uptake, we did not find differences in competitive ability between families. Therefore, we cannot explain this result by a difference in competitive ability as it was the case for biomasses. Our results could indicate that individuals are able to detect related individuals and increase their nutrient uptake. However, this result is difficult to interpret because our results on biomasses does not indicate kin recognition. Nevertheless, if individuals are capable of kin recognition through nutrient uptake, the increase in their nitrogen absorption is considered to be an increased competition. It is then difficult to conceive that individual detect other related individuals in order to increase competition with them. The associated cost to kin recognition mechanisms would not be counterbalanced by the increase competition between relatives. Thus, this result does not fit in the kin recognition framework. Alternatively, this result could be explained by the niche partition hypothesis because in this case competition is stronger when individuals grow with kins. Nutrient absorption occurs at the fine root parts of the plant *via* specific transporters that are coded by multigenic families (Le Deunff et al. 2016). It is thus expected that closely related individuals share the same multigenic families and thus similar nutrient uptake capacities. At last, these results are open to interpretation because the measurement of the influx consisted in a short period (40 minutes) experiment compared to the year of growth that the experiment lasted.

Conclusion

In the present study, we investigated the intraspecific interactions in early-life stages of black poplar in relation to the relatedness with their neighbors and to a water deficit. Young *P. nigra* kin groups studied revealed variable plastic responses to neighbour identity and stress. On the one hand, differences in biomasses were explained by differences in competitive ability and not by kin recognition. On the other hand, higher absorption among individuals who grew up in the Kin treatment, indicate a stronger competition between relatives and thus suggest the niche partitioning hypothesis. Thus, we advocate the use of as many kin groups as possible in kin studies and the need to consider the competitive ability of kin groups in the interpretations of studies. Results obtained when growing plants in competition with related individuals should be carefully analysed and alternative hypotheses should be carefully tested before concluding to kin recognition.

Acknowledgments

The author(s) would like to thank SILVATECH (Silvatech, INRAE, 2018. Structural and functional analysis of tree and wood Facility, doi: 10.15454/1.5572400113627854E12) from UMR 1434 SILVA, 1136 IAM, 1138 BEF and 4370 EA LERMAB from the research center INRAE Grand-Est Nancy for its contribution to isotopic analysis. SILVATECH facility is supported by the French National Research Agency through the Laboratory of Excellence ARBRE (ANR-11-LABX-0002-01).

Fundings

The first author was funded for his PhD by the French Ministry of National Education, Higher Education and Research. This research was financed by the French government IDEX-ISITE initiative 16-IDEX-0001 (CAP 20-25).

References

Anten NPR, Chen BJW (2021) Detect thy family: Mechanisms, ecology and agricultural aspects of kin recognition in plants. *Plant Cell Environ* 44:1059–1071.

<https://doi.org/10.1111/pce.14011>

Barrat-Segretain MH (1996) Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: A review. *Vegetatio* 123:13–37. <https://doi.org/10.1007/BF00044885>

- Barsoum N (2002) Relative contributions of sexual and asexual regeneration strategies in *Populus nigra* and *Salix alba* during the first years of establishment on a braided gravel bed river. *Evolutionary Ecology* 15:255–279
- Bertness MD, Callaway R (1994) Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* 9:191–193. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90088-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90088-4)
- Bhatt MV, Khandelwal A, Dudley SA (2011) Kin recognition, not competitive interactions, predicts root allocation in young *Cakile edentula* seedling pairs. *New Phytologist* 189:1135–1142. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03548.x>
- Bilas RD, Bretman A, Bennett T (2021) Friends, neighbours and enemies: an overview of the communal and social biology of plants. *Plant Cell Environ* 44:997–1013. <https://doi.org/10.1111/pce.13965>
- Bornette G, Tabacchi E, Hupp C, et al (2008) A model of plant strategies in fluvial hydrosystems. *Freshwater Biology* 53:1692–1705. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.01994.x>
- Bronstein JL (1994) Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Tree* 9:214–217
- Chamaillard, S., 2011. Efficience de l'utilisation de l'eau chez le peuplier noir (*Populus nigra* L.) : variabilité et plasticité en réponse aux variations de l'environnement. *Biologie végétale*. Université d'Orléans. Français. NNT : 2011ORLE2015. Tel-00713525 Orléans, France.
- Corenblit D, Garófano-Gómez V, González E, et al (2018) Niche construction within riparian corridors. Part II: The unexplored role of positive intraspecific interactions in Salicaceae species. *Geomorphology* 305:112–122. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2017.09.016>
- Corenblit D, Steiger J, González E, et al (2014) The biogeomorphological life cycle of poplars during the fluvial biogeomorphological succession: a special focus on *Populus nigra*. *Earth Surface Processes and Landforms* 39:546–563. <https://doi.org/10.1002/esp.3515>
- Corenblit D, Steiger J, Gurnell AM, Naiman RJ (2009) Plants intertwine fluvial landform dynamics with ecological succession and natural selection: a niche construction perspective for riparian systems. *Global Ecology and Biogeography* 18:507–520. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00461.x>
- Crepy MA, Casal JJ (2015) Photoreceptor-mediated kin recognition in plants. *New Phytologist* 205:329–338. <https://doi.org/10.1111/nph.13040>

de Vries J, Archibald JM (2018) Plant evolution: landmarks on the path to terrestrial life. *New Phytologist* 217:1428–1434. <https://doi.org/10.1111/nph.14975>

De Woody J, Rickman TH, Jones BE, Hipkins VD (2009) Allozyme and microsatellite data reveal small clone size and high genetic diversity in aspen in the southern Cascade Mountains. *Forest Ecology and Management* 258:687–696. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.05.006>

Doty SL, Oakley B, Xin G, et al (2009) Diazotrophic endophytes of native black cottonwood and willow. *Symbiosis* 47:23–33. <https://doi.org/10.1007/BF03179967>

Dudley SA, File AL (2007) Kin recognition in an annual plant. *Biology Letters* 3:435–438. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0232>

Ehlers BK, Bilde T (2019) Inclusive fitness, asymmetric competition and kin selection in plants. *Oikos*. <https://doi.org/10.1111/oik.06390>

Fernandez M. Mécanismes écophysiologiques impliqués dans les interactions antagonistes entre le jeune chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) et la molinie bleue (*Molinia caerulea* (Moench) L.) : rôles des transferts d'azote, des mycorhizes et des rhizodépôts allélochimiques. *Biologie végétale*. Université Clermont Auvergne, 2019. Français. NNT : 2019CLFAC053. tel-02513004

File AL, Murphy GP, Dudley SA (2012) Fitness consequences of plants growing with siblings: reconciling kin selection, niche partitioning and competitive ability. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279:209–218. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1995>

Fréville H, Roumet P, Rode NO, et al (2019) Preferential helping to relatives: A potential mechanism responsible for lower yield of crop variety mixtures? *Evol Appl* 12:1837–1849. <https://doi.org/10.1111/eva.12842>

Garavillon-Tournayre M, Gousset-Dupont A, Gautier F, et al (2018) Integrated drought responses of black poplar: how important is phenotypic plasticity? *Physiol Plantarum* 163:30–44. <https://doi.org/10.1111/ppl.12646>

Gardes M, Biallet E, Brousseau C, et al Les symbiotes mycorhiziens du peuplier noir (*Populus nigra* L.): la spécificité des assemblages fongiques en milieu riverain. *Les actes du BRG* 4:453–466

Goddard EL, Varga S, John EA, Soulsbury CD (2020) Evidence for Root Kin Recognition in the Clonal Plant Species *Glechoma hederacea*. *Front Ecol Evol* 8:578141.

<https://doi.org/10.3389/fevo.2020.578141>

Gryta H, Carriconde F, Charcosset J-Y, et al (2006) Population dynamics of the ectomycorrhizal fungal species *Tricholoma populinum* and *Tricholoma scalpturatum* associated with black poplar under differing environmental conditions. *Environ Microbiol* 8:773–786. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2005.00957.x>

Gurnell A (2014) Plants as river system engineers. *Earth Surf Process Landforms* 39:4–25. <https://doi.org/10.1002/esp.3397>

Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology* 7:1–16. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90038-4](https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90038-4)

Harner MJ, Opitz N, Geluso K, et al (2011) Arbuscular mycorrhizal fungi on developing islands within a dynamic river floodplain: an investigation across successional gradients and soil depth. *Aquat Sci* 73:35–42. <https://doi.org/10.1007/s00027-010-0157-4>

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. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2017.08.048>

Hortobágyi B, Corenblit D, Vautier F, et al (2017) A multi-scale approach of fluvial biogeomorphic dynamics using photogrammetry. *Journal of Environmental Management* 202:348–362. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.08.069>

Husain Jaafry SW, Li D, Ouyang Y, et al (2020) Interactions among individuals of *Setaria italica* at different levels of genetic relatedness under different nutrient and planting density conditions. *Acta Oecologica* 105:103549. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103549>

Jackson MB, Colmer TD (2005) Response and Adaptation by Plants to Flooding Stress. *Annals of Botany* 96:501–505. <https://doi.org/10.1093/aob/mci205>

Karrenberg S, Edwards PJ, Kollmann J (2002) The life history of Salicaceae living in the active zone of floodplains. *Freshwater Biology* 47:733–748. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00894.x>

- Kronzucker HJ, Siddiqi MY, Glass Adm (1995) Kinetics of NO³⁻ Influx in Spruce. *Plant Physiol* 109:319–326. <https://doi.org/10.1104/pp.109.1.319>
- Le Deunff E, Lecourt J, Malagoli P (2016) Fine-tuning of root elongation by ethylene: a tool to study dynamic structure–function relationships between root architecture and nitrate absorption. *Ann Bot* 118:607–620. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw123>
- Lepik A, Abakumova M, Zobel K, Semchenko M (2012) Kin recognition is density-dependent and uncommon among temperate grassland plants. *Funct Ecol* 26:1214–1220. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02037.x>
- Li J, Xu X, Feng R (2018) Soil fertility and heavy metal pollution (Pb and Cd) alter kin interaction of *Sorghum vulgare*. *Environmental and Experimental Botany* 155:368–377. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.05.009>
- Litav M, Harper JL (1967) A method for studying spatial relationships between the root systems of two neighbouring plants. *Plant Soil* 26:389–392. <https://doi.org/10.1007/BF01880190>
- Masclaux F, Hammond RL, Meunier J, et al (2010) Competitive ability not kinship affects growth of *Arabidopsis thaliana* accessions. *New Phytologist* 185:322–331. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03057.x>
- Mazal L, Corenblit D, Barsoum N, et al (2021) Fine-scale spatial genetic structure and intra-specific interactions of *Populus nigra* within a natural river corridor along the lower Allier River (France). *Flora* 275:151763. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151763>
- McIntire EJB, Fajardo A (2014) Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity. *New Phytologist* 201:403–416. <https://doi.org/10.1111/nph.12478>
- McIntire EJB, Fajardo A (2011) Facilitation within Species: A Possible Origin of Group-Selected Superorganisms. *The American Naturalist* 178:88–97. <https://doi.org/10.1086/660286>
- McKane RB, Johnson LC, Shaver GR, et al (2002) Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra. *Nature* 415:68–71. <https://doi.org/10.1038/415068a>

- Milla R, Forero DM, Escudero A, Iriando JM (2009) Growing with siblings: a common ground for cooperation or for fiercer competition among plants? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276:2531–2540. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0369>
- Murphy GP, Swanton CJ, Van Acker RC, Dudley SA (2017) Kin recognition, multilevel selection and altruism in crop sustainability. *Journal of Ecology* 105:930–934. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12787>
- Naiman RJ, Latterell JJ, Pettit NE, Olden JD (2008) Flow variability and the biophysical vitality of river systems. *Comptes Rendus Geoscience* 340:629–643. <https://doi.org/10.1016/j.crte.2008.01.002>
- Pezzola E, Pandolfi C, Mancuso S (2020) Resource availability affects kin selection in two cultivars of *Pisum sativum*. *Plant Growth Regul* 90:321–329. <https://doi.org/10.1007/s10725-019-00562-7>
- Pickett S, White P *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, Academic Press. Academic Press
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Ronce O (2007) How Does It Feel to Be Like a Rolling Stone? Ten Questions About Dispersal Evolution. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 38:231–253. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095611>
- Semchenko M, Saar S, Lepik A (2017) Intraspecific genetic diversity modulates plant-soil feedback and nutrient cycling. *New Phytologist* 216:90–98. <https://doi.org/10.1111/nph.14653>
- Simonsen AK, Chow T, Stinchcombe JR (2014) Reduced plant competition among kin can be explained by Jensen’s inequality. *Ecology and Evolution* 4:4454–4466. <https://doi.org/10.1002/ece3.1312>
- Smulders MJM, Cottrell JE, Lefèvre F, et al (2008) Structure of the genetic diversity in black poplar (*Populus nigra* L.) populations across European river systems: Consequences for conservation and restoration. *Forest Ecology and Management* 255:1388–1399. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.10.063>

Stoll P, Weiner J (2000) A Neighborhood View of Interactions among Individual Plants. In: Dieckmann U, Law R, Metz JAJ (eds) *The Geometry of Ecological Interactions*, 1st edn. Cambridge University Press, pp 11–27

Takigahira H, Yamawo A (2019) Competitive responses based on kin-discrimination underlie variations in leaf functional traits in Japanese beech (*Fagus crenata*) seedlings. *Evol Ecol* 33:521–531. <https://doi.org/10.1007/s10682-019-09990-3>

Till-Bottraud I, de Villemereuil P (2016) Kin recognition or phenotype matching? *New Phytologist* 209:13–14. <https://doi.org/10.1111/nph.13554>

Till-Bottraud I, Fajardo A, Rioux D (2012) Multi-stemmed trees of *Nothofagus pumilio* second-growth forest in Patagonia are formed by highly related individuals. *Annals of Botany* 110:905–913. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs146>

Tomiolo S, Thomas C, Jespersen MK, et al (2019) Intraspecific interactions in the annual legume *Medicago minima* are shaped by both genetic variation for competitive ability and reduced competition among kin. *Ecology*

Vautier F, Corenblit D, Hortobágyi B, et al (2016) Monitoring and reconstructing past biogeomorphic succession within fluvial corridors using stereophotogrammetry: Stereophotogrammetry: Monitoring Past Fluvial Biogeomorphic Succession. *Earth Surface Processes and Landforms* 41:1448–1463. <https://doi.org/10.1002/esp.3962>

Villar, M, Forestier, O, 2006. Ressources génétique du peuplier noir (*Populus nigra* L.) dans la plaine rhénane alsacienne : états des lieux, programme de conservation et perspectives. *WGS Baden-Wurttemberg* 10, 85-93.

Weiner J, Campbell LG, Pino J, Echarte L (2009) The allometry of reproduction within plant populations. *Journal of Ecology* 97:1220–1233. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01559.x>

Weiner J, Thomas SC (1986) Size Variability and Competition in Plant Monocultures. *Oikos* 47:211. <https://doi.org/10.2307/3566048>

West SA (2002) Cooperation and Competition Between Relatives. *Science* 296:72–75. <https://doi.org/10.1126/science.1065507>

West SA, Griffin AS, Gardner A (2007) Social semantics: altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *J Evolution Biol* 20:415–432.

<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01258.x>

Xu H, Liu C, Lu R, et al (2016) The difference in responses to nitrogen deprivation and re-supply at seedling stage between two barley genotypes differing nitrogen use efficiency. *Plant Growth Regul* 79:119–126. <https://doi.org/10.1007/s10725-015-0117-z>

Yang X-F, Li L-L, Xu Y, Kong C-H (2018) Kin recognition in rice (*Oryza sativa*) lines. *New Phytologist* 220:567–578. <https://doi.org/10.1111/nph.15296>

Young JPW (1981) Sib competition can favour sex in two ways. *J Theor Biol* 88:755–756.

[https://doi.org/doi:10.1016/0022-5193\(81\)90249-6](https://doi.org/doi:10.1016/0022-5193(81)90249-6)

Zhang L, Liu Q, Tian Y, et al (2016) Kin selection or resource partitioning for growing with siblings: implications from measurements of nitrogen uptake. *Plant Soil* 398:79–86.

<https://doi.org/10.1007/s11104-015-2641-z>

Zhang Z, Zhou F, Pan X, et al (2019) Evolution of increased intraspecific competitive ability following introduction: The importance of relatedness among genotypes. *J Ecol* 107:387–395.

<https://doi.org/10.1111/1365-2745.13016>

3. Transfert de nutriments (azote) entre Peupliers noirs selon leur apparentement

Les échanges de nutriments et plus généralement de composés entre individus en fonction de leur apparentement ont pu être mis en évidence chez certaines espèces (voir contexte général de ce chapitre). Ainsi, en parallèle aux expérimentations précédentes, nous avons également prévu d'étudier les échanges de nutriments, grâce à une autre technique de marquage au ^{15}N . Pour estimer la quantité d'azote échangée entre les individus en fonction de l'apparentement avec les voisins, nous avons utilisé la méthode dite du « *cotton-wick* » (« mèche de coton » en français). La méthode du « *cotton-wick* » a été mise au point par Russell & Fillery (1996) et consiste à perfuser une plante pour lui apporter une solution de marquage souhaitée. Ici, nous avons utilisé une solution contenant de l'urée marquée au ^{15}N . L'urée est une molécule azotée ($\text{CO}(\text{NH}_2)_2$) qui résulte de la dégradation des protéines. L'urée est considérée comme la forme d'azote la plus appropriée pour le marquage des plantes en raison de sa polarité, de son absorption rapide, de sa faible phytotoxicité et de sa solubilité élevée. L'urée présente l'avantage d'être facilement métabolisée par l'uréase des plantes, entraînant la libération de CO_2 et de NH_4 (Hertenberger & Wanek 2004 ; Wichern et al. 2010). Le NH_4 est alors incorporé dans la matière organique de la plante via le métabolisme de l'azote.

3.1.Objectif

L'objectif de cette expérimentation était d'étudier les échanges d'azote entre individus en fonction de l'apparentement. L'hypothèse principale testée est qu'un individu échangerait plus de nutriments avec un individu qui lui est apparenté qu'avec un individu non-apparenté, ce qui témoignerait d'interactions positives comme de la coopération (voire de l'altruisme).

Les transferts d'azote marqué peuvent se faire via deux voies : un échange direct de la plante qui reçoit la solution de marquage vers les plantes voisines non-marquées et/ou une capture de l'azote faisant suite à son relargage dans le substrat par la plante marquée (Figure 17). Le fait que la méthode du « *cotton-wick* » ne permette pas de définir la voie par laquelle le transfert d'azote peut avoir lieu m'a obligé à formuler plusieurs hypothèses complémentaires pour expliquer les éventuelles différences de teneur en ^{15}N entre les individus. :

- L'hypothèse de la coopération entre individus apparentés prévoit que la plante marquée échangerait plus d'azote avec ses voisines apparentés. On retrouverait alors du ^{15}N chez les voisines apparentés non-marquées en proportion plus importante que chez des

voisines non-marquées. Ce transfert pourrait être favorisé et accentué par un réseau mycorhiziens plus développé entre individus apparentés.

- Inversement, dans les pots où les individus sont en présence d'individus non-apparentés, la plante marquée ne coopérerait pas et n'échangerait pas de ressources avec ses voisines non-apparentées. On retrouverait alors moins de ^{15}N chez les plantes voisines non-marquées. En outre, des individus non-apparentés entretiendraient un réseau mycorhizien moins important et moins diversifié que des individus apparentés. Les plantes non-marquées pourraient toutefois récupérer du ^{15}N (relargué par la plante marquée) qui transiterait tout de même par le réseau mycorhizien du sol mais en plus faible quantité.
- Aucune différence de teneur en ^{15}N en fonction de l'apparentement indiquerait que les individus ne discriminent pas leurs voisins. Dans ce cas-là, la plante marquée n'échangerait pas de nutriments avec ses voisines non-marquée et ce quelque soit l'apparentement entre les individus. Le ^{15}N retrouvée éventuellement dans les plantes non-marquées serait du ^{15}N récupéré suite au relargage de composés par la plante marquée.

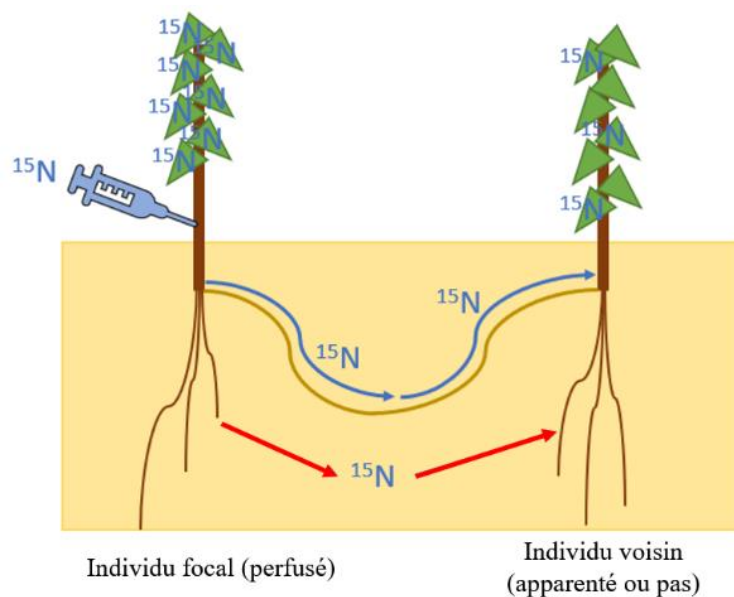


Figure 17. Schéma expérimental de la technique du « cotton-wick ». L'individu marqué (à gauche) est le seul à recevoir la solution d'urée marquée au ^{15}N . Les deux voies de transfert de l'azote depuis la plante marquée vers les plantes voisines sont représentées. Les flèches bleues représentent un échange direct de composés azotés via le réseau mycorhizien (en brun sur la figure). Les flèches en rouge représentent un transfert indirect via un relargage dans le milieu par la plante marquée suivi d'une capture par la plante voisine.

