



HAL
open science

Architecture racinaire et stabilité chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) au stade jeune

Antoine Danquechin Dorval

► To cite this version:

Antoine Danquechin Dorval. Architecture racinaire et stabilité chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) au stade jeune. Sylviculture, foresterie. Université de Bordeaux, 2015. Français. NNT : 2015BORD0045 . tel-01215660

HAL Id: tel-01215660

<https://theses.hal.science/tel-01215660>

Submitted on 14 Oct 2015

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.



THÈSE PRÉSENTÉE
POUR OBTENIR LE GRADE DE
DOCTEUR DE
L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES ET ENVIRONNEMENTS
SPÉCIALITÉ **Ecologie évolutive, fonctionnelle et des communautés**

Par Antoine DANQUECHIN DORVAL

**Architecture racinaire et stabilité
chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.)
au stade jeune**

Sous la direction de : Frédéric DANJON
co-directrice : Céline MEREDIEU

Soutenue le 26 Mars 2015

Devant le jury composé de :

M. Gardiner, Barry	Directeur de recherche, UMR ISPA, INRA, Bordeaux	Président
M. Jourdan, Christophe	Chargé de recherche, UMR Eco & Sols, CIRAD, Montpellier	Rapporteur
Mme Kolb, Evelyne	Maître de conférence, UPMC, PMMH de l'ESPCI, Paris	Rapporteur
Mme Stokes, Alexia	Directrice de recherche, UMR AMAP, INRA, Montpellier	Rapporteur
M. Morel, Stéphane	Professeur, UMR US2B, Université Bordeaux	Examineur
M. Pagès, Loïc	Directeur de recherche, UR PSH, INRA, Avignon	Examineur
M. Danjon, Frédéric	Chargé de recherche, UMR BioGeco, INRA, Bordeaux	Directeur de thèse
Mme Meredieu, Céline	Chargée de recherche, UMR BioGeco, INRA, Bordeaux	Directrice de thèse
M. Fraysse, Jean-Yves	Personnalité qualifiée, FCBA, Bordeaux	Invité

Titre de la thèse: Architecture racinaire et stabilité chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) au stade jeune

Résumé : Les tempêtes sont responsables de la moitié des dégâts dans les forêts européennes. Le massif landais a été touché par deux tempêtes. L'ancrage racinaire est une composante majeure de la stabilité des arbres. L'ancrage du pin adulte est dépendant du développement des racines au stade jeune puisqu'elles ne fourchent pas spontanément et ne possèdent pas d'axes à développement retardé. Notre but était de mettre en relation architecture racinaire, stabilité et itinéraire sylvicole. Nous avons mesuré et analysé de façon innovante l'architecture racinaire d'arbres âgés de 3 à 5 ans et de 13 ans ayant subi une tempête.

Le pivot des arbres de 13 ans ne représente que 12% de la biomasse racinaire mais reste le composant majeur de la stabilité. Un ancrage efficace est assuré par un pivot vertical unique, petit et large ou long et fin, par le volume des racines profondes et par la rigidité des racines traçantes. Le maintien du tronc est uniquement lié à la rigidité de la partie centrale du système racinaire. La fonction d'haubanage des racines traçantes est faible. La taille du plus grand secteur sans racine traçante au vent et sous le vent tout comme une microtopographie importante au vent n'interviennent pas dans la stabilité.

Au stade jeune, les arbres plantés présentent de nombreuses déformations des racines traçantes, déformations qui les redistribuent au hasard tout autour de la souche avant d'être rapidement incluses par la souche en croissance. Le développement du pivot est en général correct. Les différents types de labour n'impactent pas l'architecture racinaire. Les racines traçantes suivent la surface du sol et peuvent être coupées lors des entretiens de la strate basse.

Mots clés : architecture racinaire 3D, stabilité, *Pinus pinaster*, chablis, biomécanique, sylviculture, forêt cultivée, environnement

Title: Root architecture and mechanical stability in *Pinus pinaster* Ait. saplings

Abstract: Storms account for half of the damages in European forests; the Landes forest has been heavily damaged by two major storms. Root anchorage is a major element in tree stability. The root anchorage of mature pine is strongly linked with the root development in seedlings as this species do not spontaneously fork and do not grow delayed branches. The aim of our research was to link root architecture, stability and stand management practices. We measured and analyzed in an innovative way the root architecture of 3-5-year-old trees as well as 13-year-old trees from stands damaged by a storm.

The 13-year-old trees, taproot only represented 12% of root biomass but still remained the main component of stability. An efficient anchorage was provided by a unique vertical taproot, short and large or long and thin, together with a larger deep root volume. Windward shallow roots stiffness also contributed to stability. Stem leaning was solely prevented by the stiffness of the central part of the root system. The guying of shallow roots did not contribute to stability. The size of the largest angle between shallow roots windward and leeward was not related to stem leaning. Similarly, a larger furrow leeward did not weaken tree stability.