3.2. Matériels et méthodes

Cette étude est basée sur le même schéma expérimental que celui décrit précédemment dans l'article 3 à savoir, un traitement apparemment avec deux modalités : un individu focal entouré de trois individus apparentés ou, un individu focal entouré de trois individus de familles différentes. Nous avons utilisé les mêmes huit familles que précédemment, avec cinq répliques par traitement pour un total de 80 pots. La mèche de coton est insérée transversalement dans la tige de l'individu au centre du pot à l'aide d'une aiguille. Les deux extrémités du fil sont ensuite immergées dans un tube Eppendorf (Figure 18, ici, 5mL) contenant une solution d'urée ^{15}N (^{15}N -urea, At. ^{15}N 98%). Les tubes ont été préalablement percés d'un orifice sur l'opercule pour permettre le passage de la mèche. La solution remonte dans la mèche de coton par capillarité et est absorbée au niveau des faisceaux conducteurs de la plante (xylème et phloème). Afin d'éviter la perte de solution par évapotranspiration et dessiccation des mèches de coton, l'ensemble du tube et des mèches de coton est emballé dans du film plastique (Figure 18). Après 30 jours de perfusion, les racines des plantes ont été individuellement lavées et séchées à l'étuve à 70°C pendant 72h afin d'être analysées par spectrométrie de rapport de masse à rapport isotopique (INRAE de Nancy Champenoux) pour ainsi obtenir les rapports isotopiques du ^{14}N et ^{15}N par individu. Il est impératif de mesurer le plus précisément possible les quantités de ^{15}N retrouvées dans tous les compartiments, à savoir la plante centrale, les plantes périphériques et le sol. Sans cela, il est impossible de réaliser le bilan total d'azote, et donc de déduire par défaut de bilan les quantités de ^{15}N présentes dans les différents compartiments. Un échantillon de sol de chaque pot a donc été prélevé à la fin de l'expérience pour mesurer les quantités de ^{15}N relarguées par les plantes et ainsi calculer le bilan de la quantité d'azote retrouvé dans les plantes par rapport à ce qui a été perfusé. Cependant, par faute de moyen et de temps (cette expérimentation a été réalisée durant le confinement du printemps 2020 avec moins de moyens techniques et humains que prévu), nous n'avons pas pu récolter plusieurs échantillons de sol représentatif du volume du pot. De plus, pour être la plus précise possible, la mesure de la quantité de ^{15}N dans le sol doit se faire via plusieurs étapes de rinçage et lessivage de tout le volume de sol dans le but de récupérer la totalité de l'azote résiduel dans le sol.

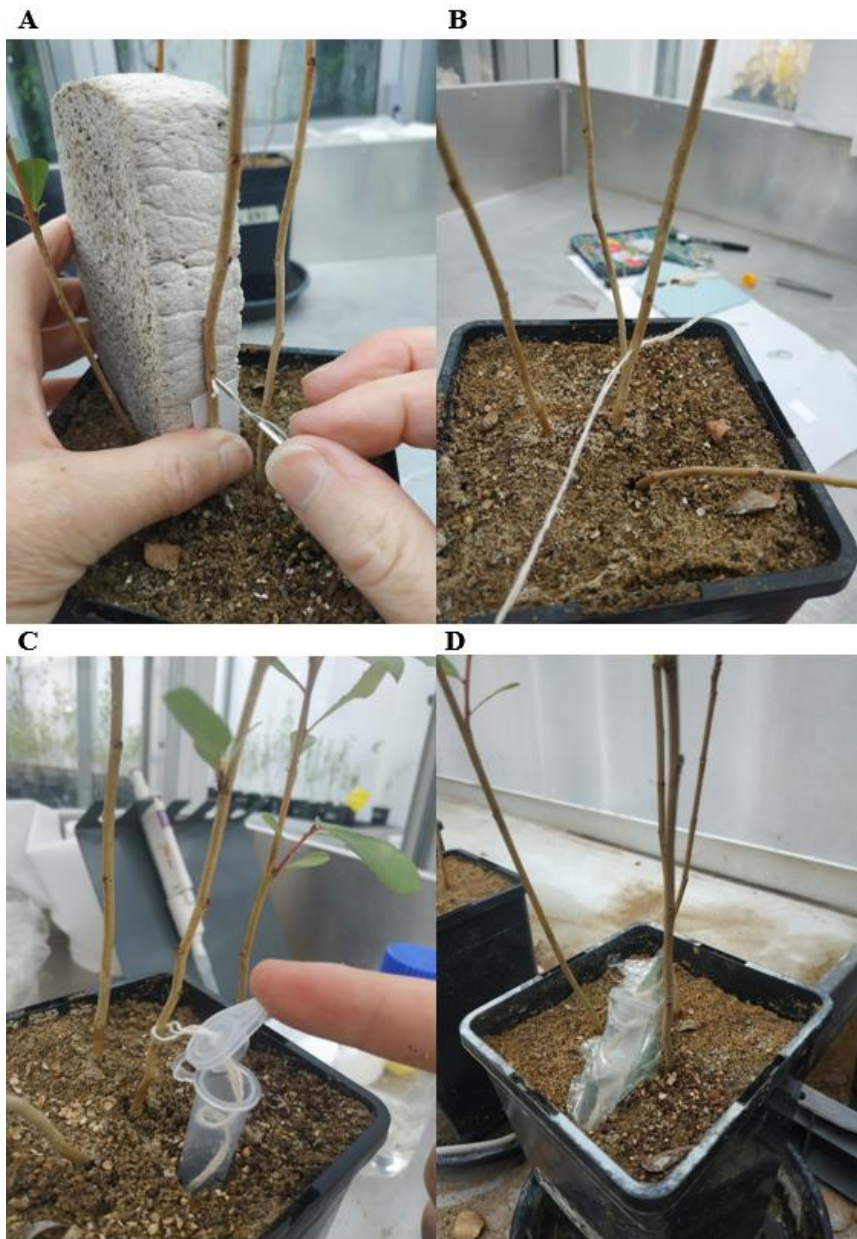


Figure 18. Les différentes étapes de la mise en place du « *cotton-wick* » sur le Peuplier noir central. A. Perçage de la tige à l'aide de l'aiguille. B. Mise en place de la mèche de coton à travers la tige de l'individu focal. C. Mise en place du tube contenant la solution d'urée marquée au ^{15}N . D. Emballage dans du film plastique pour limiter l'évaporation.

3.3.Résultats et conclusion

Cette expérimentation ne s'est pas déroulée comme prévu et n'a pas permis d'obtenir des résultats exploitables. En effet, 48h après avoir perfusé les individus centraux, ces derniers ont présenté des symptômes de « brûlures » à l'extrémité de leurs feuilles, très certainement liés à un stress nutritif (Figure 19). Toutefois, les feuilles nouvellement formées après la perfusion ne présentaient plus de symptômes, ce qui nous a conduit à poursuivre l'expérimentation.



Figure 19. Illustration des symptômes (brunissement de la bordure du limbe des feuilles) du stress nutritif induit par la perfusion de la solution d'urée marquée au ^{15}N sur les jeunes plants de Peuplier noir testés. À noter que les feuilles développées après cet évènement de stress ne présentaient plus ce symptôme.

De plus, les teneurs en ^{15}N des individus centraux perfusés mesurées ont été anormalement élevées (supérieur à 4700%), ce qui est au-dessus des standards utilisés pour la calibration des appareils de mesure. De ce fait, les valeurs aberrantes de teneur en ^{15}N n'ont pas

pu être utilisées. Ces teneurs excessives en ^{15}N confirment l'hypothèse d'un stress nutritif observé à travers le noircissement des bordures des limbes des feuilles (ici un excès de nutriments pour des plantes dans un pot de 2L qui n'avait pas reçu de nutriments depuis plus d'un an). Ces valeurs très élevées ne peuvent s'expliquer à priori, que par une concentration trop élevée de la solution de marquage. Cette concentration trop élevée viendrait soit d'une erreur de calcul soit de la solution préparée (bien que tout ceci ait été vérifié dès les premiers symptômes foliaires observés)

Bien que n'ayant pas abouti à des résultats exploitables, cette expérimentation mériterait d'être refaite. Malgré les défauts de cette méthode (destructive pour le réseau mycorhizien à la fin de l'expérience, et peu informative quant à la voie de transport utilisée), elle aurait en effet permis d'apporter des éléments pertinents quant aux interactions qu'entretiennent les individus entre eux. Les mesures du sol, auraient permis d'estimer la part de ^{15}N relarguée par les plantes focales et ainsi calculer le bilan entre la quantité de ^{15}N présente dans le sol et les plantes voisines. À partir de ces quantités, j'aurais pu déduire les teneurs en ^{15}N des individus. Les teneurs en ^{15}N nous auraient renseigné sur l'intensité des échanges entre les individus. Dans le cas de l'hypothèse de la coopération entre individus apparentés, nous aurions dû retrouver plus de ^{15}N chez les individus non-marqués des pots du traitement apparentés, témoignant d'échanges plus importants entre eux. À l'inverse, dans l'hypothèse de la compétition avec individus non-apparentés, nous aurions dû retrouver moins de ^{15}N dans les individus non-marqués, témoignant d'échanges plus rares et de moindre intensité.

4. Evaluation de la reconnaissance de parentèle chez le Peuplier noir d'après l'observation de la croissance racinaire en rhizotron

Plusieurs études ont rapporté des cas où les racines d'individus n'adoptent pas le même « comportement » en fonction de l'apparentement avec leurs voisins. Yang et al. (2018) ont observé que des cultivars de riz ajustaient le positionnement horizontal et vertical de leurs racines en réponse à l'apparentement du voisin. En présence de cultivars non-apparentés, les racines des individus ne s'évitaient pas. Au contraire, les racines d'individus issus du même cultivar avaient tendance à s'éviter. Les auteurs concluent que ces « comportements » racinaires indiquent un évitement de la compétition et donc la présence de reconnaissance de parentèle (Yang et al. 2018). Tomiolo et al. (2019) ont démontré des différences de croissance racinaire en fonction de l'apparentement chez la Luzerne naine (*Medicago minima*). En présence

d'apparentés, les individus avaient tendance à réduire la croissance racinaire en direction des voisins (Tomiolo et al. 2019). D'autres études chez *Cakile edentulata* révèlent également ce même phénomène de réduction de la compétition racinaire entre apparentés (Dudley & File 2007 ; Bhatt et al. 2011). D'après File et al. (2012), la manifestation de la reconnaissance de parentèle est potentiellement plus visible au niveau du système racinaire des plantes. Je me suis alors intéressé à l'analyse de la croissance et du développement des systèmes racinaires d'individus en présences d'apparentés et de non-apparentés.

4.1.Objectif

L'objectif de cette expérimentation était d'étudier la croissance et l'architecture racinaire de jeunes Peuplier noirs en fonction de l'apparentement avec un voisin. L'hypothèse est qu'en présence d'apparentés on observerait un évitement des racines ou une réduction générale du système racinaire, ce qui indiquerait une réduction de la compétition et donc une forme de coopération, alors qu'en présence de non-apparentés, les individus ne s'évitent pas, témoignant d'une plus forte compétition. Pour explorer le développement racinaire, j'ai cultivé des plantes en duels d'apparentés ou de non-apparentés dans un dispositif appelé rhizotron, permettant d'observer la croissance et le développement de leur système racinaire.

4.2.Matériels et méthodes

Les rhizotrons sont des « pots » profonds et fins dont une face transparente permet l'observation directe des racines. Ils sont inclinés à 45° pour forcer les racines à se développer au maximum sur la plaque transparente (Figure 20). Les rhizotrons utilisés ont été construits spécialement pour cette expérimentation Nos rhizotrons contiennent sept cellules étanches de 55cm de haut par 10cm de large et 2cm de profondeur. Nous en avons construit et utilisé neuf soit un total de 63 cellules. Nous avons testé les mêmes familles de l'Allier que celles des expérimentations décrites précédemment (A1, A2, A3 et A4). Cependant, contrairement aux dispositifs expérimentaux précédents constitués d'une plante centrale entourée de trois autres, nous avons ici évalués les interactions entre deux plantes en duel (un duel différent par cellule d'un rhizotron). Le dispositif comportait des duels entre individus apparentés (provenant de la même famille), entre individus non-apparentés (provenant de familles différentes) et un traitement témoin avec un seul individu placé au centre d'une cellule. Pour les duels, les individus étaient distants de 2cm et placé à 2cm du bord de la cellule. Au total 13 duels d'apparentés, 32 duels

de non-apparentés et 18 témoins seuls ont été cultivés. Pour chaque duel, quatre graines de chaque famille ont été mises à germer et après deux jours, une seule plantule par famille a été conservée. La première semaine, la partie supérieure du rhizotron était recouverte avec du film plastique afin de garantir un taux d'humidité ambiant élevé et ainsi optimiser les conditions de germination. La partie transparente du rhizotron a été occultée durant l'expérimentation avec du papier aluminium. Le substrat utilisé était le même que dans les expérimentations précédentes (sable des bancs alluviaux de la rivière Allier). Les plantes étaient arrosées quotidiennement. Durant toute l'expérimentation la température de la serre était maintenue constante à 25°C et l'humidité relative à 60%. À la fin de l'expérimentation, au bout de deux mois, les racines ont été prises en photo avec un appareil photo numérique (Sony Nex-F3, résolution 350dpi). Les individus ont ensuite été récoltés, les racines lavées, les parties aériennes et racinaires séchés à l'étuve (70°C pendant 72h) puis pesées.

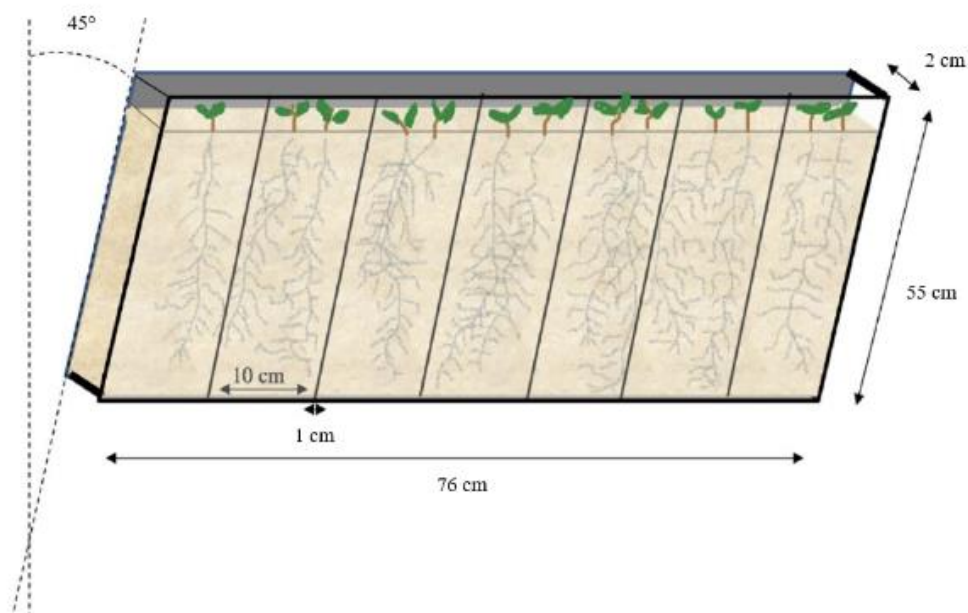


Figure 20. Schéma d'un rhizotron. La face inférieure du rhizotron est constituée d'une plaque transparente en plexiglass vissée et recouverte de papier aluminium pendant la durée de l'expérimentation pour garantir l'obscurité. La face supérieure est constituée par une plaque opaque. Un rhizotron comporte 7 cellules étanches entre elles. Grâce à la forte inclinaison (45°) les racines poussent sur et le long de la plaque de plexiglass.

Les photos des racines ont été analysées à l'aide du plugin SmartRoot (version 4.21, Lobet et al. 2011) du logiciel ImageJ (version 1.52). Pour l'analyse, la longueur totale cumulée des racines, la surface totale des racines et le nombre de départs de racines latérales vers, et à l'opposé de la plante voisine ont été mesurés. Deux indices ont également été calculés : l'indice

d'éloignement (E) et l'indice de rapprochement (R) des racines principales des individus en duel en mesurant la distance entre les deux racines principales des individus à un intervalle régulier de 1cm, à laquelle il a été soustrait la distance fixe entre les deux graines (2cm). Pour tous les individus, les ratios de surface et de masse ont été calculés par la formule :

$$V_r = \frac{V_d}{V_s}$$

où, V_d correspond à la variable (longueur, surface, masse) d'un individu d'une famille en situation de duel et, V_s correspond à la moyenne de la même variable obtenus en prenant en compte les individus de la même famille en traitement contrôle. Lorsque ces ratios sont <1 , alors les individus en duel occupent moins de place que lorsqu'ils sont seuls, signifiant que les individus limitent leur croissance. À l'inverse, un ratio > 1 signifie que les individus en duel occupent plus de place qu'en traitement contrôle témoignant d'une compétition accrue.

4.3.Résultats et discussion

Aucune différence de développement racinaire significative n'a été trouvée en fonction de l'apparement du voisin. La masse (p.value = 0,55, la longueur (p.value = 0,49), la surface (p.value = 0,42), le volume (p.value = 0,55) n'ont présenté aucune différence significative en fonction de l'apparement. Quel que soit l'apparement avec le voisin, les racines principales ne s'éloignent pas plus, ni ne se rapprochent plus du voisin (p.value = 0,84 et 0,08 pour l'indice E et R, respectivement). Il en va de même pour le développement de racines latérales ; il n'a pas non plus été observé de différence de départ de racines latérales vers ou à l'opposé du voisin en fonction de l'apparement (p.value = 0,55 et 0,84 respectivement). Les ratios V_r de surface et de masse n'ont pas montré de différence en fonction de l'apparement (p.value = 0,09 et 0,75 respectivement).

Au final, cette expérimentation n'a montré aucune différence de comportement racinaire en fonction de l'apparement. Ce résultat ne permet pas de conclure à de la reconnaissance de parentèle chez le Peuplier noir dans les conditions expérimentales testées. Au vu du mode de vie du Peuplier noir, il est possible que la présence de voisins n'ait que peu d'impact sur le développement racinaire dans les premiers stades de vie. En effet, chez le Peuplier noir, les conditions difficiles du milieu riverain (stress mécanique et hydrique) contraignent et conditionnent fortement la croissance des individus. Ces derniers développent en priorité une racine pivot et non pas des racines latérales, ce qui assure l'enracinement et une résistance à

l'arrachement ainsi qu'un accès à la nappe en période d'étiage. Ainsi, le développement de la racine pivot est prépondérant par rapport au développement de racines latérales chez le Peuplier noir ce qui rend difficile l'observation d'une stratégie d'évitement durant les premiers mois de vie.

Tout comme les expériences en pots, les expérimentations en rhizotrons sont contraignantes pour les plantes en termes de volume de sol disponible ce qui peut induire des effets inattendus. Dans leur étude, Tomiolo et al. (2019) rapportent qu'en général, tous les géotypes utilisés dans leur expérimentation avaient tendance à éloigner leurs racines de leurs voisins, ce qui peut être attribué aux conditions expérimentales qui contraignent les plantes dans un espace réduit. Chez le Peuplier noir, pour espérer observer des différences de « comportement » des racines il conviendrait d'observer le développement racinaire à des stades plus avancées durant lesquels les interactions entre les individus deviennent un facteur plus important dans la croissance. Or, les Peupliers noirs étant des individus à croissance racinaire rapide, il conviendrait alors d'utiliser des rhizotrons encore plus grands et profonds que ceux utilisés, qui étaient déjà de grands modèles complexes à manipuler.

5. Conclusion générale de l'étude de la reconnaissance de parentèle en conditions contrôlées chez le Peuplier noir

Dans mes différentes expérimentations, j'ai pu mettre en évidence des différences de biomasse ou d'influx en fonction de l'apparement pour différentes familles. En revanche la carence hydrique n'a pas permis de mettre en évidence un changement de type d'interaction entre individus en fonction de l'apparement. Mes résultats ne m'ont pas permis de conclure à la présence d'interaction positives entre individus apparementés et donc à de la reconnaissance de parentèle chez le Peuplier noir. Au contraire, d'autres hypothèses expliquent mes résultats. Pour les familles A1 et A2 chez lesquelles une différence en fonction de l'apparement a été observée, des différences de capacité de compétition restent pour moi l'hypothèse la plus parcimonieuse permettant d'expliquer les résultats. Pour la famille G4 qui ne présente pas de capacité de compétition différente des autres familles, la compétition accrue entre les apparementés pourrait s'expliquer par l'hypothèse de la partition de niche. Cependant, comme le soulignent Masclaux et al. (2010) et Subrahmaniam et al. (2021) cette capacité de compétition n'est que rarement prise en compte dans les études de reconnaissance de parentèle qui de fait concluent potentiellement à tort en sa faveur. Ici, la prise en compte d'hypothèses alternatives

à la reconnaissance de parentèle, a permis de mettre en évidence un potentiel biais dans la plupart des études publiées qui comparent des biomasses d'individus en fonction de l'apparentement. Les études pourraient conclure souvent à tort à de la reconnaissance de parentèle voire de la sélection de parentèle alors que les résultats pourraient s'expliquer par une différence de capacité de compétition entre les groupes d'apparentés utilisés. Il serait intéressant de reprendre les études qui concluent à de la reconnaissance de parentèle en se basant sur des différences de biomasses, et vérifier si elles testent les hypothèses alternatives.

J'ai également exploré un trait physiologique (absorption de l'azote – influx) qui pourrait être modulé par la présence d'apparentés, ce qui est moins fréquemment le cas dans les études de reconnaissance de parentèle. Mes résultats indiquent que l'absorption d'azote est plus importante chez les individus lorsqu'ils sont en présence d'apparentés que lorsqu'ils sont en présence de non-apparentés, ce qui témoigne d'une compétition accrue entre apparentés et qui correspond à l'hypothèse de la partition de niche. Toutefois, si les individus identifient bel et bien leurs voisins apparentés, il reste difficile d'expliquer pourquoi ils augmentent alors leur influx. La reconnaissance de parentèle ne devrait être détectée que lorsque l'on détecte des interactions positives comme une réduction de la compétition entre individus. En effet, les mécanismes de reconnaissance de parentèle ne présentent un intérêt évolutif que dans le cas où ils permettent de réduire la compétition avec des individus apparentés et permet ainsi d'augmenter la valeur sélective inclusive. Une autre hypothèse serait alors que les individus en présence d'apparentés se « stimulent » les uns les autres pour maximiser l'absorption de nutriments et plus particulièrement de l'azote qui est, en conditions naturelles, peu présent dans le sol. Cette hypothèse mériterait d'être testée en caractérisant et en recherchant des différences dans la composition des exsudats racinaires chez le Peuplier noir en fonction de l'apparentement.

Il convient de mentionner quelques limites à nos expérimentations. En effet, les mesures d'absorption d'azote réalisées dans cette étude ne concernent qu'une durée de 40 min sur l'année de croissance qu'ont vécu les individus. Cette fenêtre temporelle très courte, pourrait ne pas être représentative de l'influx moyen qu'on observerait tout au long de la vie des individus. En outre, bien que l'étude des échanges d'éléments (ici l'azote) entre individus apparentés par la technique du « *cotton-wick* » n'ait pas fourni de résultats exploitables, elle aurait permis d'apporter des éléments concrets quant à la coopération entre individus. Nous aurions pu quantifier les échanges potentiels entre individus, et ainsi obtenir une estimation plus précise des coûts et bénéfices dans l'interaction entre les individus. Ce dernier point est

important car durant ces expérimentations je n'ai pas pu estimer la valeur sélective des individus, ni l'équilibre coûts/bénéfices pour les individus lors des interactions et de fait, étudier la sélection de parentèle.

Chapitre V Discussion générale

1. Synthèse des résultats obtenus sur la reconnaissance de parentèle chez le Peuplier noir

Durant cette thèse, j'ai pu apporter des éléments de réponse quant à la relation entre l'apparentement génétique des individus chez le Peuplier noir et la colonisation des bancs alluviaux. J'ai pu également entrevoir les types d'interactions possibles en lien avec l'apparentement qui existent chez cette espèce. Dans un premier temps, je me suis intéressé à la structure génétique spatiale (SGS) chez deux populations naturelles de Peupliers noirs. La première question était de savoir si les graines issues d'un même arbre-mère étaient dispersées ensemble et ensuite déposées sur les berges, pour former des groupes d'individus d'apparentés. Ceci représente un point important, car la présence d'individus apparentés proches les uns des autres, est un prérequis pour envisager des interactions positives dans le cadre de la construction de niche par sélection de parentèle. Les deux études de SGS ont ainsi révélé que la dispersion des individus est homogène et implique un brassage : les graines issues de plantes mères différentes se mélangent avant d'arriver sur les bancs alluviaux. On retrouve cependant des individus apparentés proches les uns les autres sur les bancs alluviaux dès les premiers stades de colonisation. L'apparition d'une SGS significative dans la cohorte des individus de 5 ans suggère que, potentiellement, les individus entretiennent des interactions positives (dans les premières années de leur vie permettant la survie préférentielle de ces individus apparentés. Ceci pourrait suggérer de la reconnaissance, voire de la sélection de parentèle au sein des cohortes avec des familles mélangées. La disparition de la SGS dans les cohortes échantillonnées les plus âgées (10 ans et >20 ans) s'expliquerait par de possibles changements dans les types d'interactions qu'entretiennent les individus. Par leurs actions sur l'environnement (c'est-à-dire la construction de niche), les individus poussant en forte densité dans le stade initial de croissance ont rendu les conditions d'habitat beaucoup plus propices au bout d'une dizaine d'année en général. À ce stade, les individus entretiendraient alors des interactions négatives telles que la compétition pour la lumière et les nutriments dans le sol.

J'ai entrepris dans un second temps, une série d'expérimentations qui visait à déterminer s'il existait des interactions positives entre individus et, *in fine*, de la reconnaissance de parentèle chez le Peuplier noir. Toutefois, je n'ai pas pu conclure à la présence de la reconnaissance de parentèle dans les conditions testées. Les résultats obtenus peuvent s'expliquer à la fois par une compétition accrue entre apparentés (hypothèse de la partition de

niche), et par des différences de capacité de compétition entre familles. Cette dernière explication est primordiale à prendre en compte (Masclaux et al. 2010 ; Simonsen et al. 2014) dans la mesure où si je n'avais pas testé les capacités de compétition de mes familles, j'aurais pu conclure à tort à de la reconnaissance de parentèle pour une de mes familles. En effet, bien souvent lorsque l'on raisonne à partir des biomasses, il existe des effets confondants qui présentent un résultat similaire à ce qui est attendu dans le cas de la reconnaissance de parentèle. Ainsi, il est possible que des études n'aient pas exploré les potentielles différences de capacité de compétition entre groupes d'apparentés et auraient conclu peut-être à tort à de la reconnaissance de parentèle. Mes résultats mettent également en lumière le rôle sous-estimé de la variation intraspécifique. Dans mes expérimentations, l'effet de la famille a été plus marqué que celui de l'apparentement, certaines familles étant plus compétitrices que d'autres.

J'ai observé des différences d'absorption de l'azote (influx) en fonction de l'apparentement des individus voisins. Chez certaines familles, les individus en présence d'apparentés augmentent leur absorption d'azote par rapport aux individus en présence de non-apparentés. Pour ce trait, je n'ai pas pu montrer de différence de capacité de compétition et l'hypothèse de la partition de niche reste l'explication la plus plausible pour expliquer mes résultats sur l'influx.

Enfin, bien que l'étude des communautés de champignons mycorhiziens soit toujours en cours, les résultats préliminaires ne montrent pas de différences significatives en termes de richesse et de diversité spécifique selon l'apparentement entre les individus. La prochaine étape sera d'identifier les souches mycorhiziennes, plus particulièrement les endo- et ectomycorhizes, partagées entre les paires d'individus apparentés et les paires d'individus non-apparentés. Un des attendus est que des individus apparentés partagent plus de souches de champignons mycorhiziennes entre eux que des individus non-apparentés, ce qui leur permettrait de bénéficier de meilleures capacités de collecte des ressources.

2. Apports des travaux de cette thèse sur l'étude de la reconnaissance et de la sélection de parentèle chez les plantes

Bien que je n'aie pas pu démontrer l'existence de la reconnaissance de parentèle chez le Peuplier noir, cette thèse m'a permis de développer toute une réflexion critique sur la reconnaissance et la sélection de parentèle. Ces points de discussion critiques ont fait l'objet

d'un article d'opinion (en annexe) soumis à la revue *Plant Cell and Environnement* en réponse à la synthèse publiée récemment par Anten & Chen en 2021.

2.1. Importance de la prise en compte de la variabilité intraspécifique dans les études sur la reconnaissance et la sélection de parentèle.

Mes résultats sur le Peuplier noir en conditions contrôlées ont mis en lumière le rôle de la variabilité intraspécifique sur la reconnaissance de parentèle. Les familles montrent des réponses de croissance différentes à l'apparement avec leurs voisins. La variabilité intraspécifique joue un rôle sous-estimé dans les études, qui la prennent rarement en compte. La plupart des études concluent à la présence ou non de reconnaissance de parentèle pour l'ensemble d'une espèce. Or, est-il raisonnable de penser que tous les individus d'une même espèce possèdent les mêmes traits ? Il est vraisemblable que non comme déjà suggérer par (Bolnick et al. 2011 ; Westerband et al. 2021). Par exemple, Henn et al. (2018) suggèrent que la variation intraspécifique des traits foliaires est un mécanisme important pour permettre aux plantes de persister au sein des communautés et de mieux tolérer les conditions environnementales changeantes. De plus, il est reconnu que la variation intraspécifique chez les plantes façonne les interactions biotiques et abiotiques et joue un rôle clé dans la détermination des performances des individus (Westerband et al. 2021). Il est alors tout à fait envisageable qu'au sein d'une même espèce, tous les individus ne possèdent pas les mêmes traits associés à la reconnaissance de parentèle, et qu'alors tous les individus n'aient pas la (même) capacité de distinguer leurs voisins apparementés. La variabilité intraspécifique semble être la règle pour un large éventail de traits, il pourrait donc en être de même pour la capacité à identifier les voisins. Il serait alors intéressant d'avoir une estimation la plus large possible de la variabilité intraspécifique qui existe chez l'espèce étudiée. De plus, malgré l'importance des interactions plante-plante, peu d'études existent sur l'identification des bases génétiques et moléculaires qui sous-tendent la variation naturelle des mécanismes en jeu dans ces interactions (Subrahmaniam et al. 2018). Cette lacune mérite pourtant d'être comblée car les bases génétiques et moléculaires des interactions plante-plante exercent une influence sur la croissance et les interactions qui existent entre les individus (Subrahmaniam et al. 2018). Pour parvenir à estimer la variation intraspécifique, il serait nécessaire d'employer le plus de groupes d'apparementés possibles pour couvrir la plus grande variabilité intraspécifique possible. Or, la plupart des études sur la reconnaissance et la sélection de parentèle utilisent un petit nombre de groupes d'apparementés, généralement quatre ou moins (mais voir Semchenko et al. 2017 ; Takigahira &

Yamawo 2021). Dans une étude bibliographique, Subrahmaniam et al. (2021) ont montré que 44 % des études sont conduites chez des espèces avec un système de reproduction autogame, et 10 % chez des espèces clonales. Ces deux modes de reproduction ont pour conséquence un très fort degré d'apparentement entre les individus utilisés dans les groupes d'apparentés. Cela pourrait représenter un biais, puisque lorsque le coefficient d'apparentement (le r dans l'équation d'Hamilton) avoisine 1, ce qui est le cas chez les espèces fortement autogames, il n'est plus nécessaire de faire appel au cadre conceptuel de la sélection de parentèle pour décrire les interactions entre les individus. L'apparentement n'est plus un facteur qui influe sur le bilan de l'interaction qui se résume à $B > C$, ou $B < C$. Il s'agit d'un point important à prendre en compte, notamment pour les études portant sur des espèces cultivées qui sont généralement très peu, ou pas, diversifiées. En effet, la sélection artificielle pour des traits de croissance chez les cultivars peut potentiellement avoir entraîné la perte des traits coopératifs, ou de la diversité génétique liée aux mécanismes de reconnaissance de parentèle chez certains groupes d'apparentés (Fréville et al. 2019). Cela pourrait rendre l'observation de la reconnaissance de parentèle chez une espèce plus difficile, voire impossible. De plus, il n'est pas garanti que les mécanismes de reconnaissance de parentèle soient associés aux traits de croissance sélectionnés artificiellement (Anten & Chen 2021). Une expérimentation intéressante consisterait à étudier et à rechercher la reconnaissance de parentèle chez les ancêtres des plantes cultivées et dans le même temps, chez les différentes variétés pour déterminer si la reconnaissance de parentèle a pu être perdue au cours de la sélection artificielle.

2.2. Influence des conditions environnementales sur les interactions entre individus

Mes travaux en conditions contrôlées ne m'ont pas permis de mettre en évidence l'influence d'une carence hydrique sur les interactions entre plantes. Toutefois, doit-on s'attendre au même type d'interactions de la part des plantes lorsqu'elles sont dans des environnements différents, plus particulièrement lorsque les conditions deviennent stressantes ? Lors de mes études sur la structure génétique spatiale (Chapitre II), j'ai proposé qu'en populations naturelles, le stress auquel font face les individus influence le type d'interaction qu'entretiennent les Peupliers noirs. Les modèles théoriques prédisent un large éventail de variation intraspécifique dans les mécanismes de reconnaissance de parentèle entre et au sein des populations, ainsi qu'une évolution dynamique des mécanismes de reconnaissance dans le temps (Penn & Frommen 2016). Sur la base du concept de "conditionnalité" développé par Bronstein (1994), les interactions entre individus sont conditionnées par les conditions environnementales, c'est-à-

dire que les interactions dépendent des conditions environnementales dans lesquelles les individus vivent et interagissent (Bilas et al. 2021). L'hypothèse du gradient de stress (Bertness & Callaway, 1994) permet également d'envisager un gradient de types d'interactions entre individus. On peut s'attendre à observer des interactions positives en conditions stressantes pour les végétaux, par exemple, lorsque les ressources sont moins abondantes ou moins accessibles, et des interactions négatives lorsque les conditions sont favorables pour la survie et la croissance des individus (figure 21). De plus, certaines espèces exercent une forte influence sur leur environnement en améliorant leurs conditions de vie (cas des espèces ingénieurs d'écosystèmes *sensu* Jones et al. 1994). Dans ce cas, la modification de l'environnement par les individus peut prévenir, retarder ou accélérer les changements dans les types d'interactions. C'est un aspect essentiel à considérer lors de la réalisation d'études de terrain où les conditions environnementales peuvent être améliorées par les individus (McIntire & Fajardo 2013 ; Corenblit et al. 2018). Des conditions environnementales changeantes feraient qu'au sein d'une même espèce, il serait avantageux de posséder des capacités de reconnaissance de parentèle pour entretenir des interactions positives dans des situations stressantes, et des interactions négatives en situation moins stressantes. L'étude de l'influence des conditions environnementales, ainsi que l'évolution de ces conditions est alors essentielle à prendre en compte en populations naturelles ainsi qu'en conditions expérimentales.

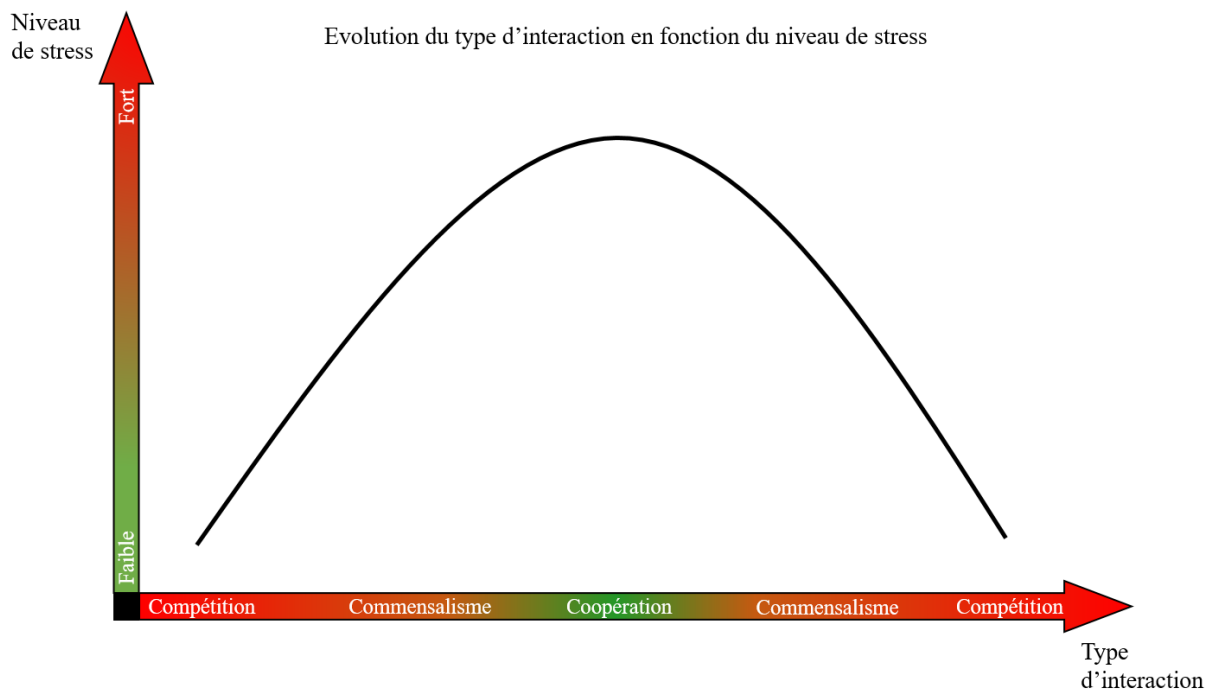


Figure 21. Évolution du type d'interaction entre deux individus en fonction du niveau de stress basé sur l'hypothèse du gradient de stress (Bertness & Callaway 1994). À noter que le terme « évolution » n'est pas pris dans le sens d'un changement de ce qui se passe entre deux individus au cours du temps, mais indique une comparaison de ce qui se passe dans différents environnements. À noter que l'altruisme n'apparaît pas ici car le modèle de Bertness & Callaway (1994) ne le prévoit pas. L'altruisme représente une forme « extrême » de coopération qui est conditionnée par l'apparentement entre les individus et non pas par le niveau de stress.

Puisque les conditions environnementales conditionnent potentiellement les bilans des interactions entre individus, il est pertinent d'intégrer des gradients environnementaux, voire de stress, dans les études. Il est possible qu'en faisant varier les conditions environnementales en expérimentations contrôlées, on augmenterait les chances de détecter des interactions positives entre apparentés et, *in fine*, d'observer la sélection de parentèle. Jusqu'ici, seules quelques études ont fait intervenir un stress dans leurs expérimentations (Li et al. 2018b ; Pezzola et al. 2020 ; Goddard et al. 2020). Certaines ont pu effectivement mettre en évidence des changements dans les types d'interactions entre individus en fonction de l'apparentement et du stress (Li et al. 2018b ; Pezzola et al. 2020). D'autre part, les interactions positives comme la facilitation, en augmentant la capacité de charge locale, c'est-à-dire le nombre d'individus que peut supporter une population (Platt & Bever 2009), et/ou en augmentant la niche réalisée (Bruno et al. 2003), pourraient promouvoir la coopération entre les plantes car la coopération

deviendrait une stratégie payante dans un milieu où les ressources sont limitées. On pourrait donc s'attendre à des interactions différentes pour des individus vivant dans des environnements très, ou peu, contraignants. En effet, les interactions peuvent être conditionnées par la plasticité phénotypique et/ou la variabilité génétique qui existe chez les individus. Les individus ne pouvant pas « choisir » l'environnement dans lequel ils se trouveront, il deviendrait alors avantageux pour des espèces qui vivent dans des milieux changeants de posséder une forte plasticité phénotypique pour faire face aux conditions changeantes et ainsi d'être capables d'orienter les interactions positives vers les voisins apparentés lorsque les conditions deviennent difficiles. Il est possible qu'au sein d'une même espèce, la reconnaissance de parentèle se soit mise en place chez des individus vivant dans des environnements changeants et contraignants mais pas chez des individus qui vivraient dans des conditions peu changeantes et favorables. Mes travaux de thèse me laissent penser qu'il faudrait envisager la reconnaissance de parentèle comme une stratégie adaptative qui permettrait de faire face à un environnement fluctuant, et qu'elle ne serait pas avantageuse dans un milieu stable. La reconnaissance de parentèle ne serait pas répandue au sein de l'ensemble des populations d'une espèce ; pour certains groupes d'individus apparentés et dans certaines conditions, cette stratégie pourrait être avantageuse mais pourrait ne pas l'être pour d'autres groupes d'individus dans des conditions environnementales différentes. Il convient alors dans les études de choisir des groupes d'apparentés en fonction du milieu dans lequel ils vivent, pour une fois encore couvrir la plus large gamme possible de la variabilité intraspécifique.

En outre, le mode de dispersion d'une espèce peut également fournir une indication sur la présence de mécanismes de reconnaissance de parentèle. D'une part, chez les espèces qui dispersent peu, on retrouve souvent une SGS forte (Nazareno et al. 2017 ; 2019), ce qui signifie que des individus apparentés se retrouvent à proximité les uns des autres. Dans ce cas, un individu aurait alors de grandes chances d'interagir avec des voisins apparentés. Cette situation pourrait rendre les mécanismes de reconnaissance de parentèle superflus car trop coûteux à maintenir (Rousset & Roze 2007). En revanche, pour les espèces considérées comme dispersant à grande distance (comme le Peuplier noir), une proportion importante des graines ne dispersent en réalité que sur une courte distance (Nathan et al. 2008). Les conditions de dispersion aléatoires entraînent une incertitude quant à la présence d'individus apparentés à l'arrivée. Dans ces cas, il devient avantageux de posséder la capacité de discriminer les voisins par un mécanisme de reconnaissance de parentèle.

2.3. Espèces à longue durée de vie, un modèle pour étudier le lien entre SGS et interactions intraspécifiques

La plupart des études sur la reconnaissance et la sélection de parentèle se concentrent sur les plantes annuelles ou à courte durée de vie (Subrahmaniam et al. 2018, 2021). Très peu examinent les interactions chez les espèces à longue durée de vie comme les arbres (mais voir Till-Bottraud et al. 2012 ; Pickles et al. 2017). La principale différence avec les espèces annuelles est que les espèces à longue durée de vie interagissent avec leurs voisins pendant des décennies, parfois dans un environnement fluctuant. Ainsi, pour ces espèces, doit-on considérer l'interaction entre deux individus comme une seule interaction ou comme des interactions répétées ? Si l'interaction ne se produit qu'une seule fois entre deux individus donnés, la stratégie stable sur le plan évolutif est la compétition (Maynard-Smith 1982). Dans le cas d'interactions répétées, la stratégie de l'altruisme réciproque (ou « *Tit-for-tat* » en anglais) d'Axelrod & Hamilton (1981) permet à la coopération d'émerger comme une stratégie évolutivement stable si les individus sont incertains quant au moment où l'interaction se terminera et si la probabilité d'interactions répétées entre les mêmes individus est suffisamment grande. Dans cette stratégie, le premier individu commence le « jeu » en coopérant. Lors des itérations suivantes, cet individu utilisera la stratégie employée par le second au tour précédent. Autrement dit, si le deuxième individu a coopéré au premier tour, le premier individu coopérera à nouveau. Inversement, le premier individu entrera en compétition au deuxième tour si le deuxième individu a été en compétition au premier tour. Ainsi, la coopération peut évoluer grâce à des stratégies basées sur la réciprocité. Comme l'interaction est répétée de nombreuses fois, l'avantage d'exploiter l'autre au premier tour est surpassé par le désavantage de recevoir le gain de la défection mutuelle au lieu du gain de la coopération mutuelle dans les tours suivants (García & van Veelen 2018). Les plantes étant sessiles, dans le cas d'interactions répétées, les individus qui interagissent sont physiquement proches les uns des autres et ne peuvent pas échapper aux représailles potentielles de leurs voisins. Si l'un des deux individus change de stratégie à la suite d'un changement physiologique ou d'un changement de l'environnement, alors le second individu adaptera sa stratégie en fonction du premier. Au final, ces changements pourraient avoir un impact sur le bilan de l'interaction entre les individus. Ce point est important car, selon que l'on considère plusieurs interactions courtes, ou une seule interaction de longue durée, les résultats pourraient être différents. En outre, ce cadre met en évidence le fait que pour les espèces à longue durée de vie qui interagissent tout au long de leur vie, le type d'interaction peut dépendre du stade de vie mais aussi des conditions de l'environnement. Chez les espèces

à longue durée de vie, il convient alors de prendre en compte le stade de vie et les conditions de vie pour étudier les interactions entre individus.

Même lorsque des espèces à longue durée de vie sont étudiées, elles ne le sont que sur de courtes périodes de leur vie, souvent au stade juvénile (He et al. 2021 ; Takigahira & Yamawo, 2019). Pour ces espèces, la reconnaissance et la sélection de parentèle peuvent être avantageuses à un stade de vie mais pas à d'autres. Par exemple, aux premiers stades de vie, lorsque la mortalité des graines et des jeunes individus est importante, les interactions positives entre individus apparentés peuvent assurer une meilleure survie des génotypes apparentés dans des conditions stressantes, notamment grâce aux gains de valeur sélective indirecte. Bien qu'il ne s'agisse pas d'une espèce à longue durée de vie, le cas d'*Aegilops triuncialis* est un cas intéressant dans la mesure où des interactions positives entre apparentés ont été observées entre des stades de vie différents : les adultes et les graines. Chez cette espèce, Smith et al. (2019) ont proposé que les tissus maternels (qui enveloppent les graines) induisent une dormance des graines les plus petites et ainsi favorisent le développement des graines les plus grosses. Cette dormance induite augmenterait la valeur sélective inclusive des plantes mères et des descendants en minimisant la compétition entre les graines apparentées (Smith et al. 2019). En outre, Smith et al. (2019) proposent que les petites graines, dont la germination est empêchée, constituent une banque de graines qui permettrait de contrebalancer la perte des plantules issues des grosses graines qui auront germé, ce qui augmenterait encore la valeur sélective inclusive de la plante mère mais aussi des individus apparentés qui auront germés. Ce cas est similaire à ce qui peut être rencontré chez les espèces d'arbres pour lesquelles une banque de graines est formée dans le sol et où la compétition est importante au moment de la germination.