Planted seedling show large deformations of their shallow lateral roots, randomly distributed around the stump before being later included in the growing stump. The taproot growth was generally correct. Root architecture of trees after strip ploughing was not different from those of full ploughing. The shallow roots follow the soil surface and can be cut during mechanical weed control.

Key-words: 3D root architecture, stability, *Pinus pinaster*, windthrow, biomechanics, forestry, cultivated forest, environment

**INRA, UMR1202 BIOGECO, F-33610 Cestas, France
Univ. Bordeaux, BIOGECO, UMR 1202, F-33615 Pessac, France**

Remerciements

Merci à Evelyne Kolb, Alexia Stokes et Christophe Jourdan pour avoir accepté d'être les rapporteurs de mon travail de thèse ainsi que l'ensemble des membres du jury.

Je tiens à remercier Céline Meredieu et Frédéric Danjon pour m'avoir accompagné dans cette aventure racinaire. Merci pour ces longues discussions et vos qualités humaines. Du déterrage à l'analyse des données en passant par la numérisation et l'extraction sous Amap, les nombreux dessins d'ancrage (à plusieurs couleurs), la création de variables...m'ont beaucoup apporté. On en aura numérisé des arbres ;-)

"Oh, le beau système racinaire que voilà !"

Merci à Raphaël Segura de m'avoir épaulé dans toutes ces mesures. Merci à toi d'avoir rendu agréable les longues journées de terrain et de numérisation dans des conditions pas toujours des plus clémentes mais également pour tout le reste. Merci également à Tiphaine et à Nesrine pour leur aide précieuse sur le terrain et leur bonne humeur de tous les jours. Merci à Ambre et aux collègues du FCBA pour ces nombreux échanges et ce dynamisme.

Plus généralement, je souhaite remercier tous les pierrotonnais qui m'ont aidé et ont contribué à rendre cette période vraiment enrichissante aussi bien les permanents que les non-permanents. Merci aux promeneurs, aux joueurs de parties effrénées de ping-pong et aux nomades du café de la pagode.

Et simplement merci à toutes ces personnes croisées qui m'ont beaucoup appris...

Merci également à la Caisse Des Dépôts et Consignations et le Conseil Régional d'Aquitaine pour avoir financé cette thèse.

Et, bien sûr, un immense merci également à ma famille et amis...

Aux présents, aux absents

Antoine

Sommaire

I. Introduction	11
Constat.....	13
Fonctions racinaires.....	14
Architecture, topologie et distribution spatiale.....	14
Caractérisation et mesures de l'architecture racinaire	18
Adaptation au vent et distribution racinaire	20
Influence du sol, du travail du sol, du conteneur et des méthodes de plantation	22
Mesure des paramètres liés à la stabilité.....	23
<i>Le treuillage statique</i>	<i>24</i>
<i>Les mesures d'écart à la verticalité du tronc ou de dégâts après tempête</i>	<i>24</i>
<i>La simulation de treuillage avec des modèles informatiques de systèmes racinaires mesurés ou simplifiés.</i>	<i>25</i>
Evolution de la stabilité en fonction des dimensions	27
Objectifs de la thèse.....	27
Bibliographie	31
II. Several root system components contribute to wind firmness in 8-m high Pinus pinaster saplings seeded or planted on a moderately deep spodosol ...	39
Abstract.....	41
Introduction	42
Materials and Methods.....	43
Results	50
Discussion.....	57
Acknowledgements	63
References.....	64
III. Architecture racinaire et stabilité de pins maritimes ayant un diamètre de tronc à 1,30 m de 12 cm, sur sol sableux labouré en bandes.....	71
Introduction	73
Matériel et méthodes.....	75
Résultats	81
<i>Données d'inventaire</i>	<i>81</i>
<i>Caractérisation des arbres sélectionnés.....</i>	<i>81</i>
<i>Influence de la position de la dérayure sur l'écart à la verticalité.....</i>	<i>83</i>

<i>Comparaison entre arbres penchés et arbres droits</i>	84
<i>Comparaison semis/plantation pour un labour en bande</i>	85
<i>Comparaison entre la plantation perpendiculaire au vent et la plantation parallèle au vent</i>	87
Discussion.....	90
<i>Méthodologie racipporteur</i>	90
<i>Comparaison entre classes d'inclinaison</i>	91
<i>Comparaison entre semés et plantés</i>	92
<i>Influence de la position de la dérayure</i>	93
Conclusions	94
Bibliographie	96
IV. Influence de la microtopographie sur la profondeur, le développement et la branchaison des racines	101
Introduction	103
Matériel et méthodes.....	105
Résultats	109
<i>Niveau du sol et altitude des racines de surface</i>	109
<i>Réitérations et blessures</i>	111
<i>Distance radiale des réitérations et blessures autour des arbres</i>	115
<i>Nombre moyen de racines issu de réitérations et perte de CSA et de rigidité en flexion à la suite de ces réitérations</i>	116
<i>Nombre et localisation des pivots secondaires</i>	116
Discussion.....	119
Bibliographie	122
V. Root system structure in planted maritime pine and resilience to disturbances	125
Abstract.....	126
Introduction	127
Material and Methods.....	129
Results	136
<i>Inventory variables and biomass allocations</i>	136
<i>Variables for order 1 root</i>	138
<i>Variables for laterals branching from the stump</i>	142
<i>Root architecture</i>	145
Discussion.....	150
<i>Planting practices and tillage treatments</i>	150
<i>Deformations</i>	151