Par ailleurs, un aspect souvent négligé dans les études sur la reconnaissance de parentèle est la structure génétique spatiale (SGS) qui peut exister dans les populations et qui correspond à la répartition non-aléatoire des génotypes dans le milieu. Dans les populations où il existe une forte SGS, on retrouve des individus apparentés proches les uns des autres et donc, des interactions peuvent avoir lieu entre individus apparentés. Ainsi, la SGS peut conditionner les interactions qui ont lieu entre individus. En retour, les interactions entre individus, si elles sont par exemple positives entre individus apparentés, peuvent exercer une influence sur l'apparition d'une SGS significative sur de courtes distances (la distance à laquelle les individus interagissent, aussi appelée zone d'interaction). Or, à ce jour, très peu d'études ont établi un lien entre la SGS et les interactions entre individus apparentés (Till-Bottraud et al. 2012 ; Fajardo et al. 2016 ; Mazal et al. 2021). Une SGS significative dans les populations naturelles indique

que des individus apparentés vivent à proximité les uns des autres. Grâce à deux cas d'étude, celui du Hêtre blanc (*Nothofagus pumilio*) au Chili, et celui du Peuplier noir dans l'Allier, nous montrons que la variabilité intraspécifique, le lien entre type d'interaction et niveau de stress et la SGS sont des concepts pertinents et essentiels à la compréhension des interactions entre individus. Le cas d'étude du Hêtre blanc a servi d'exemple et de prologue à cette thèse, pour supposer des liens qui existent entre les interactions biotiques et la SGS, et pour proposer des hypothèses quant à l'évolution des interactions biotiques chez une espèce à longue durée de vie. Dans les populations de Hêtre blanc, on retrouve des arbres fusionnés en lisière des forêts secondaires (Fajardo & McIntire 2010). À la lisière, les jeunes individus qui grandissent en groupes survivent mieux que les individus qui poussent seuls, alors que ces derniers survivent mieux à l'intérieur de la forêt (Fajardo & McIntire 2011). Les auteurs expliquent ce phénomène par un effet de facilitation mécanique contre les conditions stressantes des zones ouvertes de Patagonie où les vents peuvent être violents. Dans ces lisières exposées aux vents forts, une SGS significative a été détectée à la lisière (Fajardo et al. 2016). Dans les lisières des forêts secondaires exposées aux forts vents, on retrouve significativement plus d'individus apparentés parmi les troncs fusionnés qu'entre groupes fusionnés différents (Till-Bottraud et al. 2012 ; Fajardo et al. 2016). Le mécanisme écologique impliqué ici pourrait être une fusion facilitante (altruiste ou coopérative), qui serait physiologiquement et bio-mécaniquement avantageuse pour l'acquisition de ressources et la stabilité face au vent (Tarroux & DesRochers 2011 ; Tarroux et al. 2011, 2014 ; Fajardo et al. 2016). La théorie de la sélection de parentèle est dans le cas présent un cadre conceptuel possible, qui permettrait d'expliquer la présence d'individus fusionnés apparentés. Le cas du Hêtre blanc est également révélateur des liens qui existent entre le niveau de stress d'un milieu et le type d'interaction en place entre individus.

Chez le Peuplier noir, la facilitation a déjà été identifiée en situation de stress mécanique comme une interaction majeure entre individus dans les premiers stades de colonisation (Corenblit et al. 2018). Mes travaux ont permis d'explorer le rôle de l'apparentement dans les processus de facilitation qui ont lieu entre les individus en populations naturelles. Les résultats de mes travaux sur la SGS m'ont permis de suggérer des changements de type d'interactions entre les différents stades de vie, en particulier entre le stade de colonisation caractérisé par une forte instabilité et le stade mature beaucoup plus stable. Dans le cas présent, bien que la SGS n'ait pas été détectée dans la cohorte de juvéniles de l'année, on trouve tout de même des individus apparentés dans les groupes échantillonnés. On retrouve ensuite une SGS significative dans la cohorte de 5 ans, puis la disparition de la SGS dans les cohortes les plus

âgées (10 ans et >20 ans), ce qui suggère que les interactions intraspécifiques chez le Peuplier noir pourraient influencer et moduler la SGS au cours du temps. Les deux études de la SGS chez le Peuplier noir ont permis de proposer des hypothèses sur le type d'interaction en jeu entre les Peupliers noirs. Plus particulièrement ces deux études ont permis de proposer une réflexion critique autour des rétroactions entre interactions intraspécifiques, SGS et niveau de stress.

3. Conclusion générale et perspectives

Les travaux de cette thèse ont permis d'enrichir les connaissances sur le processus de colonisation des bancs alluviaux par le Peuplier noir et de proposer des hypothèses sur le type d'interactions qu'entretiennent les Peupliers noirs lors de cette colonisation. Plus particulièrement, j'ai pu montrer que l'étude de la SGS en population naturelle permettait de suggérer que les types d'interactions entre les individus peuvent changer au cours de leur vie et en fonction des conditions environnementales. Les expérimentations en conditions contrôlées ne m'ont pas permis de mettre en évidence des interactions positives entre individus apparentés. Je n'ai donc pas pu confirmer (ni infirmer) de manière formelle la présence de mécanismes de reconnaissance de parentèle chez le Peuplier noir. Aussi, la construction de niche par le Peuplier noir ne semble pas s'expliquer pas par des interactions positives entre individus apparentés. À la suite de cette thèse, l'hypothèse la plus solide pour expliquer la construction de niche chez le Peuplier noir, reste la facilitation entre individus, apparentés comme non-apparentés. De plus, le Peuplier noir, comme toutes les espèces à longue durée de vie, ne semble pas être un modèle idéal pour étudier les interactions intraspécifiques en conditions contrôlées car il est très difficile de mesurer les coûts et les bénéfices pour les individus dans les interactions qu'ils entretiennent. Toutefois, ces espèces semblent représenter de bons modèles pour étudier les échanges de nutriments entre individus. De plus, les espèces à longue durée de vie restent de bons modèles d'expérimentation en conditions naturelles car elles autorisent le suivi des mêmes individus sur le long terme, permettant ainsi de déceler de possibles changements d'interactions en fonction des conditions environnementales.

Cette thèse a également permis d'apporter des idées nouvelles dans l'étude de la reconnaissance et de la sélection de parentèle, notamment chez les espèces à longue durée de vie qui sont jusqu'à présent sous-représentées dans les études. On retiendra principalement le fait que la variabilité intraspécifique est un élément primordial à prendre en compte dans les études sur la reconnaissance et la sélection de parentèle. De plus, l'influence des conditions

environnementales sur le type d'interaction en place entre les individus est également un facteur à intégrer dans les études pour maximiser les chances d'observer de la reconnaissance voire de la sélection de parentèle. Durant cette thèse, j'ai également pu constater que les études en conditions naturelles peuvent présenter un risque important d'échec à cause des aléas. Toutefois, elles restent nécessaires pour observer et comprendre le type d'interactions en place entre les individus dans les populations naturelles.

3.1. Perspectives méthodologiques

Mes travaux en conditions contrôlées m'ont permis de montrer l'importance de la prise en compte des hypothèses alternatives à la reconnaissance de parentèle pour expliquer des différences de croissance en fonction de l'apparentement. Dans mon cas, une différence de capacité de compétition en fonction des familles reste l'interprétation la plus pertinente et la plus parcimonieuse. Cela suggère que les résultats obtenus dans les études sur la reconnaissance et la sélection de parentèle doivent être soigneusement analysés. Les plans expérimentaux devraient prendre en compte et explorer toutes les interprétations alternatives à la reconnaissance de parentèle, en utilisant notamment des témoins en nombre suffisant et le plus de groupes d'apparentés possibles. En effet, les effets de la reconnaissance de parentèle sur la croissance des plantes peut être confondue avec des différences de capacités de compétition entre les familles utilisées. Or, jusqu'à présent peu d'études ont réellement intégré cette explication alternative dans leurs interprétations (Masclaux et al. 2010 ; Simonsen et al. 2014). La plupart du temps, il existe une modalité témoin où une plante est placée seule dans un pot, mais ce traitement ne permet que d'estimer les capacités de croissance intrinsèque propres à chaque famille ou groupe d'apparentés. Des familles (ou groupes d'apparentés) ayant de meilleures capacités de croissance peuvent conduire à conclure à tort à de la reconnaissance de parentèle comme le mentionne Simonsen et al. (2014). Ce phénomène a été interprété comme un effet d'inégalité de Jensen (Anten & Chen, 2021). Ainsi, il convient de mesurer les capacités de croissance intrinsèques afin d'écartier ce biais. Toutefois, la capacité de croissance intrinsèque renseigne sur les capacités de croissance des individus d'une famille sans interactions avec d'autres individus. La capacité de compétition est, elle, différente de la capacité de croissance intrinsèque en ce qu'elle estime la croissance des individus en présence d'autres individus : c'est une réponse à la présence et à l'influence des voisins. Ainsi, il est important d'estimer aussi la capacité de compétition des familles (ou groupes d'apparentés) utilisées en les confrontant toutes dans l'expérimentation (Masclaux et al. 2010). Des

différences de capacités de compétition peuvent en effet amener, ici encore, à conclure à tort à de la reconnaissance de parentèle car les résultats sur les biomasses des individus peuvent être les mêmes.

Étudier la sélection de parentèle chez une espèce, implique d'estimer finement les coûts et les bénéfices, ainsi que l'apparementement entre les individus qui interagissent (Subrahmaniam et al. 2021). Or, peu d'études estiment réellement ces coûts et bénéfices. La quasi-totalité des études qui ciblent la réponse à l'apparementement chez les plantes étudient en fait uniquement la reconnaissance de parentèle. La littérature scientifique sur la reconnaissance de parentèle a été prolifique durant ces dix dernières années (voir état de l'art, Chapitre I). Les preuves semblent être désormais suffisantes pour admettre que les plantes sont bel et bien capables de discerner leurs voisins apparentées de leurs voisins non-apparentées et de moduler leurs interactions en conséquence. La prochaine étape consistera à estimer systématiquement les coûts et les bénéfices des interactions entre individus ainsi que l'apparementement entre les individus pour passer de la reconnaissance à la mise en évidence de la sélection de parentèle. L'estimation de ces paramètres permettrait à l'avenir de fournir des preuves solides quant aux types d'interactions qu'entretiennent les individus et permettrait en sus de conclure de manière fiable à la présence ou absence de reconnaissance voire de sélection de parentèle.

Enfin, j'ai également identifié différents verrous méthodologiques rencontrés dans l'interprétation des résultats dans les études sur la reconnaissance de parentèle. Les principaux défis rencontrés sont les suivants :

- Les études utilisent souvent des clones ou des lignées issues d'autofécondations (Subrahmaniam et al. 2021). Or, dans ce cas, l'apparementement entre les individus des groupes d'apparentés est de $r = 1$. La règle d'Hamilton n'est plus pertinente pour interpréter les résultats obtenus dans ces études. Il conviendrait de ne plus utiliser de clones, ou des lignées d'autofécondation, mais plutôt de viser à obtenir un gradient d'apparementement pour maximiser les chances d'observer la reconnaissance de parentèle.
- La plupart des études fournissent suffisamment de nutriments aux individus, les plaçant ainsi dans une situation de ressources non-limitantes et donc non stressante. Or, les concepts de « conditionnalité » (Bronstein 1994) et de gradient de stress (Bertness & Callaway 1994) prédisent que les interactions entre individus sont dépendantes du niveau de stress. Ainsi, les études qui placent les individus en conditions non-stressantes peuvent les mettre involontairement dans une situation qui masque l'expression potentielle de la reconnaissance de parentèle. Il conviendrait alors de diversifier les

conditions dans lesquelles les plantes sont étudiées pour, une fois encore, augmenter les chances de détecter la reconnaissance de parentèle.

- La culture d'individus en pots réduit artificiellement leur niche écologique à quelques dimensions seulement, empêchant ainsi toute compensation dans d'autres dimensions. La conséquence est que ce genre de situation peut orienter à tort l'interprétation des résultats vers l'hypothèse de la partition de niche qui prédit que des individus apparentés possèdent des niches écologiques très similaires et sont alors en plus forte compétition que des individus non-apparentés. Ainsi, il est probable que les conditions expérimentales forcent la compétition au détriment des autres types d'interaction. Ici encore, les conditions expérimentales masqueraient les effets observables de la reconnaissance de parentèle. Bien que les expérimentations en conditions naturelles représentent d'autres défis tout aussi difficiles, elles permettraient s'affranchir de ces biais d'expérimentation.

Bibliographie

- Anten NPR, Chen BJW (2021) Detect thy family: Mechanisms, ecology and agricultural aspects of kin recognition in plants. *Plant Cell Environ* 44:1059–1071. <https://doi.org/10.1111/pce.14011>
- Arens P, Coops H, Jansen J, Vosman B (1998) Molecular genetic analysis of black poplar (*Populus nigra* L.) along Dutch rivers. *Molecular Ecology* 7:11–18. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00316.x>
- Axelrod R, Hamilton WD (1981) The Evolution of Cooperation. *Science*, 211(4489):1390–1396. <http://www.jstor.org/stable/1685895211:7>
- Axelrod R, Hammond RA, Grafen A (2004) Altruism via kin-selection strategies that rely on arbitrary tags with which they coevolve. *Evolution* 58:1833–1838. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb00465.x>
- Al-Namazi AA, El-Bana MI, Bonser SP (2016) Competition and facilitation structure plant communities under nurse tree canopies in extremely stressful environments. *Ecol Evolut* 7:2747–2755
- Austerlitz F, Mariette S, Machon N, et al (2000) Effects of Colonization Processes on Genetic Diversity: Differences Between Annual Plants and Tree Species. *Genetics* 154 (3):1309–1321
- Babikova Z, Gilbert L, Bruce TJA, et al (2013) Underground signals carried through common mycelial networks warn neighbouring plants of aphid attack. *Ecol Lett* 16 :835–843. <https://doi.org/10.1111/ele.12115>
- Barker JL, Bronstein JL, Friesen ML, et al (2017) Synthesizing perspectives on the evolution of cooperation within and between species. *Evolution* 71:814–825. <https://doi.org/10.1111/evo.13174>
- Barrat-Segretain MH (1996) Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: A review. *Vegetatio* 123:13–37. <https://doi.org/10.1007/BF00044885>
- Barsoum N, Hughes FMR (1998) Regeneration response of black poplar to changing river levels. *Hydrology in a changing environment*. 1: 397–412
- Barsoum N (2002) Relative contributions of sexual and asexual regeneration strategies in *Populus nigra* and *Salix alba* during the first years of establishment on a braided gravel bed river. *Evolutionary Ecology* 15:255–279
- Barsoum N, Muller E, Skot L (2004) Variations in levels of clonality among *Populus nigra* L. stands of different ages. *Evol Ecol* 18:601–624. <https://doi.org/10.1007/s10682-004-5146-4>
- Berens DG, Braun C, González-Martínez SC, et al (2014) Fine-scale spatial genetic dynamics over the life cycle of the tropical tree *Prunus africana*. *Heredity* 113:401–407. <https://doi.org/10.1038/hdy.2014.40>
- Bertness MD, Callaway R (1994) Positive interactions in communities. *Trends Ecol Evol* 9:191–193. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90088-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90088-4)
- Bhatt MV, Khandelwal A, Dudley SA (2011) Kin recognition, not competitive interactions, predicts root allocation in young *Cakile edentula* seedling pairs. *New Phytol* 189:1135–1142. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03548.x>

- Biedrzycki ML, Jilany TA, Dudley SA, Bais HP (2010) Root exudates mediate kin recognition in plants. *Commun Integr Biol* 3:28–35. <https://doi.org/10.4161/cib.3.1.10118>
- Bilas RD, Bretman A, Bennett T (2021) Friends, neighbours, and enemies: an overview of the communal and social biology of plants. *Plant Cell Environ* 44:997–1013. <https://doi.org/10.1111/pce.13965>
- Blossey B, Notzold R (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *J Ecol* 83:887. <https://doi.org/10.2307/2261425>
- Bolnick DI, Amarasekare P, Araújo MS, et al (2011) Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends Ecol Evol* 26(4):183–192. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.009>.
- Born C, Hardy OJ, Chevallier M-H, et al (2008) Small-scale spatial genetic structure in the Central African rainforest tree species *Aucoumea klaineana*: a stepwise approach to infer the impact of limited gene dispersal, population history and habitat fragmentation: SGS in a central african tree species. *Mol Ecol* 17:2041–2050. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03685.x>
- Braatne JH, Rood SB, Heilman PE (1996) Life-history, ecology, and conservation of riparian cottonwoods in North America. In *Biology of Populus and its Implications for Management and Conservation*, Stettler RF, Bradshaw HD, Heilman PE, Hinckley TM (eds). NRC Research Press: Ottawa, Ontario, Canada; 57–86.
- Bronstein JL (2009) The evolution of facilitation and mutualism. *J Ecol* 97:1160–1170. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01566.x>
- Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends Ecol Evol* 18: 119–125.
- Cagelli L, Lefèvre F. (1995) The conservation of *Populus nigra* L. and gene flow with cultivated poplars in Europe. *For. Genet.* 3: 135–144.
- Chenault N, Arnaud-Haond S, Juteau M, et al (2011) SSR-based analysis of clonality, spatial genetic structure and introgression from the Lombardy poplar into a natural population of *Populus nigra* L. along the Loire River. *Tree Genet Genomes* 7:1249–1262. <https://doi.org/10.1007/s11295-011-0410-6>
- Clutton-Brock TH (1991) Lifetime data and the measurement of selection. *Evolution* 45:454. (doi:10.2307/2409682)
- Corenblit D, Tabacchi E, Steiger J. (2007) Reciprocal interactions and adjustments between fluvial landforms and vegetation dynamics in river corridors: A review of complementary approaches. *Earth Sci Rev* 84:56–86. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2007.05.004>
- Corenblit D, Steiger J, Gurnell AM. (2009) Plants intertwine fluvial landform dynamics with ecological succession and natural selection: a niche construction perspective for riparian systems. *Glob Ecol Biogeogr* 18:507–520. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00461.x>
- Corenblit D, Steiger J, González E, et al (2014) The biogeomorphological life cycle of poplars during the fluvial biogeomorphological succession: a special focus on *Populus nigra*. *Earth Surf Process Landf* 39:546–563. <https://doi.org/10.1002/esp.3515>

- Corenblit D, Vidal V, Cabanis M, et al (2016a) Seed retention by pioneer trees enhances plant diversity resilience on gravel bars: Observations from the river Allier, France. *Adv Water Resour* 93 :182–192. <https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2016.02.015>
- Corenblit D, Steiger J, Charrier G, et al (2016b). *Populus nigra L.* establishment and fluvial landform construction: biogeomorphic dynamics within a channelized river. *Earth Surf Process Landf* 41 (9) :1276–1292.
- Corenblit D, Garófano-Gómez V, González E, et al (2018) Niche construction within riparian corridors. Part II: The unexplored role of positive intraspecific interactions in Salicaceae species. *Geomorphology* 305 :112–122. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2017.09.016>
- Corenblit D, Steiger J, Mazal L, Till-Bottraud I, (2020) « Relier la biogéomorphologie fluviale à l'écologie évolutive : un focus sur les arbres riverains pionniers », *Géomorphologie : relief, processus, environnement* 1. DOI: <https://doi.org/10.4000/geomorphologie.14127>
- Coulson T, Benton TG, Lundberg P (2006) Estimating individual contributions to population growth: evolutionary fitness in ecological time. *Proc. R. Soc. B* 273, 547–555. (doi:10.1098/rspb.2005.3357)
- Crepy MA, Casal JJ (2015) Photoreceptor-mediated kin recognition in plants. *New Phytol.* 205:329–338. <https://doi.org/10.1111/nph.13040>
- de Villemereuil P, Frichot É, Bazin É, et al (2014) Genome scan methods against more complex models: when and how much should we trust them? *Mol Ecol* 23:2006–2019. <https://doi.org/10.1111/mec.12705>
- Darwin CR (1859) *On the Origin of Species by Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Existence.* John Murray, London.
- Decamps H, Fortune M, Gazelle F, Pautou G, (1988) Historical influence of man on the riparian dynamics of a fluvial landscape. *Landsc Ecol* 1:163-173. DOI: 10.1007/BF00162742
- Dixon MD, Turner MG, (2006) Simulated recruitment of riparian trees and shrubs under natural and regulated flow regimes on the Wisconsin River, USA. *River Res Appl* 22 (10): 1057-1083. DOI: 10.1002/rra.948
- Doty SL, Doshier MR, Singleton GL. (2005) Identification of an endophytic *Rhizobium* in stems of *Populus*. *Symbiosis* 39: 27–36.
- Dudley SA, File AL (2007) Kin recognition in an annual plant. *Biol Lett* 3:435–438. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0232>
- Dudley SA, Murphy GP, File AL (2013) Kin recognition and competition in plants. *Funct Ecol* 27:898–906. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12121>
- Dudley SA (2015) Plant cooperation. *AoB Plants* 7: plv113. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv113>
- Dufour S, Piegay H. (2010) Channel vertical mobility, hydrogeomorphic disturbances and understory vegetation in floodplain forests of the Ain River (France). *Geomorphol. Relief, Process. Environ* 16 (4):371-386. DOI: 10.4000/geomorphologie.8101
- Ehlers BK, Bilde T (2019) Inclusive fitness, asymmetric competition and kin selection in plants. *Oikos*. <https://doi.org/10.1111/oik.06390>
- EUFORGEN (2015) Distribution map of Black poplar (*Populus nigra L.*). www.euforgen.org.

- Ezard TH, Côte S, Pelletier F (2009) Ecoevolutionary dynamics: disentangling phenotypic, environmental and population fluctuations. *Phil Trans R Soc B* 364:1491–1498. (doi:10.1098/rstb.2009.0006)
- Faivre-Rampant P, Zaina G, Jorge V, et al (2016) New resources for genetic studies in *Populus nigra*: genome-wide SNP discovery and development of a 12k Infinium array. *Mol Ecol Resour* 16:1023–1036. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12513>
- Fajardo A, McIntire EJB (2010) Under strong niche overlap conspecifics do not compete but help each other to survive: facilitation at the intraspecific level: Intraspecific facilitation in *Nothofagus pumilio*. *J Ecol* 99: 642–650 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01771.x>
- Fajardo A, Torres-Díaz C, Till-Bottraud I (2016) Disturbance and density-dependent processes (competition and facilitation) influence the fine-scale genetic structure of a tree species' population. *Ann Bot* 117:67–77. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv148>
- Fang ZF, Skvortsov AK (1999) *Salicaceae* In: Flora of China. St Louis, Missouri: Wu Z, -Y. and Raven, PH. 162–274.
- Fang S, Clark RT, Zheng Y, et al (2013) Genotypic recognition and spatial responses by rice roots. *Proc Natl Acad Sci USA* 110:2670–2675. <https://doi.org/10.1073/pnas.1222821110>
- File AL, Murphy GP, Dudley SA (2012) Fitness consequences of plants growing with siblings: reconciling kin selection, niche partitioning and competitive ability. *Proc Royal Soc B* 279:209–218. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1995>
- Fischer DG, Hart S, C, Rehill C, et al (2006) Do high-tannin leaves require more roots? *Oecologia* 149:668–675. (doi:10.1007/s00442-006-0471-7)
- Fisher SG, Heffernan JB, Sponseller RA, Welter JR (2007) Functional ecomorphology: Feedbacks between form and function in fluvial landscape ecosystems. *Geomorphology* 89:84–96. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2006.07.013>
- Francis RA, Petts GE, Gurnell AM (2008) Wood as a driver of past landscape change along river corridors. *Earth Surf Process Landf* 33 :1622–1626. <https://doi.org/10.1002/esp.1626>
- 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, France. 124–133.
- Fudenberg D, Maskin E (1986) The folk theorem in repeated games with discounting or with incomplete information. *Econometrica*. 54(3):533–554. <https://doi.org/10.2307/1911307>
- Gao JQ, Mo Y, Xu XL, et al (2014) Spatiotemporal variations affect uptake of inorganic and organic nitrogen by dominant plant species in an alpine wetland. *Plant Soil*. 381:271–278
- García J, van Veelen M (2018) No strategy can win in the repeated prisoner's dilemma: linking game theory and computer simulations. *Front Robot AI* 5:102. <https://doi.org/10.3389/frobt.2018.00102>
- Garófano-Gómez V, Corenblit D, Moulin B, et al (2016) Black poplar (*Populus nigra* L.) root response to hydrogeomorphological constraints: an experimental approach. Presented at the Eco Summit, Montpellier, France.

- Garofano-Gomez V, Metz M, Egger G, et al (2017) Vegetation succession processes and fluvial dynamics of a mobile temperate riparian ecosystem: the lower Allier River (France). *Geomorphol. Relief, Process. Environ.* 23 (3): 187- 202. DOI:10.4000/geomorphologie.11805
- Gaudeul M, Till-Bottraud I (2008) Genetic structure of the endangered perennial plant *Eryngium alpinum* (Apiaceae) in an alpine valley: genetic structure of *E. alpinum* within a valley. *Biol J Linn Soc Lond* 93:667–677. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.00958.x>
- Goddard EL, Varga S, John EA, Soulsbury CD (2020) Evidence for koot Kin recognition in the clonal plant species *Glechoma hederacea*. *Front Ecol Evol* 8:578141. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.578141>
- González AL, Dézerald O, Marquet PA, et al (2017) The multidimensional stoichiometric niche. *Front Ecol Evol* 5:110. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00110>
- Gozelek MA, Asay AK, Pickles BJ, Simard SW (2015) Inter-plant communication through mycorrhizal networks mediates complex adaptive behaviour in plant communities. *AoB Plants* 7: plv050. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv050>
- Govaert L, Fronhofer EA, Lion S, et al (2018) Eco-evolutionary feedbacks—Theoretical models and perspectives. *Funct Ecol* <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13241>
- Grafen A (1984) Natural selection, kin selection and group selection. In: Krebs JR Davies NB, editors. *Behavioural ecology* 2nd ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 62–84.
- Gryta H, Carriconde F, Charcosset JY, et al (2006) Population dynamics of the ectomycorrhizal fungal species *Tricholoma populinum* and *Tricholoma scalpturatum* associated with black poplar under differing environmental conditions. *Environ Microbiol* 8:773–786. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2005.00957.x>
- Guilloy-Froget H, Muller E, Barsoum N, Hughes FMM (2002) Dispersal, germination, and survival of *Populus nigra* L. (Salicaceae) in changing hydrologic conditions. *Wetlands* 22:478–488. [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2002\)022\[0478: DGASOP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2002)022[0478: DGASOP]2.0.CO;2)
- Gurnell AM, Petts GE, Hannah DM, et al (2001) Riparian vegetation and island formation along the gravel-bed Fiume Tagliamento, Italy. *Earth Surf Process Landf* 26:31–62. [https://doi.org/10.1002/1096-9837\(200101\)26:1<31: AID-ESP155>3.0.CO;2-Y](https://doi.org/10.1002/1096-9837(200101)26:1<31: AID-ESP155>3.0.CO;2-Y)
- Gurnell A, Tockner K, Edwards P, Petts G (2005) Effects of deposited wood on biocomplexity of river corridors. *Front Ecol Environ* 3:377–382.
- Gurnell A (2014) Plants as river systemengineers. *Earth Surf Process Landf* 39 (1):4–25.
- Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behaviour. *J Theor Biol* 7:1–16. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90038-4](https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90038-4)
- Hare JF, Sealy SG, Underwood TJ, et al (2003) Evidence of self-referent phenotype matching revisited: airing out the armpit effect. *Anim Cogn* 6:65–68
- Hardy OJ (2003) Estimation of pairwise relatedness between individuals and characterization of isolation-by-distance processes using dominant genetic markers. *Mol Ecol* 12:1577–1588. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01835.x>
- Hairston NG, Ellner SP, Geber MA (2005). Rapid evolution and the convergence of ecological and evolutionary time. *Ecol Lett* 8:1114–1127. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00812.x>

- Harner MJ, Opitz N, Geluso K, et al (2011) Arbuscular mycorrhizal fungi on developing islands within a dynamic river floodplain: an investigation across successional gradients and soil depth. *Aquat Sci* 73:35–42. <https://doi.org/10.1007/s00027-010-0157-4>
- Harper JL (1977) *Population Biology of Plants*, Academic press. London
- He Y, Xu H, Liu H, et al (2021) Sexual competition and kin recognition co-shape the traits of neighboring dioecious *Diospyros morrisiana* seedlings. *Hortic Res* 8:162. <https://doi.org/10.1038/s41438-021-00598-9>
- Hendry AP (2017) *Eco-evolutionary dynamics*. Princeton, NJ: Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400883080>
- Henn J, Buzzard V, Enquist BJ, et al (2018) Intraspecific trait variation and phenotypic plasticity mediate alpine plant species response to climate change. *Front Plant Sci* 9:1548. doi:10.3389/fpls.2018.01548
- Hertenberger G, Wanek W (2004) Evaluation of methods to measure differential ¹⁵N labelling of soil and root N pools for studies of root exudation. *Rapid Commun Mass Spectrom*. 18:2415–2425. doi: 10.1002/rcm.1615
- Hortobágyi B, Corenblit D, Ding Z, et al (2017a) Above- and belowground responses of *Populus nigra* L. to mechanical stress observed on the Allier River, France. *Géomorphologie: relief, processus, environnement* 23 :219–231. <https://doi.org/10.4000/geomorphologie.11748>
- Hortobágyi B, Corenblit D, Vautier F, et al (2017b) A multi-scale approach of fluvial biogeomorphic dynamics using photogrammetry. *Journal of Environmental Management* 202:348–362. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.08.069>
- Hortobágyi B, Corenblit D, Steiger J, Peiry JL (2018) Niche construction within riparian corridors. Part I: Exploring biogeomorphic feedback windows of three pioneer riparian species (Allier River, France). *Geomorphology* 305:94–111. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2017.08.048>
- Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp Quant Biol* 22:415–427. <https://doi.org/doi:10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- Jourdain C, Belleudy P, Tal M, Malavoi JR (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. *Geomorphol. Relief, Process Environ* 23:203–217. DOI: 10.1007/s13157-018-1121-7
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373. <https://doi.org/10.2307/3545850>
- Karban R, Shiojiri K, Ishizaki S, et al (2013) Kin recognition affects plant communication and defence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280:20123062–20123062. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.3062>
- Karrenberg S, Edwards PJ, Kollmann J (2002) The life history of Salicaceae living in the active zone of floodplains. *Freshw Biol* 47:733–748. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00894.x>
- Kruuk LEB (2004) Estimating genetic parameters in natural populations using the 'animal model'. *Phil Trans R Soc Lond B* 359:873–890. (doi:10.1098/rstb.2003.1437)

- Kruuk LEB, Slate J, Wilson AJ (2008) New answers for old questions: the evolutionary quantitative genetics of wild animal populations. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 39:525–548. (doi:10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173542)
- Lande R (1982) A quantitative genetic theory of life history evolution. *Ecology* 63:607–615. (doi:10.2307/1936778)
- Lande R, Arnold, SJ (1983) The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37:1210–1226. (doi:10.2307/2408842)
- Lepik A, Abakumova M, Zobel K, Semchenko M (2012) Kin recognition is density-dependent and uncommon among temperate grassland plants. *Funct Ecol* 26:1214–1220. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02037.x>
- Li J, Xu X-L, Liu Y-R (2018a) Kin recognition in plants with distinct lifestyles: implications of biomass and nutrient niches. *Plant Growth Regul* 84:333–339. <https://doi.org/10.1007/s10725-017-0343-7>
- Li J, Xu X, Feng R (2018b) Soil fertility and heavy metal pollution (Pb and Cd) alter kin interaction of *Sorghum vulgare*. *Environ Exp Bot* 155:368–377. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.05.009>
- Lobet G, Pagès L, Draye X (2011) A novel image analysis toolbox enabling quantitative analysis of root system architecture. *Plant Physiol* 157 (1): 29–39. <https://doi.org/10.1104/pp.111.179895>
- Loiselle BA, Sork VL, Nason J, Graham C (1995) Spatial genetic structure of a tropical understory shrub, *Psychotria officinalis* (Rubiaceae). *Am J Bot* 82:1420–1425. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1995.tb12679.x>
- Lynch M, Ritland K (1999) Estimation of pairwise relatedness with molecular markers. *Genetics*. 152:1753–1766.
- Mahoney JM, Rood SB (1998) Streamflow requirements for cottonwood seedling recruitment — An integrative model. *Wetlands* 18:634–645. <https://doi.org/10.1007/BF03161678>
- Masclaux F, Hammond RL, Meunier J, et al (2010) Competitive ability not kinship affects growth of *Arabidopsis thaliana* accessions. *New Phytol* 185:322–331. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03057.x>
- Maynard-Smith J (1964) Group selection and kin selection. *Nature* 201:1145–1147
- Maynard-Smith J (1982) *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press, Cambridge. <https://doi.org/doi:10.1017/CBO9780511806292>
- Mazal L, Corenblit D, Barsoum N, et al (2021) Fine-scale spatial genetic structure and intra-specific interactions of *Populus nigra* within a natural river corridor along the lower Allier River (France). *Flora* 275:151763. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151763>
- Madritch M, Lindroth R (2011) Soil microbial communities adapt to genetic variation in leaf litter inputs. *Oikos*. 120:1696–1704. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19195.x
- Madritch MD, Donaldson JR, Lindroth RL (2006) Genetic identity of *Populus tremuloides* litter influences decomposition and nutrient release in a mixed forest stand. *Ecosystems* 9:528–537. (doi:10.1007/s10021-006-0008-2)

- Martinez-Fernandez V, Gonzalez del Tanago M, Maroto J, Garcia de Jalon D (2017) Fluvial corridor changes over time in regulated and non-regulated rivers (Upper Esla River, NW Spain). *River Res Appl* 33 (2):214-223. DOI: 10.1002/rra.3032
- McGraw JB, Caswell H (1996) Estimation of individual fitness from life-history data. *Am Nat* 147:47–64. (doi:10.1086/285839)
- McIntire EJB, Fajardo A (2014) Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity. *New Phytol* 201:403–416. <https://doi.org/10.1111/nph.12478>
- McIntire EJB, Fajardo A (2011) Facilitation within species: a possible origin of group-selected superorganisms. *Am Nat* 178 :88–97. <https://doi.org/10.1086/660286>
- Michel J (2009) Les zones humides : un enjeu national. Bilan de 15 ans de politiques publiques. Evolution 1990-2000 des zones humides d'importance majeure en termes de superficie et d'état de conservation. Ministère de l'Ecologie, de l'Energie, du Développement durable et de la Mer.
- McKane RB, Johnson LC, Shaver GR, et al (2002) Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra. *Nature* 3;415(6867):68-71. doi: 10.1038/415068a. PMID: 11780117.
- Milla R, Forero DM, Escudero A, Iriando JM (2009) Growing with siblings: a common ground for cooperation or for fiercer competition among plants? *Proc Royal Soc B* 276:2531–2540. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0369>
- Mommer L, Kirkegaard J, van Ruijven J (2016) Root-Root Interactions: Towards a rhizosphere framework. *Trends Plant Sci* 21(3):209-217. doi: 10.1016/j.tplants.2016.01.009. Epub 2016 Jan 30. PMID: 26832947.
- Mouliia B, Coutand C, Julien JL (2015) Mechanosensitive control of plant growth: bearing the load, sensing, transducing, and responding. *Front Plant Sci* 6 :1-20.
- Montesinos-Navarro A, Verdú M, Querejeta JI, et al (2016) Soil fungi promote nitrogen transfer among plants involved in long-lasting facilitative interactions. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 18:45–51. doi: 10.1016/j.ppees.2016.01.00
- Montesinos-Navarro A, Verdú M, Querejeta JI, Valiente-Banuet A (2017) Nurse plants transfer more nitrogen to distantly related species. *Ecology* 98(5):1300–1310. doi:10.1002/ecy.1771
- Munoz-Mas R, Garofano-Gomez V, Andres-Domenech I, et al (2017) Exploring the key drivers of riparian woodland successional pathways across three European river reaches. *Ecohydrology* 10 (8): e1888. DOI: 10.1002/eco.1888
- Murphy GP, Van Acker R, Rajcan I, Swanton CJ (2017) Identity recognition in response to different levels of genetic relatedness in commercial soya bean. *R Soc open sci* 4:160879. <https://doi.org/10.1098/rsos.160879>
- Naiman RJ, Johnston CA, Kelly JC (1988) Alteration of North American streams by beaver. *BioScience* 38:753–762.
- Naiman RJ, Décamps H (1997) The ecology of interfaces: riparian zones. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 28:621–658.
- Nathan R, Schurr FM, Spiegel O, et al (2008) Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends Ecol Evol* 23:638–647. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.08.003>

- Nazareno AG, Dick CW, Lohmann LG (2017) Wide but not impermeable: Testing the riverine barrier hypothesis for an Amazonian plant species. *Mol Ecol* 26:3636–3648 (2017).
- Nazareno AG, Dick CW, Lohmann LG (2019) A biogeographic barrier test reveals a strong genetic structure for a canopy-emergent Amazon tree species. *Sci Rep* 9:18602. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-55147-1>
- Odling-Smee FJ, Laland KN, Feldman MW (2003) Niche construction: the neglected process in evolution. Princeton University Press, Princeton
- Pautou G, Decamps H, Amoros C, Bravard JP (1985) Successions végétales dans les couloirs fluviaux. L'exemple de la plaine alluviale du Haut-Rhône français. *Bulletin d'Ecologie* 16 (3) :203-212.
- Palmer AG, Ali M, Yang S, et al (2016) Kin recognition is a nutrient-dependent inducible phenomenon. *Plant Signal Behav* 11: e1224045. <https://doi.org/10.1080/15592324.2016.1224045>
- Pelletier F, Garant D, Hendry AP (2009) Eco-evolutionary dynamics. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 364:1483–1489. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0027>
- Penn DJ, Frommen JG (2010) Kin recognition: an overview of conceptual issues, mechanisms and evolutionary theory. In: Kappeler P (ed) *Animal Behaviour: Evolution and Mechanisms*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp 55–85
- Pezzola E, Pandolfi C, Mancuso S (2020) Resource availability affects kin selection in two cultivars of *Pisum sativum*. *Plant Growth Regul* 90:321–329. <https://doi.org/10.1007/s10725-019-00562-7>
- Phillips JD (2016) Landforms as extended composite phenotypes: Landforms as Extended Composite Phenotypes. *Earth Surf Process Landf* 41:16–26. <https://doi.org/10.1002/esp.3764>
- Pickles BJ, Wilhelm R, Asay AK, et al (2017) Transfer of ^{13}C between paired Douglas-fir seedlings reveals plant kinship effects and uptake of exudates by ectomycorrhizas. *New Phytol* 214:400–411. <https://doi.org/10.1111/nph.14325>
- Pierik R, Mommer L, Voesenek, LACJ (2013) Molecular mechanisms of plant competition: neighbour detection and response strategies. *Funct Ecol* 27:841-853.
- Pimentel D (1961) Animal population regulation by the genetic Feed-Back mechanism. *Am Nat* 95:65–79. <https://doi.org/10.1086/282160>
- Plett JM, Daguerre Y, Wittulsky S, et al (2014) Effector MiSSP7 of the mutualistic fungus *Laccaria bicolor* stabilizes the *Populus* JAZ6 protein and represses jasmonic acid (JA) responsive genes. *Proc Natl Acad Sci USA* 111:8299–8304. <https://doi.org/10.1073/pnas.1322671111>
- Post DM, Palkovacs EP (2009) Eco-evolutionary feedbacks in community and ecosystem ecology: interactions between the ecological theatre and the evolutionary play. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 364:1629–1640. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0012>
- Proença B, Nez T, Poli A, et al (2019) Intraspecific facilitation explains the spread of the invasive engineer *Spartina anglica* in Atlantic salt marshes. *J Veg Sci* 30:212–223. <https://doi.org/10.1111/jvs.12720>
- Qi M, Sun T, Xue S, et al (2018) Competitive ability, stress tolerance and plant interactions along stress gradients. *Ecology* 99 :848–857. <https://doi.org/10.1002/ecy.2147>

- Rameau J-C, Mansion D, Dumé G. 1989. Flore forestière française : guide écologique illustré. Paris : Institut pour le développement forestier : ministère de l'Agriculture et de la forêt, Direction de l'espace rural et de la forêt : Ecole nationale du génie rural, des eaux et des forêts.
- Reinke BA, Miller DAW, Janzen FJ (2019) What have long-term field studies taught us about population dynamics? *Annu Rev Ecol Evol Syst* 50:261–278. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110218-024717>
- Ritland K (1996) Estimators for pairwise relatedness and individual inbreeding coefficients. *Genet Res* 67:175–185.
- Ronce O (2007) How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 38:231–253. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095611>
- Rousset (2000) Genetic differentiation between individuals. *J Evol Biol* 13:58–62. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2000.00137.x>
- Rousset F, Roze D (2007) Constraints on the origin and maintenance of genetic kin recognition. *Evolution* 61 :2320–2330. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00191.x>
- Ruffinoni C, Tremolières M, Sanchez-Pérez JM (2003) Végétation alluviale et flux de nutriments : des liens interactifs. 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, France. 134–154
- Russell CA, Fillery IRP (1996) In situ ¹⁵N labelling of lupin below-ground biomass. *Aust J Agric Res* 47:1035–1046
- Schneider CA, Rasband WS, Eliceiri KW (2012) NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat Methods* 9(7):671–675. doi:10.1038/nmeth.2089
- Schweitzer JA, Madritch M, Bailey J, et al (2008). From genes to ecosystems: the genetic basis of condensed tannins and their role in nutrient regulation in a *Populus* model system. *Ecosystems* 11:1005–1020. doi: 10.1007/s10021-008-9173-9
- Segovia NI, Vásquez JA, Faugeron S, Haye PA (2015) On the advantage of sharing a holdfast: effects of density and occurrence of kin aggregation in the kelp *Lessonia berteroana*. *Mar Ecol* 36:1107–1117. <https://doi.org/10.1111/maec.12206>
- Semchenko M, Saar S, Lepik A (2014) Plant root exudates mediate neighbour recognition and trigger complex behavioural changes. *New Phytol* 204:631–637. <https://doi.org/10.1111/nph.12930>
- Semchenko M, Saar S, Lepik A (2017) Intraspecific genetic diversity modulates plant-soil feedback and nutrient cycling. *New Phytol* 216:90–98. <https://doi.org/10.1111/nph.14653>
- Siefert A, Violle C, Chalmandrier L, et al (2015) A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecol Lett* 18:1406–1419. <https://doi.org/10.1111/ele.12508>
- Silvertown J (2004) Plant coexistence and the niche. *Trends Ecol Evol* 19:605–611. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.003>
- Simonsen AK, Chow T, Stinchcombe JR (2014) Reduced plant competition among kin can be explained by Jensen's inequality. *Ecol Evol* 4:4454–4466. <https://doi.org/10.1002/ece3.1312>

- Smith SE, Read DJ (2008) Mycorrhizal Symbiosis (Academic Press, ed. 3, 2008).
- Smith AL, Atwater DZ, Callaway RM (2019) Early sibling conflict may ultimately benefit the family. *Am Nat* 194:482–487. <https://doi.org/10.1086/704773>
- Smulders MJM, Cottrell JE, Lefèvre F, et al (2008) Structure of the genetic diversity in black poplar (*Populus nigra* L.) populations across European river systems: Consequences for conservation and restoration. *For Ecol Manag* 255:1388–1399. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.10.063>
- Smulders MJM, Van Der Schoot J, Arens P, Vosman B (2002) Trinucleotide repeat microsatellite markers for black poplar (*Populus nigra* L.): primer note. *Mol Ecol Notes* 1:188–190. <https://doi.org/10.1046/j.1471-8278.2001.00071.x>
- Stanton BJ, Villar M (1996) Controlled reproduction of *Populus*. In *Biology of Populus and its Implications for Management and Conservation*, Stettler RF, Bradshaw HD, Heilman PE, Hinckley TM (eds). NRC Research Press: Ottawa, Ontario, Canada;113–138.
- Stella JC, Battles JJ, Orr BK, McBride JR (2006) Synchrony of seed dispersal, hydrology and local climate in a semi-arid river reach in California. *Ecosystems* 9:1200–1214. <https://doi.org/10.1007/s10021-005-0138-y>
- Streiff R, Labbe T, Bacilieri R, et al (1998) Within-population genetic structure in *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. assessed with isozymes and microsatellites. *Mol Ecol* 7:317–328.
- Subrahmaniam HJ, Libourel C, Journet E-P, et al (2018) The genetics underlying natural variation of plant-plant interactions, a beloved but forgotten member of the family of biotic interactions. *Plant J* 93:747–770. <https://doi.org/10.1111/tpj.13799>
- Subrahmaniam HJ, Roby D, Roux F (2021) Toward unifying evolutionary ecology and genomics to understand positive plant-plant interactions within wild species. *Front Plant Sci* 12:683373. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.683373>
- Takigahira H, Yamawo A (2019) Competitive responses based on kin-discrimination underlie variations in leaf functional traits in Japanese beech (*Fagus crenata*) seedlings. *Evol Ecol* 33:521–531. <https://doi.org/10.1007/s10682-019-09990-3>
- Tarroux E, DesRochers A (2011) Effect of natural root grafting on growth response of jack pine (*Pinus banksiana*; Pinaceae). *Am J Bot* 98:967–974. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000261>
- 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 Genet Genomes* 10:667–677. <https://doi.org/10.1007/s11295-014-0712-6>
- Tedersoo L, Bahram M (2019) Mycorrhizal types differ in ecophysiology and alter plant nutrition and soil processes. *Biol Rev* 94:1857–1880.
- Tedersoo L, Bahram M, Zobel M (2020) How mycorrhizal associations drive plant population and community biology. *Science* 367: eaba1223. <https://doi.org/10.1126/science.aba1223>
- Till-Bottraud I, de Villemereuil P (2016) Kin recognition or phenotype matching? *New Phytol* 209:13–14. <https://doi.org/10.1111/nph.13554>
- Till-Bottraud I, Fajardo A, Rioux D (2012) Multi-stemmed trees of *Nothofagus pumilio* second-growth forest in Patagonia are formed by highly related individuals. *Ann Bot* 110:905–913. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs146>