	<i>Tropism</i>	151
	<i>Root architecture mechanical properties and stability</i>	152
	Conclusion	153
	Acknowledgements	155
	References.....	156
VI.	Conclusion et perspectives	161
	Des connaissances nouvelles et des résultats originaux	163
	<i>Stabilité d'arbres de 12 cm de DHP, ne se déracinant pas avec une plaque sol/racines, à enracinement profond sur sol sableux</i>	163
	<i>L'influence du mode de régénération sur la morphologie racinaire</i> ...	164
	<i>L'influence des déformations causées par le conteneur et la plantation</i>	165
	<i>L'influence du travail du sol et de la végétation</i>	166
	<i>L'influence de la direction de la ligne de plantation</i>	166
	<i>L'influence des entretiens</i>	166
	<i>Perturbation du schéma architectural</i>	167
	<i>Difficultés rencontrées</i>	167
	Des innovations techniques dans la mesure des systèmes racinaires et la topographie du sol	169
	<i>Mesure de la microtopographie sur le terrain</i>	169
	<i>Nouvelle technique de mesure de l'architecture sur le terrain</i>	169
	<i>Préparation de points de mesures et reconstitution de l'architecture d'arbres treuillés par numérisation</i>	170
	Des innovations dans le calcul de nouvelles variables et l'analyse racinaire	171
	<i>Estimation des volumes perdus dus à la casse lors du déterrage des systèmes racinaires</i>	171
	<i>Volume des racines traçantes dans la ZRT</i>	172
	<i>Le plus grand secteur sans racines (LABS)</i>	172
	<i>Rigidité en flexion et charge de traction maximale</i>	174
	<i>Indices de déformation</i>	174
	Perspectives	174
	Bibliographie	178
VII.	Annexe A – Supplementary material for the Chapter 2	183
VIII.	Annexe B – Protocole de mesure et bordereau de saisie Racipporteur du chapitre 3	193
IX.	Annexe C – Supplementary data – Chapter 5	201

Chapitre 1

I. Introduction

Constat

Les tempêtes sont responsables de plus de 50% des dégâts dans les forêts européennes (Schelhaas, 2008). Durant les 60 dernières années, en Europe, on compte en moyenne deux tempêtes majeures par an (Gardiner *et al.*, 2010).

Comme de nombreuses forêts, le massif des Landes de Gascogne (sud-ouest de la France) est touché par ce phénomène. Ce massif couvre un peu moins d'un million d'hectares constitués de peuplements monospécifiques de pin maritime (*Pinus pinaster*) et produit 45% du volume de bois d'industrie et 35% des grumes en France (départements des Landes et de la Gironde, GraphAgri Bois, édition 2013). En dix ans, deux tempêtes majeures (Martin en décembre 1999 et Klaus en janvier 2009) ont réduit pratiquement de moitié le stock de bois sur pied qui est passé de 135,4 à 72,5 millions de m³ (Colin *et al.*, 2010).

La force et la direction du vent qui endommagent un peuplement forestier dépendent de plusieurs paramètres à l'échelle du paysage tels que le relief, la fragmentation du paysage (trouées), la dimension des arbres au sein de la parcelle ou la distance à la lisière du peuplement. Les hétérogénéités de répartition des arbres peuvent générer des rafales et endommager les peuplements de manière hétérogène (Brunet *et al.*, 2009).

Les arbres peuvent être endommagés de différentes manières : soit par une rupture de branches, soit par la casse du tronc (volis - l'ancrage maintient l'arbre) ou de la souche, soit par l'inclinaison de l'arbre (verse) ou le déracinement (chablis - l'ancrage est défaillant) (Stokes, 1999). L'ancrage des arbres dont le diamètre à hauteur de poitrine dépasse environ 20 cm cède en général par un chablis : on observe le soulèvement de la plaque sol-racines, formée par les racines emprisonnant du sol (Fig. 1). L'ancrage des arbres de plus petites tailles cède au niveau de la souche, ce qui se traduit par une inclinaison du tronc plus ou moins prononcée. Ces arbres sont considérés comme versés ("toppled") si l'inclinaison de la tige est supérieure à 15° par rapport à la verticale (Mason, 1985). Même si ces arbres ne meurent pas à la suite d'une tempête, la qualité (Burdett *et al.*, 1986) et le prix du bois (Cown *et al.*, 1984) se retrouvent dévalués. De plus, les arbres penchés auront également plus de chances d'être déracinés lors de prochains coups de vent (Coutts, 1983b; Danjon *et al.*, 2005).