- Tomuolo S, Thomas C, Jespersen MK, et al (2019) Intraspecific interactions in the annual legume *Medicago minima* are shaped by both genetic variation for competitive ability and reduced competition among kin. *Basic Appl Ecol* 53: 49-61. <https://doi.org/10.1016/j.baee.2021.03.003>.
- Torices R, Gómez JM, Pannell JR (2018) Kin discrimination allows plants to modify investment towards pollinator attraction. *Nat Commun* 9. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04378-3>
- Van Dyken JD, Linksvayer TA, Wade MJ (2011) Kin selection–mutation balance: a model for the origin, maintenance, and consequences of social cheating. *Am Nat* 177:288–300. <https://doi.org/10.1086/658365>
- Vautier F, Corenblit D, Hortobágyi B, et al (2016) Monitoring and reconstructing past biogeomorphic succession within fluvial corridors using stereophotogrammetry: Stereophotogrammetry: Monitoring Past Fluvial Biogeomorphic Succession. *Earth Surf Process Landf* 41:1448–1463. <https://doi.org/10.1002/esp.3962>
- Vekemans X, Hardy OJ (2004) New insights from fine-scale spatial genetic structure analyses in plant populations. *Mol Ecol* 13 :921–935. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2004.02076.x>
- Vicherová E, Glinwood R, Hájek T, et al (2020). Bryophytes can recognize their neighbours through volatile organic compounds. *Sci Rep* 10 :7405
- Villar M, Forestier O (2009) Le Peuplier noir en France : pourquoi conserver ses ressources génétiques et comment les valoriser ? *Revue Forestière Française LXI-5* :457–466.
- Villar M (2011) Conservation des ressources génétiques du peuplier noir dans son habitat : bases biologiques, génétiques et écologiques.
- Waldman B (1988) The Ecology of Kin Recognition. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 19(1):543-571
- Wang J (2002) An estimator for pairwise relatedness using molecular markers. *Genetics* 160: 1203–1215.
- Wang J (2004) Estimating pairwise relatedness from dominant genetic markers. *Mol Ecol* 13:3169–3178.
- Wang J, Santure AW (2009) Parental and sibship inference from multilocus genotype data under polygamy. *Genetics* 181:1579–1594.
- Weiner J, Campbell LG, Pino J, Echarte L (2009) The allometry of reproduction within plant populations. *Jl Ecol* 97:1220–1233. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01559.x>
- Weiner J, Thomas SC (1986) Size variability and competition in plant monocultures. *Oikos* 47:211. <https://doi.org/10.2307/3566048>
- West SA, Cooper GA, Ghoul MB, Griffin AS (2021) Ten recent insights for our understanding of cooperation. *Nat Ecol Evol* 5:419–430. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01384-x>
- West SA, Griffin AS, Gardner A (2007) Social semantics: altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *J Evolution Biol* 20:415–432. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01258.x>

- Westerband AC, Funk JL, Barton KE (2021) Intraspecific trait variation in plants: a renewed focus on its role in ecological processes. *Ann Bot* 127 (4):397–410. <https://doi.org/10.1093/aob/mcab011>
- Wiehle M, Eusemann P, Thevs N, Schnittler M (2009) Root suckering patterns in *Populus euphratica* (Euphrates poplar, Salicaceae). *Trees* 23:991–1001. <https://doi.org/10.1007/s00468-009-0341-0>
- Wright S (1943) Isolation by distance. *Genetics* 28:114–138.
- Whiteside MD, Werner GDA, Caldas VEA, et al (2019) Mycorrhizal fungi respond to resource inequality by moving phosphorus from rich to poor patches across networks. *Curr Biol* 29:2043–2050.e8. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.04.061>
- Whitham TG, Bailey JK, Schweitzer JA, et al (2006) A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nat Rev Genet* 7:510–523. (doi:10.1038/nrg1877)
- Wichern F, Mayer J, Joergensen R, Müller T (2010) Evaluation of the wick method for in situ ¹³C and ¹⁵N labelling of annual plants using sugar-urea mixtures. *Plant Soil* 329:105–115. doi: 10.1007/s11104-009-0138-3
- Xu XL, Ouyang H, Cao GM, et al (2011) Dominant plant species shift their nitrogen uptake patterns in response to nutrient enrichment caused by a fungal fairy in an alpine meadow. *Plant Soil* 341:495–504
- Yamawo A, Sato M, Mukai H (2017) Experimental evidence for benefit of self discrimination in roots of a clonal plant. *AoB PLANTS* 9. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plx049>
- Yang X-F, Li L-L, Xu Y, Kong C-H (2018) Kin recognition in rice (*Oryza sativa*) lines. *New Phytol* 220:567–578. <https://doi.org/10.1111/nph.15296>
- Yoda K (1963) Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *J Biol* 107–129
- Young JPW (1981) Sib competition can favour sex in two ways. *J Theor Biol* 88:755–756. [https://doi.org/doi:10.1016/0022-5193\(81\)90249-6](https://doi.org/doi:10.1016/0022-5193(81)90249-6)
- Younginger BS, Sirová D, Cruzan MB, Ballhorn DJ (2017) Is biomass a reliable estimate of plant fitness? *Appl Plant Sci* 5:1600094. <https://doi.org/10.3732/apps.1600094>
- Zhang L, Liu Q, Tian Y, et al (2016) Kin selection or resource partitioning for growing with siblings: implications from measurements of nitrogen uptake. *Plant Soil* 398:79–86. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2641-z>
- Zhang Z, Zhou F, Pan X, et al (2019) Evolution of increased intraspecific competitive ability following introduction: The importance of relatedness among genotypes. *J Ecol* 107:387–395. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13016>
- Zhou H-P, Chen J (2010) Spatial genetic structure in an understorey dioecious fig species: the roles of seed rain, seed and pollen-mediated gene flow, and local selection: SGS in understorey dioecious figs. *J Ecol* 98:1168–1177. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01683.x>
- Zhu L, Zhang DY (2013). Donald's ideotype and growth redundancy: a pot experimental test using an old and a modern spring wheat cultivar. *PLoS One* 8: e70006. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070006>
- Zsuffa L (1974) The genetics of *Populus nigra* L. *Ann For* 6:29–49.

Annexes

Annexe 1 : Article d'opinion en réponse à la revue de Anten & Chen (2021) soumise à *Plant Cell and Environment* (octobre 2021).

Kin recognition and kin selection in plants: a broader story

Lucas Mazal¹, Boris Fumanal², Alex Fajardo³, Dov Corenblit¹, Irène Till-Bottraud¹

¹*Université Clermont Auvergne, CNRS, GEOLAB, F-63000 Clermont-Ferrand, France.*

²*Université Clermont Auvergne, INRAE, UMR 547 PIAF, F-63000 Clermont-Ferrand, France.*

³*Instituto de Investigación Interdisciplinario (I³), Universidad de Talca, Campus Lircay, Talca 3460000, Chile*

Corresponding author Lucas Mazal, lucas.mazal@etu.uca.fr

ORCID-ID: 0000-0002-1991-5986

Funding: The first author was funded for his PhD by the French Ministry of National Education, Higher Education and Research. This research was supported by the French government IDEX-ISITE initiative 16-IDEX-0001 (CAP 20-25).

Conflicts of interest/Competing interests: The authors declares that they have no conflict of interest.

Authors' contributions: All authors contributed to the writing of the paper and all authors read and approved the final manuscript.

Keywords: kin recognition, intraspecific variation, cooperative behaviour, plant-plant interactions, kin selection.

Abstract

Anten & Chen (2021) conducted an extensive review regarding kin recognition and selection and delivered a comprehensive and critical overview of the conceptual bases and recent results on the topic. However, from our point of view, some key aspects are missing. We believe that intraspecific variability is of utmost importance. The stress gradient hypothesis, predict that

interactions depend on the ecological settings in which they take place and can change in relation to the level of stress. We also discuss the case of long-lived species in which interactions between individuals are durable and where environmental conditions can change across life stages. We also believe it is time to move on to providing evidence of kin selection in plants. To do so, it will be necessary to measure accurately the costs and benefits of the interaction as well as the effective relatedness of the interacting individuals. Additionally, we propose that the study of spatial genetic structure could be a useful tool to identify candidate settings for the study of kin recognition/selection in plants. Lastly, we address some methodological challenges that need to be overcome.

Introduction

Kin recognition is the ability to identify the shared ancestry (and thus genetic relatedness) with another individual. The last ten years proved to be a prolific period in the study and understanding of kin recognition in plants (see review by Anten & Chen 2021). In fact, being able to identify related individuals through kin recognition mechanisms could be advantageous to avoid competition with relatives. Research efforts have focused on the occurrence of kin recognition in plants because it is supposed to be a necessary condition for kin selection to occur (Axelrod, Hammond & Grafen 2004; Dudley, Murphy & File 2013). Kin selection theory (Hamilton 1964) states that an altruistic trait can be favoured by natural selection if the indirect benefits accrued by the recipient (through a gain in indirect fitness) outweigh the costs of the altruistic behaviour if the altruist and the recipient are related: this is summarized by Hamilton's rule as $rB > C$, where B and C are, respectively, the benefit to the recipient and the cost to the altruist, and r is the relatedness between the two individuals. If individuals are sufficiently closely related, altruism can favour reproduction of the set of genes they share despite losses in direct fitness by the altruist individual (Axelrod & Hamilton 1981). Because kin selection is based on the genetic relatedness between individuals, it most likely evolves in kin-structured populations, which is often the case in plants, as they are sessile organisms that do not disperse far from their parents (Ehlers & Bilde 2019). However, kin selection can also be found in unstructured populations, where seeds disperse far from their parents, provided that there is a sufficiently discriminatory kin recognition mechanism (Axelrod *et al.* 2004).

In their inspiring review recently published in PCE, Anten & Chen (2021) provided a critical and detailed overview of the conceptual bases and recent results on kin recognition and kin selection in plants. As stated by the authors, most of the studies have thus far explored plant-plant interactions at the root level. A frequently observed result is that plants growing with

related individuals show a reduction in competitive traits (e.g., belowground biomass, production of lateral roots) and lower biomass than plants growing with strangers (i.e., seeds from different mothers). These results are interpreted by the authors as a reduction in competition towards relatives, possibly leading to positive interactions (File, Murphy & Dudley 2012). If the indirect benefits accrued by the recipient through a gain in fitness of relatives outweigh the individual costs of the altruistic behaviour (according to Hamilton's rule, see above), then kin selection can be favoured. In addition, Anten & Chen (2021) discuss the possible mechanisms of belowground kin recognition. The role played by root exudates seems obvious, and mycorrhizal networks are strongly suspected to play a major role as well. Although there are some methodological concerns that are discussed by Anten & Chen (2021), the authors conclude that there is sufficient evidence to support kin recognition in plants. Anten & Chen (2021) have provided the best update thus far regarding kin recognition and kin selection. Nevertheless, we think that some aspects that are of great complementary importance to broaden the kin recognition and selection framework were not considered in their review. Based on Anten & Chen's review, we propose to add the following aspects that need to be considered in the experimental setup of studies designed to test the existence of kin recognition and kin selection. These aspects are related to i) intraspecific variability and context dependency, ii) plant longevity, iii) kin selection metrics, iv) spatial patterns of plant interactions, and v) some methodological challenges. Along with these missing points, we make recommendations on how to optimize the design of experiments to detect kin recognition and assess kin selection. These aspects need to be considered to strengthen the overall conclusions regarding kin selection in plants. Below, we expand on these five aspects, which we consider essential to build a testable framework about kin recognition and kin selection.

Kin recognition and intraspecific variability

Several published studies have concluded that kin recognition is either present or absent in a given species (see review by Anten & Chen 2021). However, do we expect species to be entirely homogeneous with regard to kin recognition or even kin selection? Most likely not in our opinion. Intraspecific variability is the rule for a wide range of traits (Siefert *et al.* 2015), so it potentially also applies to the ability of a plant to assess its relatedness with its neighbours. Kin recognition within a population may depend on the genotypes or kin groups considered. However, the importance of intraspecific variability for kin recognition has been poorly addressed thus far, although it represents a critical issue. Anten & Chen (2021) discussed this

point with crops as an example and proposed that studies need ample replication at the genotypic level to capture sufficient (within-species) variation in kin discrimination. Crop species exhibit lower genetic diversity than natural species and interact mostly with kin (Anten & Chen 2021). We believe this fundamental aspect goes beyond crop species. Increasing replication at the genotypic level thus should be even more important for non-crop species growing in a natural context. Moreover, our understanding of the genetic and molecular basis underlying the natural variation of plant-plant interactions remains limited and needs to be considered in further research (Subrahmaniam *et al.* 2018).

Current theoretical models of kin recognition predict a wide range of intraspecific variation in kin recognition mechanisms between and within populations as well as dynamic change over time according to the level of stress that plants experience under natural conditions (Penn & Frommen 2010). This is a particularly important point to consider because most studies have used only a few (usually two to four) different kin groups and thus captured only a small part of the existing variability in the species. However, some studies made an effort to increase the number of kin groups used to capture a wider range of intraspecific variability (Semchenko, Saar & Lepik 2017; Takigahira & Yamawo 2019). To overcome this important issue that can lead to erroneous conclusions at the species level, we advocate the use of as many genotypes as possible originating from several populations to capture a wider range of intraspecific diversity.

The context-dependency on kin interactions

Because plants are sessile organisms, they cannot move to avoid their neighbours or stress. This can cause strong selection in plants to respond to specific environmental conditions that differ among populations. As a consequence, should we expect the same types of interactions between individuals living under different conditions, and why would some kin groups express kin recognition and others not? The stress gradient hypothesis (SGH, Bertness & Callaway 1994) predicts that varying stress levels will change the importance of the type of interaction between individuals from positive (i.e., facilitation) in stressful environments to negative (i.e., competition) in favourable environments (see also Bruno, Stachowicz & Bertness 2003). Facilitation is defined as ‘an interaction in which the presence of one species alters the environment in a way that enhances the growth, survival and reproduction of a second species’ (Bronstein 2009, p.1160), a definition that is also valid when considering different genotypes

of the same species (McIntire & Fajardo 2011). Interactions show ‘conditionality’ when costs and benefits, and thus outcomes, are affected in predictable ways by ecological conditions (Bronstein 1994). Plant interactions thus depend on the ecological settings in which they take place, and in particular, plants adjust them to the level of stress (Bilas, Bretman & Bennett 2021). Following SGH predictions, harsh environmental conditions should lead to stronger positive interactions (i.e., cooperation) if related individuals are present. We can thus expect contrasting responses for individuals living in stressful versus benign environments, with the response being derived from either phenotypic plasticity or genetic variability.

Few studies have coupled the study of kin recognition with that of environmental stress. In these studies, kin recognition responses were triggered by nutrient availability in *Glycine max*, *Caesalpinia pulcherrima*, *Populus tomentosa* (Li, Xu & Liu 2018), and *Pisum sativum* (Pezzola, Pandolfi & Mancuso 2020) and by heavy metal concentrations in *Sorghum vulgare* (Li, Xu & Feng, 2018). However, in *Glechoma hederacea* (Goddard, Varga, John & Soulsbury 2020), water availability was not responsible for kin recognition responses. Changes in the type of intraspecific interaction were also interpreted based on the evolution of increased competitive ability hypothesis, which predicts that invasive plants evolve to be more competitive following introduction because of the loss of their natural enemies (Blossey & Notzold 1995). However, changes in the types of interactions in invasive species can also be positive. Recently, Zhang *et al.* (2019) showed that in the invasive plant *Alternanthera philoxeroides*, interactions among related individuals shifted from competition in its native environment to facilitation in its new environment following its introduction. All these studies have highlighted the fact that kin recognition can be dependent on the type of stress and its level. Thus, by modulating the type of stress and its intensity in these experiments, it is possible to reveal kin recognition that is only expressed in a given kin group under certain ecological conditions. We urge researchers to include in their experimental designs different types of stresses that plants are likely to face in their natural environment or due to climate change to ensure that cases of kin recognition are not missed. Moreover, as mentioned previously, different genotypes can show different responses to stress. This phenomenon can also have an impact on the diversity of these responses in terms of interactions between individuals that can be observed in kin studies. Thus, it is once again essential to make every effort to increase the number of kin groups used in experiments with set types and levels of stress.

The dispersal capacities of individuals can also have an impact on the occurrence of kin recognition. On the one hand, species with limited seed dispersal often exhibit structured

populations (Ronce 2007) where related individuals grow close to each other. Because kin recognition mechanisms are costly (Rousset & Roze 2007), kin recognition mechanisms would not be selected in such species because an individual will have a very high chance of interacting with relatives. On the other hand, for species with good dispersal capabilities, some seeds disperse over long distances, but a significant proportion of seeds disperse over short distances or their dispersal is stopped by physical barriers (Nathan *et al.* 2008; Till-Bottraud, Fajardo & Rioux 2012; Fajardo, Torres-Díaz & Till-Bottraud 2016). In these cases, seeds could end up in the vicinity of related individuals or nonrelated individuals. Thus, under these variable and random dispersal conditions, it becomes advantageous to have the ability to discriminate between neighbours through a kin recognition mechanism to adjust the type of interaction.

Interactions in long-lived species

For practical reasons, most of the studies on kin recognition thus far have focused on annual or short-lived plants (Subrahmaniam, Roby & Roux 2021). Very few studies have investigated these interactions in long-lived species such as perennial herbs, shrubs and trees (but see Till-Bottraud *et al.* 2012; Pickles *et al.* 2017). Even when long-lived species were studied, they have mostly been observed over a short period of their lives (i.e., seedling stage; Takigahira & Yamawo 2019; He *et al.* 2021). The major obvious difference is that long-lived species interact with their neighbours through decades in a fluctuating or changing environment. Thus, in the case of long-lived species, should we consider the interaction between two long-lived individuals as just one interaction or as repeated interactions? The principles of evolutionary game theory (Maynard-Smith 1982) provide a theoretical framework for understanding the evolution of biological interactions and the outcomes of interactions in the case of long-lived species. If the interaction occurs only once between two given individuals, the evolutionarily stable strategy is to compete (Maynard-Smith 1982). In the case of repeated interactions, the “Tit-For-Tat” strategy (Axelrod & Hamilton 1981) allows cooperation to emerge as an evolutionarily stable strategy if individuals are uncertain about when the interaction ends and the probability of repeated interactions between the same individuals is large enough. In the ‘Tit-For-Tat’ strategy, the first individual begins the game by cooperating. In subsequent iterations of the game, this individual uses the strategy of the second individual from the previous round. That is, if the second individual cooperated in the first round, then the first individual will cooperate again. Conversely, the first individual will compete in round two if the second individual competed in the first round. Thus, cooperation can evolve through

strategies based on simple reciprocity. Because the interaction is repeated many times, the advantage of exploiting the other in the first round is more than offset by the disadvantage of receiving the payoff of mutual defection instead of the payoff of mutual cooperation in subsequent rounds (García & van Veelen 2018). As plants are sessile, in the case of repeated interactions, interacting individuals are stuck together and cannot evade potential retaliation from their neighbours. This point is important because depending on whether we consider multiple short interactions or one long-standing interaction, the outcomes could be different. Furthermore, this framework highlights the fact that for long-lived species that interact throughout their lives, the type of interaction may depend on the life stage.

For long-lived species, kin recognition and kin selection might be advantageous at a given developmental stage but not at others. For example, at early stages when seedling mortality is important, positive interactions between related individuals can ensure better survival of related genotypes in stressful conditions (i.e., due to indirect fitness gains). While not a long-lived species, *Aegilops triuncialis* is an interesting case because kin recognition was proposed between two different life stages (Smith, Atwater & Callaway 2019). Smith *et al.* (2019) proposed that maternal tissues (which envelop seeds) can induce dormancy in smaller seeds and thus favour the development of larger seeds in which the mother invests more. This induced dormancy would increase the inclusive fitness of mother plants by minimising competition between related seeds (Smith, Atwater & Callaway 2019). Furthermore, Smith *et al.* (2019) propose that small seeds that are prevented from germinating, could constitute a seed bank that would compensate the mortality of large seeds that have germinated, further increasing the inclusive selective fitness of both the mother plant and related individuals that have germinated. Thus, this case is similar to what can be encountered in tree species for which a seed bank is formed in the soil and where seed competition occurs.

Interactions between individuals can also change following environmental shifts or plant feedback on the environment. This brings us back to the stress gradient hypothesis, which predicts that interactions will change in relation to stress levels. Some species strongly affect their physical environment by improving their living conditions (i.e., ecosystem engineering effect *sensu* Jones, Lawton & Shachak 1994). In these cases, ecosystem engineer species can modulate the level of stress and improve resource availability through their effects on the local environment (McIntire & Fajardo 2014). For example, Black poplar (*Populus nigra*) is known to enhance its local conditions by trapping fine sediments and thus increasing nutrient availability and decreasing drought stress in its natural river reach habitat (Corenblit *et*

al. 2014; Hortobágyi, Corenblit, Steiger & Peiry 2018). *P. nigra* individuals also mechanically protect themselves from destruction mostly at their early stage of development when they are young and agglomerated in dense patches (i.e., facilitation) (Corenblit et al. 2018). As a consequence, the modification of the environment by individuals can prevent, delay, or accelerate changes in the types of interactions (Corenblit et al. 2018). In the case of *P. nigra*, possible changes in the types of interactions throughout different life stages have been suggested to improve the chances of colonization on alluvial banks (Mazal et al. 2021). This particular point is essential to consider when conducting field studies where the local conditions can be improved by engineering plants because the outcomes of the interactions between individuals and the chance of detecting kin recognition strongly depend on the life stage considered.

From kin recognition to kin selection

As stated by Anten & Chen (2021) and Bilas et al. (2021), we agree that kin recognition in plants is now being accepted as a process that occurs in nature. Beyond the exploration of its mechanisms (as suggested by Bilas et al. 2021) and their genetic bases, we believe it is now time to move on to the next step and study kin selection *per se*. To do so, future studies will need to focus on measuring the fitness of individuals.