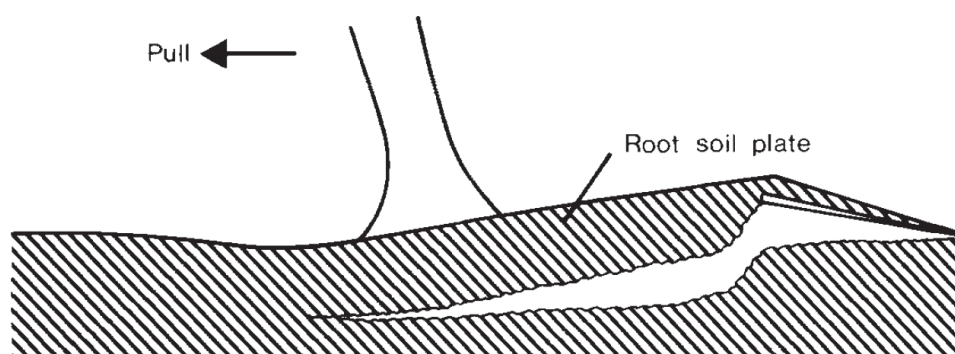


Fig. 1 Soulèvement de la plaque sol-racines par traction d'un arbre mature à système racinaire peu profond (Coutts, 1983b)

Fonctions racinaires

Les arbres sont constitués d'une partie aérienne structurée généralement par différents types d'axes, dont un tronc qui porte des organes du type feuilles ou organes sexuels et d'une partie souterraine également structurée par différents types racinaires (Atger & Edelin, 1994). Le collet est une zone de transition entre ces deux parties. La seconde partie, généralement exclusivement souterraine, constitue le système racinaire des arbres. Néanmoins, certaines espèces possèdent des racines en partie ou en totalité aériennes : des racines échasses, des racines contreforts, des pneumatophores, des racines suçoirs ou propagatrices (mangrove, figuiers tropicaux...).

Les racines possèdent plusieurs fonctions qui peuvent être physiologiques ou mécaniques. Elles permettent à l'arbre de prélever de l'eau et des nutriments dans le sol (absorption hydrique et nutritive) d'être en interface avec des symbiotes et de faire des réserves. Certaines racines, appelées racines de structure, ont également un rôle mécanique permettant d'ancrer et de fixer l'arbre dans son support, généralement le sol. Les forces exercées sur la partie aérienne sont transférées vers la partie souterraine (Stokes *et al.*, 2005) par le tronc. Le système racinaire en interaction avec le sol fournit son ancrage à l'arbre. La stabilité de l'arbre repose sur un développement efficient du système racinaire. La stabilité mécanique d'un arbre est sa capacité à résister aux forces mécaniques, principalement son poids et le vent, tout au long de sa vie (James *et al.*, 2006). Ainsi, une des principales fonctions du système racinaire est de fournir un ancrage stable à l'arbre.

Architecture, topologie et distribution spatiale

Hallé *et al.* (1978) ont établi différents modèles architecturaux sur les parties aériennes des arbres à partir de 4 grands critères : la rythmicité de la croissance, le type de branchaison, la différenciation morphologique et la localisation des organes sexuels. Ils ont ainsi pu définir 22 modèles dont celui de Troll (ex : arbre de Judée, robinier, angélique...) ou celui de Rauh (ex : pin, sapin, merisier...).

Chez les arbres forestiers des régions tempérées, trois grandes catégories de systèmes racinaires ont d'abord été définies par Büsgen *et al.* (1929) basées sur la forme générale du système racinaire d'arbres adultes qui se différencient en particulier par la capacité à former des racines obliques :

- Les systèmes racinaires en cœur, dont les racines verticales, horizontales et obliques sont émises à la base de l'arbre (collet) comme chez le chêne rouge (*Quercus rubra L.*, Lyford, 1980), Fig. 2 (A).
- Les systèmes racinaires formant une plaque sol-racines dont les racines horizontales se développent à la base du tronc et entourent le système racinaire, comme l'épicéa de Sitka (*Picea sitchensis*, Coutts, 1983b). Des racines pivotantes sont émises de ces racines horizontales. Ces systèmes racinaires vont emprisonner du sol et, s'ils se déracinent, une plaque sol-racines sortira de terre, Fig. 2 (B).
- Les systèmes racinaires pivotants qui émettent une grosse racine verticale appelée pivot dans le prolongement de la tige qui ancre l'arbre à la manière d'un pieu, comme le pin maritime (*Pinus pinaster*, Danjon *et al.*, 1999a). Des racines horizontales sont insérées au niveau de la souche, équivalent souterrain du tronc pour les racines, sur lesquelles ramifient des pivots secondaires, Fig. 2 (C).

Une quatrième catégorie de système racinaire est définie par (Köstler *et al.*, 1968) dans sa classification qualitative des systèmes racinaires :

- les systèmes racinaires traçants qui émettent de grosses racines traçantes à partir de la souche, qui portent des pivots secondaires très courts ou qui n'ont pas de pivots secondaires. Ce dernier modèle ressemble au modèle pivotant, sans pivot (non représenté dans la Fig. 2).