Kin recognition studies mostly estimate the biomass of individuals growing with related individuals or with strangers. Although biomass is supposed to be a good proxy to estimate individual fitness in annual plants (Younginger, Sirová, Cruzan & Ballhorn 2017), this is not always the case, especially in long-lived species such as trees, where biomass provides little information on how individuals will reproduce. Moreover, biomass measurements do not sufficiently reflect the fitness of individuals because they may reflect many confounding factors, making their interpretation difficult (i.e., see methodological issues discussed below). To our knowledge, only one study measured the fitness of individuals in terms of reproductive traits and showed that *Moricandia moricandioides* (Brassicaceae) individuals growing with kin produced larger floral displays than those growing with strangers (Torices, Gómez & Pannell 2018). Individuals compensate for the decrease in direct fitness caused by the production of large flowers with a gain in indirect fitness by attracting more pollinators who will visit their related neighbours (Torices et al. 2018). In this case, related neighbours benefit from the arrival of pollinators and eventually from their pollen being exported. This is direct evidence of an

increase in the indirect fitness of individuals. The production of a larger floral display is costly but attracts more pollinators that will also benefit the related neighbours.

We advocate for the measurement of the fitness of individuals as accurately as possible, including the survival probabilities of individuals and their reproductive traits, such as the number of flowers and seeds produced, as well as traits linked with pollinator attraction (Torices *et al.* 2018). Following the approach proposed by Ehlers & Bilde (2019), we emphasize here the general utility of Hamilton's rule, $rB > C$, and the measurement of the cost (C) and benefit (B) components of fitness on all plants that take part in the interaction, as well as their true (realized) relatedness (r), which can now be easily estimated using next-generation sequencing techniques (de Villemereuil 2016). Note that if $r = 0$, no indirect fitness can be obtained. Conversely, if $r = 1$, Hamilton's rule is no longer needed to explain the outcome of the interactions because each interactant is actually a clone of the same individual. This particular case is often found in studies where clones (Yamawo, Sato & Mukai 2017) or self-pollinating species (i.e., same accession or variety) are used as kin groups (Simonsen, Chow & Stinchcombe 2014; Yang *et al.* 2018; Pezzola *et al.* 2020). In a literature survey (Subrahmaniam, Roby & Roux 2021) showed that 44% and 10% of the studies that investigated growth between related and unrelated individuals were conducted in species with a self-pollinating or clonal reproductive system respectively. These cases should then be interpreted in the same way as studies on self-recognition (Bilas *et al.* 2021) and are therefore not relevant for studying kin selection.

As stated by Hamilton's rule, the level of relatedness between individuals is critical to predict the outcome of the interactions between individuals. Few studies thus far have used different levels of relatedness between individuals. Fang *et al.* (2013) showed that the rice root systems of individuals from the same variety remained completely separate, while the roots of different varieties touched each other. Another study on rice showed that plants altered their root behaviour and biomass allocation in response to a gradient of relatedness (Yang, Li, Xu & Kong 2018). The authors argue that a relatedness gradient is an important factor that can potentially trigger responses when plants interact with neighbouring individuals. These two studies on rice used cultivars (individuals from the same cultivar were more related than individuals from another cultivar) but did not measure the relatedness between individuals. Hamilton's rule predicts that the potential benefits of interaction should decrease or display a threshold (Till-Bottraud & de Villemereuil 2016) beyond which it is no longer advantageous to cooperate ($C > rB$ in Hamilton's rule). However, this gradient of relatedness between

individuals is rarely addressed in studies (Subrahmaniam *et al.* 2021), but see Yang *et al.* (2018). Thus, kin recognition may have been missed in some studies. We advocate the use of a gradient of relatedness between individuals in future studies to identify situations in which cooperation becomes advantageous.

Spatial patterns of plant interactions: the underestimated spatial genetic structure approach

One potentially valuable tool to search for positive interactions in natural populations is the spatial genetic structure (SGS). The SGS, defined as the non-random spatial distribution of genotypes, characterizes the relationship of relatedness estimates between pairs of individuals and their physical proximity (Loiselle, Sork, Nason & Graham 1995; Hardy 2003). The genetic composition of a population has an influence on the type of biotic interaction that can occur among immediate neighbours (Fajardo *et al.* 2016). Although Anten & Chen's (2021) review mentions the genetic structure of populations as a possible consequence of kin selection, they do not mention it as an indication of positive interactions between related individuals. We believe that using a spatial approach can offer complementary insights, particularly for *in situ* studies. When a significant SGS is detected, related individuals are found close to each other, and thus, the possibility of kin interactions increases. This makes SGS a valuable tool for *in situ* studies to first detect the presence of related individuals and then to consider potential positive interactions in the context of kin recognition and selection. However, the fact that individuals are "close to each other" does not mean that they will necessarily interact. Plant–plant interactions are inherently local in nature. They mostly occur among immediate neighbours, in which case an individual's direct effect on another (negative or positive) will have a delimited influence in space, i.e., the 'zone of interaction' (ZOI, *sensu* Fajardo *et al.* 2016). The zone of interaction will grow as individuals grow because individuals will occupy a larger area with their aerial and belowground organs; thus, over their lifetime, individuals will interact with other individuals located further away as their ZOI expands. Biotic interactions can significantly influence the SGS within the zone of interaction of individuals through the survival of related individuals in local patches but will also be influenced by the local SGS (i.e., the presence of related individuals within the ZOI). However, very few studies have linked the SGS and the ZOI when interactions between related individuals take place (Till-Bottraud *et al.* 2012; Segovia, Vásquez, Faugeron & Haye 2015; Fajardo *et al.* 2016).

The relationship between the SGS and intraspecific interactions: two case studies in long-lived species

To exemplify how all the aspects we have outlined above could help us assess the ultimate importance of kin selection, we describe here two examples of suspected positive interactions between related individuals in tree species. *Nothofagus pumilio* (Nothofagaceae) is a dominant tree species in the southern Andes of Chile and Argentina. In Chilean Patagonia, large-scale human-induced fires occurred in the 1950s and burned approximately three million ha of mostly old-growth *N. pumilio* forests. A fire boundary was then created, where seeds from the unaffected old-growth forest of *N. pumilio* germinated. Thus, a very well-marked fringe of regeneration formed and led, within decades, to a second-growth forest. Tree seedlings in second-growth forests growing away from or at the edge of the closed canopy are likely to be under abiotic stress due to desiccation by Patagonian winds. Multistemmed trees (tree clusters) are very uncommon and restricted to the edge of second-growth forests following human-provoked fires (Fajardo & McIntire 2010). Moreover, at edge locations, seedlings growing in clusters survive significantly better than single seedlings, whereas individual seedlings survive significantly better within the forest (McIntire & Fajardo 2011). The authors explain this phenomenon as a mechanical facilitation effect against stressful conditions in open areas in Patagonia where winds can be extremely strong, allowing individuals growing in clusters to achieve high survival rates. Moreover, merged multistemmed trees survive and grow better than single-stemmed trees (McIntire & Fajardo 2011). A significant SGS was detected at the edge locations (Fajardo et al. 2016). The second-growth forest edge showed a positive and highly significant relatedness among trees (higher among stems of a cluster than among stems of different clusters) (Till-Bottraud et al. 2012; Fajardo et al. 2016). The ecological mechanism involved here may be an altruistic or cooperative fusion of trunks, which would be physiologically and biomechanically selectively advantageous for resource acquisition or stability against wind (Tarrow & DesRochers 2011; Tarrow, DesRochers & Tremblay 2014; Fajardo et al. 2016), but fusion may also involve some costs (e.g., resource sharing, pathogen transmission). Stem merging scales up the level of organization and therefore competition does not occur, individuals would preferentially interact with related individuals (i.e., cooperation) that would merge, thus leading to the presence of multistemmed trees composed of genetically related individuals. In a kin selection framework, fusion would be possible (selected for) only between related individuals, as indirect fitness gains might offset these costs.

Similar to the case of *N. pumilio*, it was shown that the study of SGS can provide clues regarding the type of intraspecific interaction in natural populations of *Populus nigra*. As suggested before, in long-lived species, shifts in the type of interaction are possible and could be monitored with SGS (Mazal *et al.* 2021). At the establishment phase, *P. nigra* seedlings grow in high densities on exposed alluvial bars of rivers, and facilitation is the major interaction. Then, a shift in the type of interaction (from facilitation to competition) occurs at a later development phase. Based on the evolution of the SGS in this natural population, a shift in the interaction from positive to negative has been proposed in *P. nigra* stands along riparian corridors (Mazal *et al.*, unpublished). A cohort monitoring approach from establishment to the mature stage in long-lived species could be an efficient approach to follow the evolution of interactions between individuals and ultimately to estimate the survival component of fitness (not just reproduction).

Methodological challenges in studying kin recognition and selection

As reviewed by Anten & Chen (2021), several studies did not find evidence of kin recognition in their studied species (Milla, Forero, Escudero & Iriondo 2009; Masclaux *et al.* 2010; Lepik, Abakumova, Zobel & Semchenko 2012). These results could be the consequence of several causes, and much caution in their interpretations must be taken. When comparing differences in biomass for plants growing with kin or strangers, alternative hypotheses and confounding factors that could explain these differences should be tested: inherently better genotypes, better competitors and forced competition in pots (Masclaux *et al.* 2009; Ehlers & Bilde, 2019).

For example, in most experimental studies, plants were provided with all nutrients. When resources are not limiting, one can expect that no differences between the stranger and kin treatments will be found because every individual has access to sufficient resources for its growth. The use of a control treatment where plants are grown alone is mandatory to determine if plants actually compete in pots (compared to plants grown alone). This control treatment is also necessary to detect a potential genotype that would have better intrinsic growth. Genotypes with better intrinsic growth capacities can lead to size inequality in groups of plants (Simonsen *et al.* 2014; Li *et al.* 2018). This has been interpreted as Jensen's inequality effect (Anten & Chen 2021), where groups of nonrelated individuals will have higher asymmetry in size or competitive ability simply due to the expression of quantitative genetic variation in these traits (Masclaux *et al.* 2010). Moreover, better competitive ability, combined with nonlinear

relationships between competitive ability and individual fitness, will reduce the fitness of groups of nonrelated individuals as a mathematical expectation based on Jensen's inequality (Simonsen *et al.* 2014). The fact that some studies show a lack of difference in fitness between kin and non-kin individuals (Milla *et al.* 2009; Masclaux *et al.* 2010; Lepik, Abakumova, Zobel & Semchenko 2012) may be due to a lack of non-linearity between size and seed production (Simonsen *et al.* 2014). Although Masclaux *et al.* (2010) encouraged testing for competitive ability based on their findings in *Arabidopsis thaliana*, where the interaction between kin and stranger groups was found to be driven by the strength of the competitive abilities of the genotypes, this is not standard across studies. To do so, it is necessary to set all the kin groups used in studies in competition with each other (with all possible combinations) and test whether a kin group always performs better than the others.

The findings that plants grown with relatives exhibit greater belowground biomass than plants grown with strangers were mostly interpreted using the niche partitioning framework (File *et al.* 2012). Niche partitioning predicts that relatives overlap more in their niche use and compete more with each other compared with unrelated conspecifics (Young 1981; Milla *et al.* 2009), something blatantly rejected by the case of the fused trees in *N. pumilio* (Fajardo & McIntire 2011). However, this observation can be a by-product of forced competition for a few dimensions of the niche that occurs when plants are grown at high density in pots. The niche is a multidimensional concept (Hutchinson 1957; González, Dézerald, Marquet, Romero & Srivastava 2017) with each component (e.g., light, nutrient, water, wind, space and microbiota) occupying one dimension. Kin cooperation and competition through niche partitioning can occur simultaneously, possibly acting on different traits and thus different niche components (File *et al.* 2012). In natural conditions, individuals can compete in some dimensions of their niche but not in others (Barker *et al.* 2017). In pots, when individuals share and compete in a restricted number of dimensions, there may be no possible compensation in other dimensions. Moreover, *in situ* experiments under stressful conditions have shown that facilitation overrides competition for resource-mediated interactions (i.e., niche overlapping) in dense patches of tree seedling conspecifics (Fajardo & McIntire 2011). Facilitation can play a major role in stressful environments, for example, by increasing the realized niche (Bruno *et al.* 2003) of individuals, which can provide favourable conditions for cooperation between plants. Incorporating facilitation into niche theory causes the realized niche to be larger than the fundamental niche (Bruno *et al.* 2003, McIntire & Fajardo 2014). Therefore, experiments conducted in strongly restricted conditions (i.e., few niche dimensions) will bias the conclusions towards niche

partitioning versus kin recognition and would not be relevant in natural conditions where individuals growing with relatives can exploit all the dimensions of their niche. Similar to Anten & Chen (2021), we believe it is time to move on to the study and implementation of *in situ* experiments.

Conclusions

Anten & Chen (2021) conducted the most extensive overview to date regarding kin recognition and selection. However, we believe that some missing points are worth considering expanding the kin selection framework. The major aspect is the underestimated role of intraspecific variability. The concept of conditionality and the stress gradient hypothesis suggest that there is significant variability in plant responses to relatedness, thus highlighting the role of stress in kin studies. Intraspecific variability is particularly important to consider in long-lived species, for which individuals face different environmental conditions and stresses throughout their life stages. In addition, studying the spatial genetic structure for *in situ* studies would be of great help in understanding the types of interactions. Moreover, taking the SGS into account would also help to better address changes in the type of interactions in relation to environmental conditions. Finally, we discussed the challenges of moving from kin recognition to kin selection. The most important points are to accurately measure the costs and benefits of the interaction as well as the relatedness of the interacting individuals and to properly integrate control treatments to test for all alternative hypotheses.

References

- Anten N.P.R. & Chen B.J.W. (2021) Detect thy family: Mechanisms, ecology and agricultural aspects of kin recognition in plants. *Plant, Cell & Environment* **44**, 1059–1071.
- Axelrod R. & Hamilton W.D. (1981) The Evolution of Cooperation. **211**, 7.
- Axelrod R., Hammond R.A. & Grafen A. (2004) Altruism via kin-selection strategies that rely on arbitrary tags with which they coevolve. *Evolution* **58**, 1833–1838.
- Barker J.L., Bronstein J.L., Friesen M.L., Jones E.I., Reeve H.K., Zink A.G. & Frederickson M.E. (2017) Synthesizing perspectives on the evolution of cooperation within and between species. *Evolution* **71**, 814–825.

- Bertness M.D. & Callaway R. (1994) Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* **9**, 191–193.
- Bilas R.D., Bretman A. & Bennett T. (2021) Friends, neighbours and enemies: an overview of the communal and social biology of plants. *Plant, Cell & Environment* **44**, 997–1013.
- Blossey B. & Notzold R. (1995) Evolution of Increased Competitive Ability in Invasive Nonindigenous Plants: A Hypothesis. *The Journal of Ecology* **83**, 887.
- Bronstein J.L. (2009) The evolution of facilitation and mutualism. *Journal of Ecology* **97**, 1160–1170.
- Bruno J.F., Stachowicz J.J. & Bertness M.D. (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *7*.
- Corenblit D., Steiger J., González E., Gurnell A.M., Charrier G., Darrozes J., ... Voldoire O. (2014) The biogeomorphological life cycle of poplars during the fluvial biogeomorphological succession: a special focus on *Populus nigra*. *Earth Surface Processes and Landforms* **39**, 546–563.
- de Villemereuil Pierre. Méthodes pour l'étude de l'adaptation locale et application au contexte de l'adaptation aux conditions d'altitude chez la plante alpine *Arabis alpina*. Evolution [q-bio.PE]. Université Grenoble Alpes, 2016. Français. (NNT : 2016GREAS003). (tel-01322336)
- Dudley S.A., Murphy G.P. & File A.L. (2013) Kin recognition and competition in plants. *Functional Ecology* **27**, 898–906.
- Ehlers B.K. & Bilde T. (2019) Inclusive fitness, asymmetric competition and kin selection in plants. *Oikos*.
- Fajardo A. & McIntire E.J.B. (2010) Under strong niche overlap conspecifics do not compete but help each other to survive: facilitation at the intraspecific level: Intraspecific facilitation in *Nothofagus pumilio*. *Journal of Ecology*, no-no.
- Fajardo A., Torres-Díaz C. & Till-Bottraud I. (2016) Disturbance and density-dependent processes (competition and facilitation) influence the fine-scale genetic structure of a tree species' population. *Annals of Botany* **117**, 67–77.

- Fang S., Clark R.T., Zheng Y., Iyer-Pascuzzi A.S., Weitz J.S., Kochian L.V., ... Benfey P.N. (2013) Genotypic recognition and spatial responses by rice roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **110**, 2670–2675.
- File A.L., Murphy G.P. & Dudley S.A. (2012) Fitness consequences of plants growing with siblings: reconciling kin selection, niche partitioning and competitive ability. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **279**, 209–218.
- García J. & van Veelen M. (2018) No Strategy Can Win in the Repeated Prisoner's Dilemma: Linking Game Theory and Computer Simulations. *Frontiers in Robotics and AI* **5**, 102.
- Goddard E.L., Varga S., John E.A. & Soulsbury C.D. (2020) Evidence for Root Kin Recognition in the Clonal Plant Species *Glechoma hederacea*. *Frontiers in Ecology and Evolution* **8**, 578141.
- González A.L., Dézerald O., Marquet P.A., Romero G.Q. & Srivastava D.S. (2017) The Multidimensional Stoichiometric Niche. *Frontiers in Ecology and Evolution* **5**, 110.
- Hamilton W.D. (1964) The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology* **7**, 1–16.
- Hardy O.J. (2003) Estimation of pairwise relatedness between individuals and characterization of isolation-by-distance processes using dominant genetic markers. *Molecular Ecology* **12**, 1577–1588.
- He Y., Xu H., Liu H., Luo M., Chu C. & Fang S. (2021) Sexual competition and kin recognition co-shape the traits of neighboring dioecious *Diospyros morrisiana* seedlings. *Horticulture Research* **8**, 162.
- 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.
- Hutchinson G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* **22**, 415–427.
- Jones C.G., Lawton J.H. & Shachak M. (1994) Organisms as Ecosystem Engineers. *Oikos* **69**, 373.

- Lepik A., Abakumova M., Zobel K. & Semchenko M. (2012) Kin recognition is density-dependent and uncommon among temperate grassland plants. *Functional Ecology* **26**, 1214–1220.
- Li J., Xu X.-L. & Liu Y.-R. (2018) Kin recognition in plants with distinct lifestyles: implications of biomass and nutrient niches. *Plant Growth Regulation* **84**, 333–339.
- Loiselle B.A., Sork V.L., Nason J. & Graham C. (1995) Spatial genetic structure of a tropical understory shrub, *Psychotria officinalis* (Rubiaceae). *American Journal of Botany* **82**, 1420–1425.
- Masclaux F., Hammond R.L., Meunier J., Gouhier-Darimont C., Keller L. & Reymond P. (2010) Competitive ability not kinship affects growth of *Arabidopsis thaliana* accessions. *New Phytologist* **185**, 322–331.
- Maynard-Smith J. (1982) Evolution and the theory of games. *Cambridge University Press, Cambridge*.
- Mazal L., Corenblit D., Barsoum N., Steiger J., Skot L., Fumanal B. & Till-Bottraud I. (2021) Fine-scale spatial genetic structure and intra-specific interactions of *Populus nigra* within a natural river corridor along the lower Allier River (France). *Flora* **275**, 151763.
- McIntire E.J.B. & Fajardo A. (2011) Facilitation within Species: A Possible Origin of Group-Selected Superorganisms. *The American Naturalist* **178**, 88–97.
- McIntire E.J.B. & Fajardo A. (2014) Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity. *New Phytologist* **201**, 403–416.
- Milla R., Forero D.M., Escudero A. & Iriando J.M. (2009) Growing with siblings: a common ground for cooperation or for fiercer competition among plants? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **276**, 2531–2540.
- Nathan R., Schurr F.M., Spiegel O., Steinitz O., Trakhtenbrot A. & Tsoar A. (2008) Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology & Evolution* **23**, 638–647.
- Penn D.J. & Frommen J.G. (2010) Kin recognition: an overview of conceptual issues, mechanisms and evolutionary theory. In *Animal Behaviour: Evolution and Mechanisms*. (ed P. Kappeler), pp. 55–85. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.

- Pezzola E., Pandolfi C. & Mancuso S. (2020) Resource availability affects kin selection in two cultivars of *Pisum sativum*. *Plant Growth Regulation* **90**, 321–329.
- Pickles B.J., Wilhelm R., Asay A.K., Hahn A.S., Simard S.W. & Mohn W.W. (2017) Transfer of ^{13}C between paired Douglas-fir seedlings reveals plant kinship effects and uptake of exudates by ectomycorrhizas. *New Phytologist* **214**, 400–411.
- Ronce O. (2007) How Does It Feel to Be Like a Rolling Stone? Ten Questions About Dispersal Evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **38**, 231–253.
- Rousset F. & Roze D. (2007) Constraints on the origin and maintenance of genetic kin recognition. *Evolution* **61**, 2320–2330.
- Segovia N.I., Vásquez J.A., Faugeron S. & Haye P.A. (2015) On the advantage of sharing a holdfast: effects of density and occurrence of kin aggregation in the kelp *Lessonia berteroana*. *Marine Ecology* **36**, 1107–1117.
- Semchenko M., Saar S. & Lepik A. (2017) Intraspecific genetic diversity modulates plant-soil feedback and nutrient cycling. *New Phytologist* **216**, 90–98.
- Siefert A., Violle C., Chalmandrier L., Albert C.H., Taudiere A., Fajardo A., ... Wardle D.A. (2015) A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters* **18**, 1406–1419.
- Simonsen A.K., Chow T. & Stinchcombe J.R. (2014) Reduced plant competition among kin can be explained by Jensen's inequality. *Ecology and Evolution* **4**, 4454–4466.
- Smith A.L., Atwater D.Z. & Callaway R.M. (2019) Early Sibling Conflict May Ultimately Benefit the Family. *The American Naturalist* **194**, 482–487.
- Subrahmaniam H.J., Libourel C., Journet E.-P., Morel J.-B., Muñoz S., Niebel A., ... Roux F. (2018) The genetics underlying natural variation of plant-plant interactions, a beloved but forgotten member of the family of biotic interactions. *The Plant Journal* **93**, 747–770.
- Subrahmaniam H.J., Roby D. & Roux F. (2021) Toward Unifying Evolutionary Ecology and Genomics to Understand Positive Plant-Plant Interactions Within Wild Species. *Frontiers in Plant Science* **12**, 683373.