Les racines traçantes haubanent en général la souche (Ennos, 1993).

Dans les régions tropicales, d'autres structures de systèmes racinaires d'arbres sont également présentes comme par exemple le système racinaire fasciculé (collerette de racines adventives latérales) de monocotylédones comme le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.) décrit par Jourdan & Rey, (1997). Il en est de même pour les systèmes racinaires possédant des racines aériennes développées comme les racines contreforts du ramboutan (*Nephelium ramboutan-ake* L., Crooks *et al.*, 1997), les racines échasses ou les pneumatophores des palétuviers (Pavlis & Jeník, 2000).

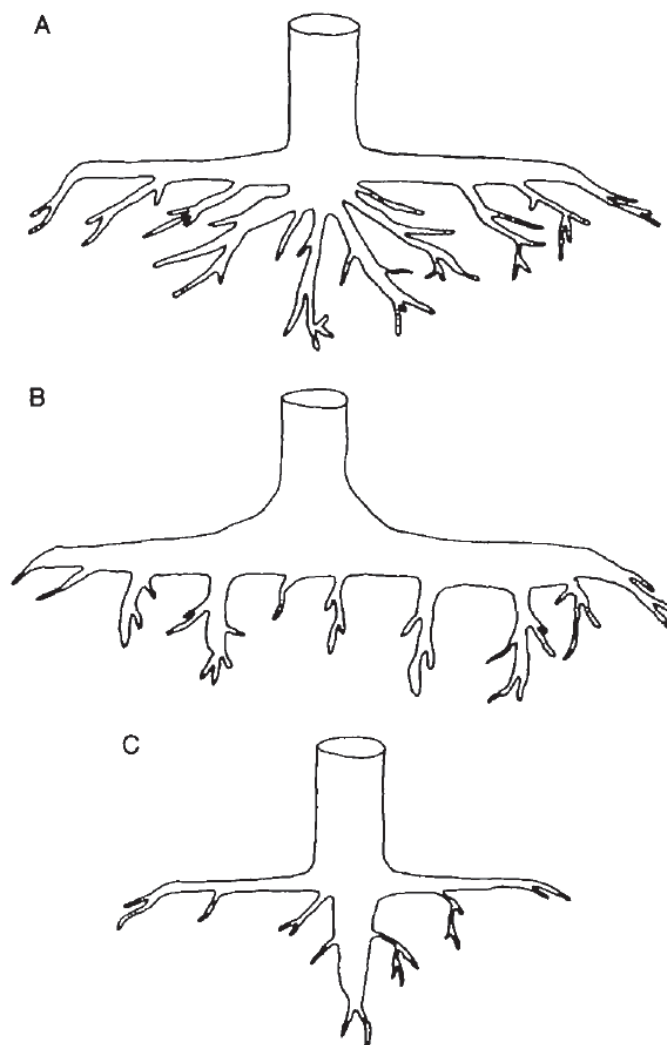


Fig. 2 Les 3 principaux modèles racinaires: (A) système en cœur, (B) système de plaque sol-racine avec de grosses racines traçantes et des pivots et (C) système racinaire pivotant avec un pivot important et de plus petites racines traçantes (Stokes & Mattheck (1996) d'après Köstler *et al.*, 1968).

La plupart des conifères européens développe un système racinaire pivotant qui se transforme en système à pivots multiples, alors que les espèces feuillues européennes ont un système racinaire en cœur (Köstler *et al.*, 1968; Stokes, 2002). Ce qui détermine par ailleurs la morphologie racinaire, ce sont la capacité à former spontanément des fourches et la capacité au développement retardé, c'est à dire l'apparition de nouvelles racines sur la charpente de racines plus âgées (Atger & Edelin, 1994). Ces deux propriétés ont une grande influence sur l'architecture racinaire.

L'architecture racinaire est décrite par la distribution géométrique des racines dans un espace à trois dimensions et par la topologie : l'agencement des éléments qui composent le système racinaire les uns par rapport aux autres.

Les racines formant le système racinaire, comme pour le système aérien, peuvent se décomposer en ordre de ramification. Le pivot est compté comme ordre I (racine dérivée du développement de la radicule). Les ordres II sont insérés latéralement sur l'ordre I puis les ordres III vont être insérés sur les ordres II et ainsi de suite selon la complexité du système racinaire.

L'analyse architecturale consiste à classer les différents axes composant la plante en fonction de leur morphologie, de leur position ou de leur dynamique de croissance (Barthélémy & Caraglio, 2007). Des classes ou types racinaires peuvent être définis selon différents critères tels qu'une longueur, un ordre d'apparition, une fonction (Kahn, 1977) ou à partir de l'inclinaison, de l'orientation (verticale ou horizontale) et de la profondeur (Jourdan & Rey, 1997; Danjon *et al.*, 1999a, 2005). Les catégories peuvent aussi être définies à partir du rôle (mécanique, hydrique, sexuel...) des axes dans la structure. La classification utilisée par Danjon *et al.* (2005) a ainsi été définie à partir du rôle mécanique supposé des axes.

Pour le système racinaire, le nombre de types d'axes dépend du développement de l'arbre (voir Fig. 3). Ainsi, un arbre au stade jeune peut être décrit par 5 ou 6 types racinaires (Collet *et al.*, 2006; Danjon & Reubens, 2008) et un arbre mature par 7 ou 8 types racinaires (Atger & Edelin, 1994; Jourdan & Rey, 1997; Danjon *et al.*, 2005).

En zone tempérée, la majorité des espèces émet un pivot et une couronne de racines traçantes insérées sur la souche (Burbidge, 1936). Ce pivot peut cesser de croître lorsque l'arbre atteint un certain stade de développement ou lorsque son développement est stoppé par un horizon impénétrable ou une nappe phréatique, l'allocation de biomasse est alors redirigée vers les racines latérales et leurs contributions respectives à l'ancrage de l'arbre évoluent (Köstler *et al.*, 1968). Pour des raisons d'échelle, l'efficacité de l'ancrage du pivot principal diminue à mesure que les arbres grossissent et le relais est alors pris par les racines latérales (Ennos, 1993).

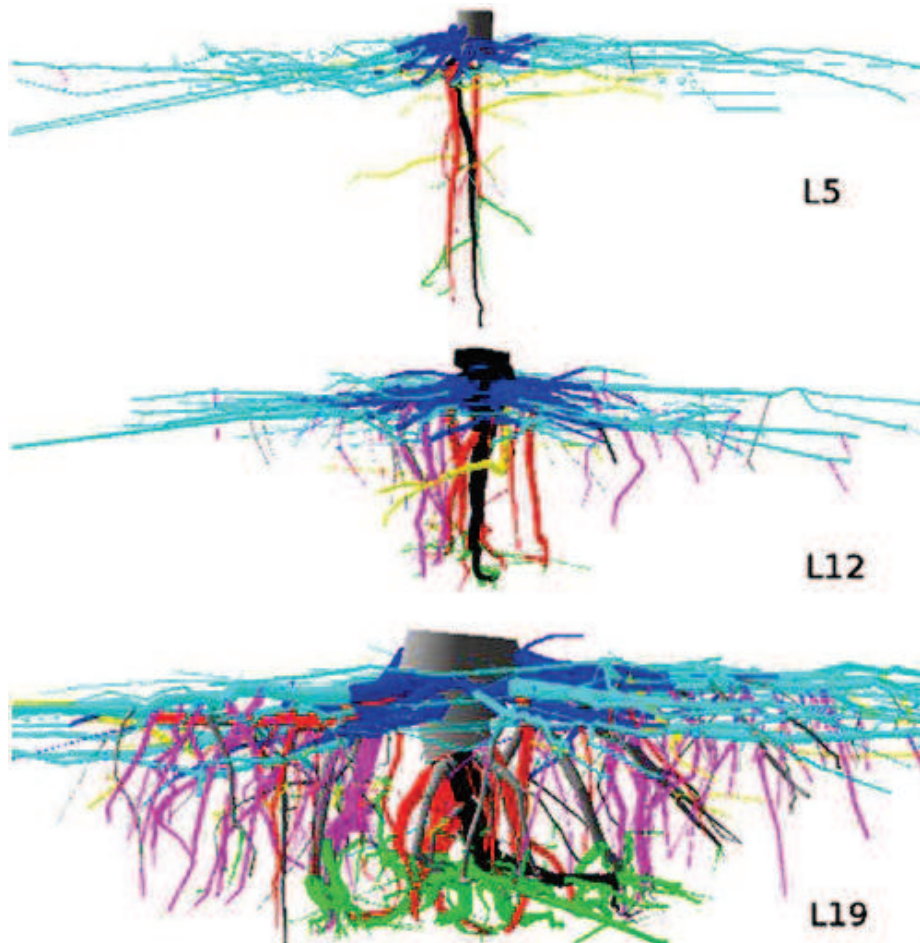


Fig. 3 Reconstruction 3D de pins maritimes provenant de la même parcelle mais à des âges différents : 5, 12 et 19 ans. Les racines sont colorées en fonction de leur compartiment : en gris la souche, en noir le pivot, en bleu foncé les racines traçantes dans la ZRT (Zone of Rapid Taper : zone de défilement rapide), en bleu clair, les racines traçantes hors ZRT, en rouge les pivots secondaires dans la ZRT, en violet les pivots secondaires hors ZRT, en jaune les racines intermédiaires, en gris les racines obliques et en vert les racines profondes. L5 : largeur de l'image 2.3m, L12 : 3m, L19 :3m. D'après Danjon *et al.*, (2013a).