- Takigahira H. & Yamawo A. (2019) Competitive responses based on kin-discrimination underlie variations in leaf functional traits in Japanese beech (*Fagus crenata*) seedlings. *Evolutionary Ecology* **33**, 521–531.
- Tarroux E. & DesRochers A. (2011) Effect of natural root grafting on growth response of jack pine (*Pinus banksiana*; Pinaceae). *American Journal of Botany* **98**, 967–974.
- 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**, 667–677.
- Till-Bottraud I., Fajardo A. & Rioux D. (2012) Multi-stemmed trees of *Nothofagus pumilio* second-growth forest in Patagonia are formed by highly related individuals. *Annals of Botany* **110**, 905–913.
- Till-Bottraud I. & de Villemereuil P. (2016) Kin recognition or phenotype matching? *New Phytologist* **209**, 13–14.
- Torices R., Gómez J.M. & Pannell J.R. (2018) Kin discrimination allows plants to modify investment towards pollinator attraction. *Nature Communications* **9**.
- de Villemereuil P., Frichot É., Bazin É., François O. & Gaggiotti O.E. (2014) Genome scan methods against more complex models: when and how much should we trust them? *Molecular Ecology* **23**, 2006–2019.
- Yamawo A., Sato M. & Mukai H. (2017) Experimental evidence for benefit of self discrimination in roots of a clonal plant. *AoB PLANTS* **9**.
- Yang X.-F., Li L.-L., Xu Y. & Kong C.-H. (2018) Kin recognition in rice (*Oryza sativa*) lines. *New Phytologist* **220**, 567–578.
- Young J.P.W. (1981) Sib competition can favour sex in two ways. **88**, 755–756.
- Younginger B.S., Sirová D., Cruzan M.B. & Ballhorn D.J. (2017) Is biomass a reliable estimate of plant fitness? *Applications in Plant Sciences* **5**, 1600094.
- Zhang Z., Zhou F., Pan X., Kleunen M., Liu M. & Li B. (2019) Evolution of increased intraspecific competitive ability following introduction: The importance of relatedness among genotypes. *Journal of Ecology* **107**, 387–395.

Annexe 2 : Article Relier la biogéomorphologie fluviale à l'écologie évolutive : un focus sur les arbres riverains pionniers



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

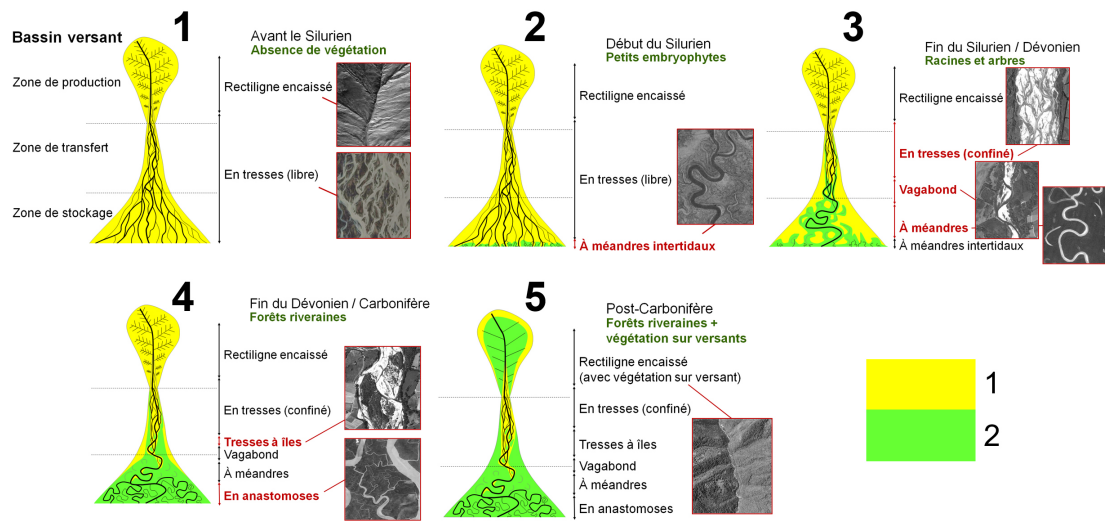


Fig. 1 - Transformation des styles fluviaux en relation avec l'évolution des plantes riveraines entre le Silurien et le Carbonifère (modifié de Corenblit et al., 2015).

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).

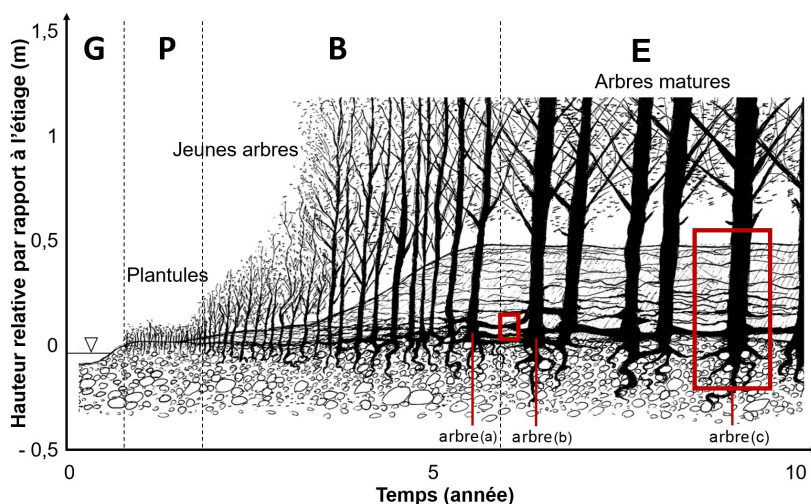


Fig. 3 - Schéma conceptuel du cycle de vie biogéomorphologique des arbres riverains.

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

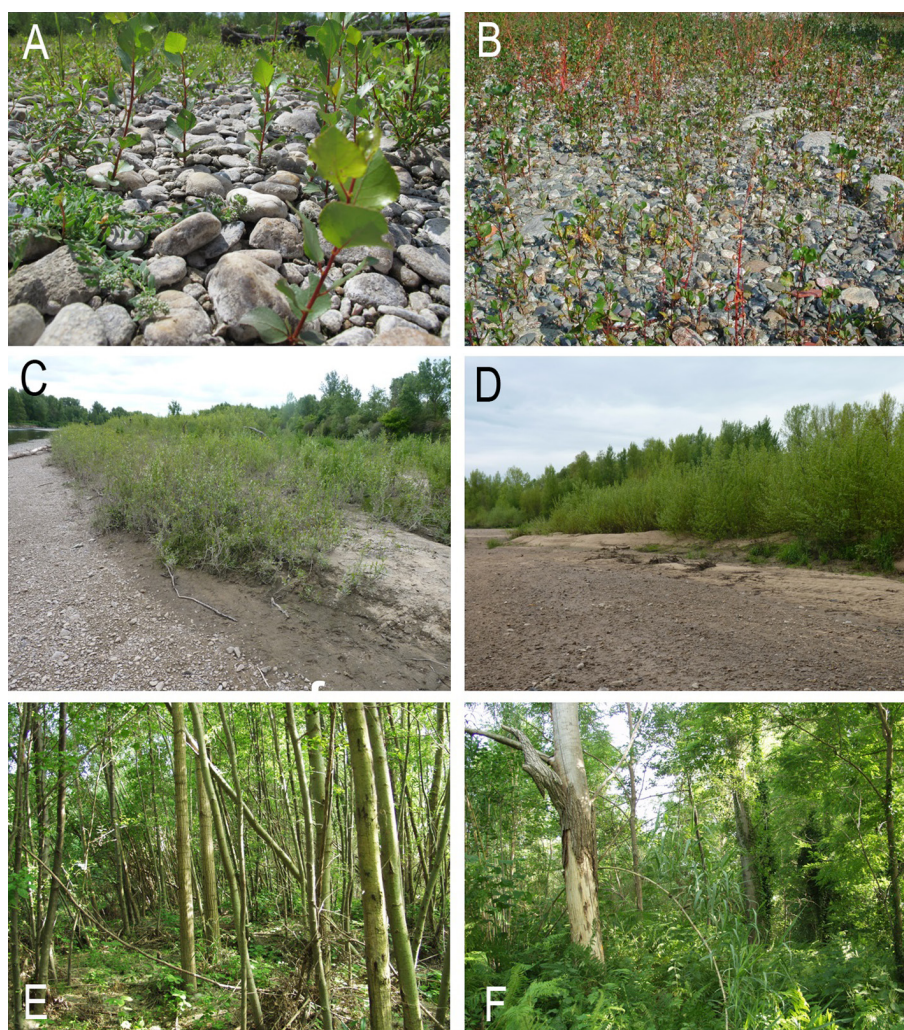


Fig. 4 - Illustrations des phases pionnière (A-B), biogéomorphologique (C-D), et écologique (E-F).

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),

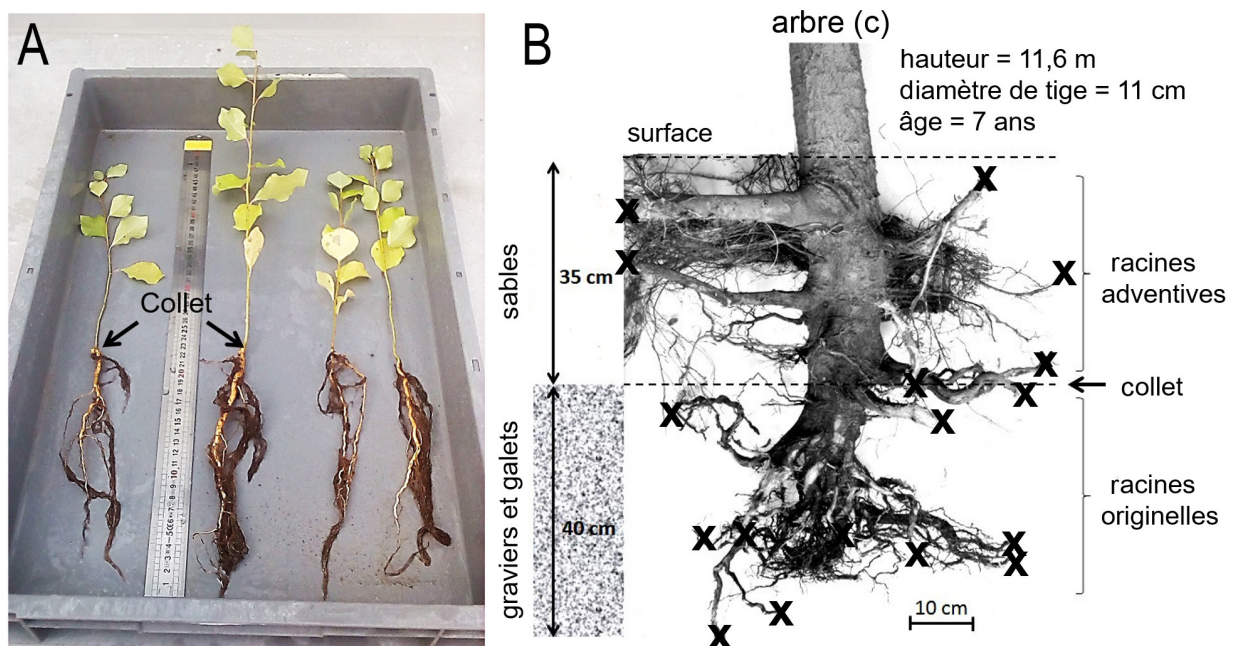


Fig. 5. – Système racinaire du peuplier noir.

(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

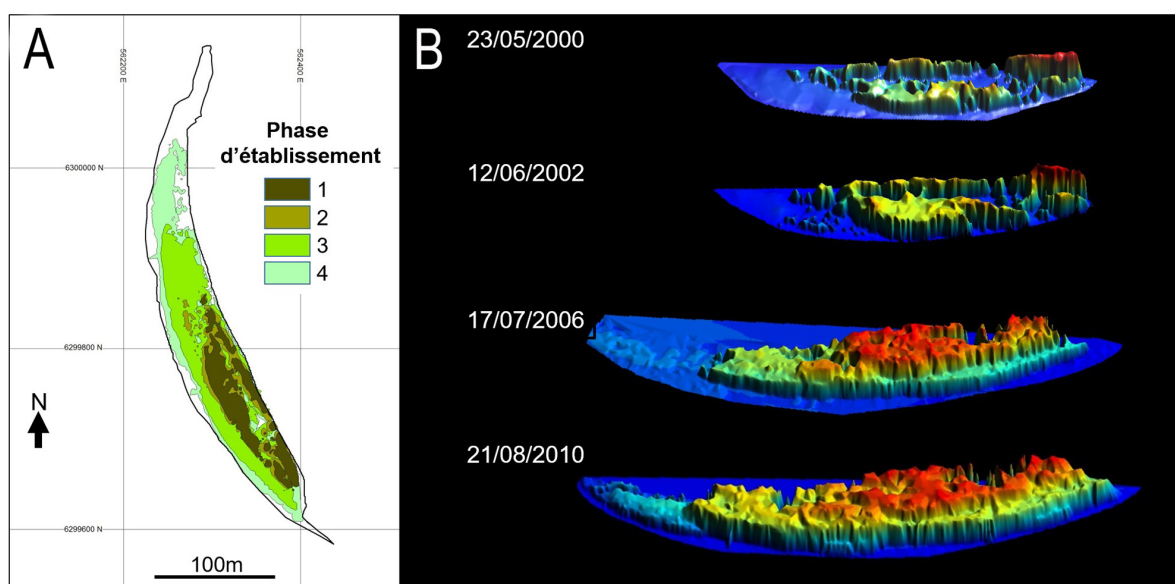


Fig. 6 - Reconstitution historique en 2D (SIG) (A), et 3D par photogrammétrie stéréoscopique (B) de la construction d'une île fluviale par le peuplier noir sur la Garonne en aval de Toulouse (modifié de Corenblit et al., 2016).

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 ; Kui 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

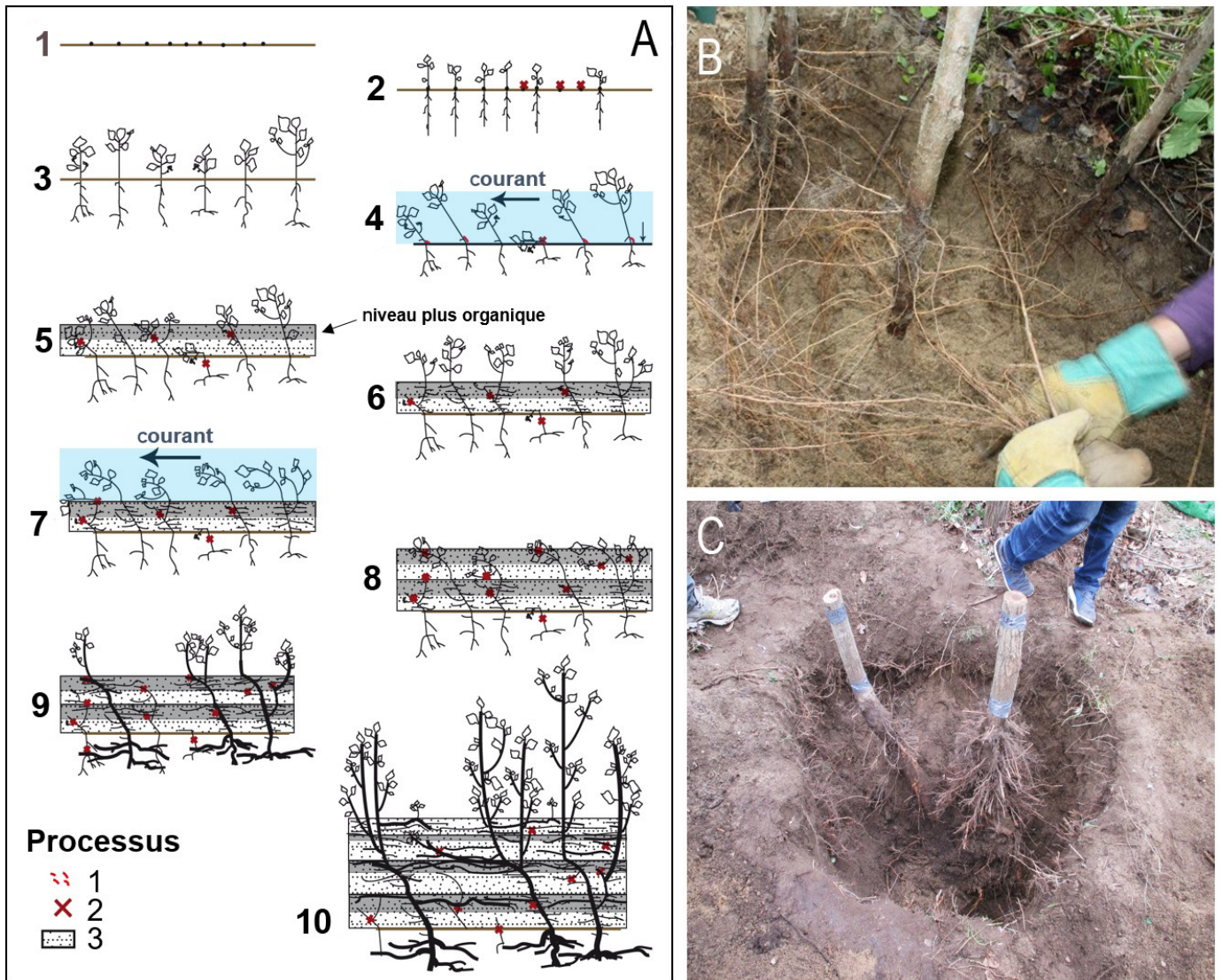


Fig. 7 - Modèle de croissance racinaire du peuplier noir à la suite des crues.

(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

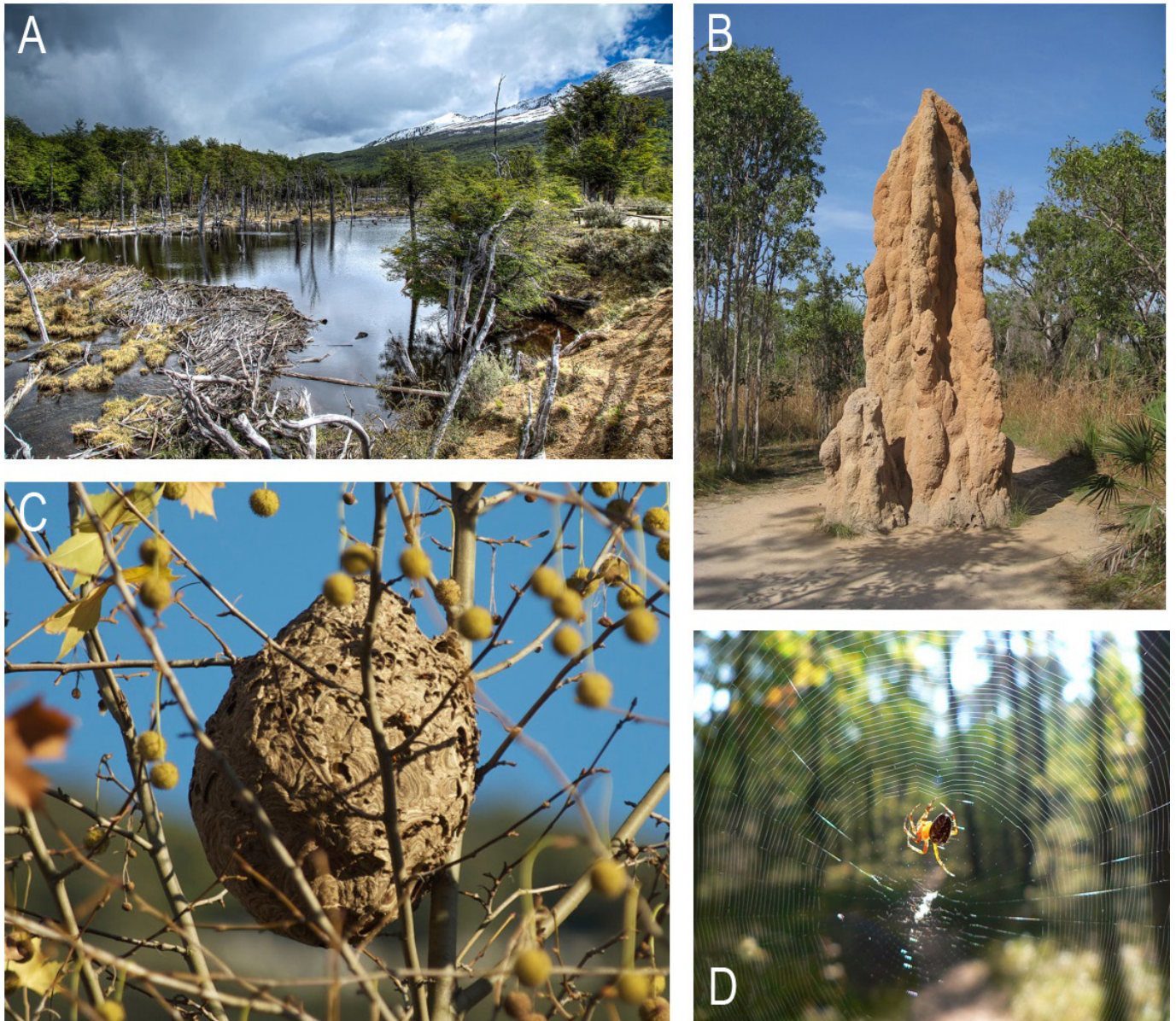


Fig. 8 - Exemple de construction de niche.

(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

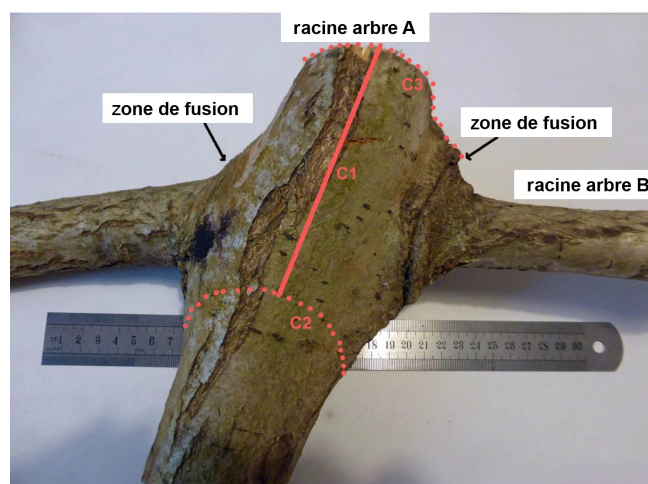


Fig. 10 - Fusion racinaire entre deux peupliers noirs sur la rivière Allier.

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., Uijtewaal 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.

Annexe 3 : Rhizotrons en place (penché à 45°) pour l'expérimentation.



Annexe 4 : Vue aérienne centrée sur le banc 12 au sein de la RNNVA. Ce banc était le plus grands des 3 utilisées dans l'expérimentation mise en place dans l'Allier. 6 parcelles ont été implantés sur ce banc. C'est également sur ce banc que nous avons réalisé une partie des échantillonnage pour les études de la SGS



Annexe 5 : Fagot de boutures prêtes à être implantés dans leur emplacement définitif dans les parcelles.



Annexe 6 : Un des rares groupes d'individus de l'expérimentation dans l'Allier, qui a survécu à la sécheresse sur le banc 12. La granulométrie du substrat (très fin) à très certainement aidé les individus lors de la sécheresse en retenant mieux l'humidité que les substrats plus grossiers dans les autres parcelles.