Dans le cadre d'une étude sur la stabilité mécanique et l'acclimatation du système racinaire du pin maritime mature, une analyse architecturale a conduit à la définition de 6- types de racines dont trois ont été subdivisés en deux compartiments (Danjon *et al.*, 2005 - voir Fig. 4). La première racine émise, le pivot est divisé en deux sections : la souche (portion du pivot avec un large diamètre, Danjon *et al.*, 2005) puis le pivot proprement dit. Les racines de surfaces horizontales sont définies comme des racines traçantes. Ces racines traçantes sont fortement renforcées à leur insertion sur la souche, elles présentent donc une rapide croissance du diamètre lorsque l'on s'approche de leur insertion. La partie renforcée proximale, plus ou moins prononcée selon l'espèce et le type d'ancrage, est appelée ZRT (Zone of Rapid Taper : zone de défilement rapide) (Eis, 1974; Wilson, 1975). Ainsi ces racines traçantes peuvent être subdivisées en 2 sections : la ZRT et la partie hors ZRT. La ZRT peut-être définie de différentes manières (Cf. Danjon et Reubens 2008) : en fonction du défilement effectivement mesuré (Danjon *et al.* (2005)) ou par un rayon relatif au diamètre du tronc: le rayon de la plaque sol-racine mesure environ 2.5 fois le diamètre à hauteur de poitrine (DHP –DBH en anglais) (Weber & Mattheck, 2005), ce rayon relatif a été utilisé pour définir la ZRT. Les racines pivotantes insérées sur la souche et dans la ZRT sont distinguées des racines insérées au-delà de la ZRT car ces racines insérées sur la ZRT forment sur les arbres de plus de 20 cm de DHP une cage pouvant emprisonner une grande masse de sol et peser plusieurs tonnes chez un grand arbre. Ont aussi été distinguées les racines horizontales à profondeur

intermédiaire. Les racines à l'extrémité du pivot ou des pivots secondaires, sont définies comme des racines profondes. Cette profondeur peut être définie de différentes manières (Danjon & Reubens, 2008), de manière absolue, relative à la dimension des arbres ou relative à la profondeur d'enracinement. Ont aussi été distinguées les racines obliques (entre 30 et 60° par rapport à l'horizontale) qui s'insèrent au-dessus de la limite définie pour les racines profondes.

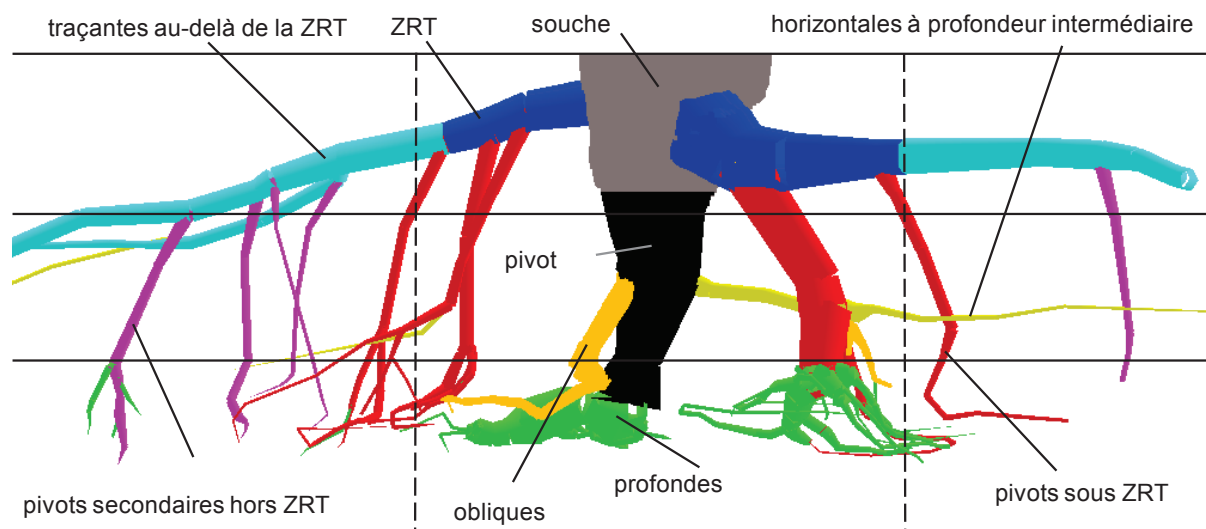








Fig. 4 Schéma des 9 compartiments racinaires du pin maritime sur podzol, définies par rapport à leur contribution mécanique potentielle. Les racines sont notamment classées à partir de la profondeur et de la distance radiale de leur point d'insertion en utilisant les limites indiquées sur le schéma. Reconstitution 3D à partir d'une sélection de racines mesurées sur un pin maritime de 50 ans. D'après Danjon et al. (2005).




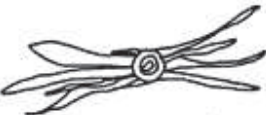


Caractérisation et mesures de l'architecture racinaire

Les premières mesures de l'architecture racinaire ont été des mesures de profondeur maximale d'enracinement et de surface en section des racines (CSA = "cross sectionnal area") à une distance et à une profondeur données sur des arbres à enrachement superficiel ou peu profond (Couotts, 1983b) puis sur des arbres à enrachement profond (Drexhage *et al.*, 1999).

Des indices qualitatifs ont été utilisés pour décrire le pivot et la structure des racines latérales sur les arbres jeunes. Il s'agit surtout des indices de Menzies sur le pivot principal et les racines de surface (Chavasse, 1978; Mason, 1985; Gautam *et al.*, 1999; Toral *et al.*, 2011 – Fig. 5). Des méthodes de numérisation 3D de l'architecture du système racinaire sont maintenant disponibles (Danjon *et al.*, 1999b), soit en utilisant un scanner laser, soit la tomographie aux rayons X, soit un radar sol (GPR), soit en utilisant une méthode semi-automatique avec un numériseur à champ magnétique. Le scanner laser fournit un nuage de points dans l'espace constituant le système racinaire. L'enveloppe des racines peut être reconstituée (Wagner *et al.*, 2010). Le scanner à rayon X et le GPR sont non destructifs, ils permettent donc une étude de la dynamique de la croissance des racines. Le scanner à rayons X ne peut cependant être utilisé que sur des plantes en pot, et le GPR ne peut être utilisé dans certains sols avec une certaine humidité, et beaucoup de problèmes liés à cette méthode ne sont pas résolus. De toute façon, à ce jour, et pour ces trois techniques, il n'y a pas de publication décrivant une extraction de données sous formes d'axes et de segment pouvant être utilisées pour une analyse architecturale.

SCORE	DIAGRAM	DESCRIPTION
0		Strong, dominant, well developed taproot
2		Stunted, slightly malformed, but still a definite taproot
4		Taproot distinctly hooked
6		Taproot quite badly hooked, but downward development still present
8		Taproot severely deformed into two or more fracture zones, but growth still downward
10		Taproot does not come below a horizontal plane, or no taproot at all. Subtract one point for each strong sinker present.

a.

SCORE	DIAGRAM	DESCRIPTION
0		Laterals on all four sides
2		Laterals in three quadrants
4		Laterals in two adjacent quadrants
6		Laterals in two opposite quadrants
8		Laterals in one quadrant
10		No significant laterals in any quadrant

b.

Fig. 5 Indices de Menziés. a. Indice de Menziés pour le pivot. La note est définie sur une échelle de 0 à 10 avec 0 pour un bon système racinaire pivotant puis des notes pour décrire différents types de déformation. b. Indice de Menziés pour les racines latérales. La note est définie sur une échelle de 0 à 10 avec 0 pour un bon système racinaire latéral puis des notes pour définir différents problèmes de répartition-et enfin une note 10 pour une absence de racines latérales. D'après Mason (1985).

Avec la méthode semi-automatique, un opérateur muni d'un capteur et d'un pied à coulisse mesure les coordonnées spatiales (XYZ) et le diamètre du début de chaque axe et de la fin de chaque segment de racine. Les segments sont définis de manière à décrire au mieux les changements de diamètre et les changements de direction des axes. Les coordonnées des points sont transmises à un ordinateur par l'intermédiaire d'un logiciel qui permet simultanément la saisie de la topologie, des diamètres et d'autres caractéristiques, la saisie est faite par un second opérateur. Les données sont codées au format MTG (Godin *et al.*, 1997), codage très polyvalent, lisible, non redondant et simple à corriger.

Les données de numérisation peuvent être analysées de façon sommaire, essentiellement par des répartitions de volume dans l'espace (e.g. Danjon *et al.*, 1999a,b; Di Iorio *et al.*, 2005; Nicoll *et al.*, 2006). Cependant, ces données gagnent à être analysées par analyse architecturale quantitative qui consiste à classer les racines par type, puis à calculer les propriétés et la distribution spatiale de chaque type de racines (Danjon *et al.*, 2005, 2013a).

Il est à noter une importante faiblesse dans les études des racines de structure, c'est que des portions de racines sont immanquablement perdues au moment de l'arrachage. Une méthode pour estimer le volume perdu de chaque racine lors du déterrage a été développée par Danjon *et al.* (2013a).

Adaptation au vent et distribution racinaire

La répartition circulaire des racines est un élément clé dans l'ancrage des arbres (Crook & Ennos, 1996; Coutts *et al.*, 1999; Danjon *et al.*, 2005). Cette répartition par rapport au vent dominant ou à la direction générale d'inclinaison des troncs suite à une tempête a été principalement étudiée en examinant le centre de gravité de la biomasse dans le système racinaire (par exemple : Coutts, 1983b; Coutts *et al.*, 1990; Quine *et al.*, 1991; Nicoll & Ray, 1996; Mickovski & Ennos, 2003a) ou la distribution circulaire de la surface en section des racines traçantes (Nicoll *et al.*, 1995). La répartition circulaire a également été étudiée par des indices d'homogénéité (Mardia & Jupp, 2000, Toral *et al.* 2011). Harrington & DeBell, (1996) ont étudié l'hétérogénéité de la somme des CSA par quartiers définis selon les quatre points cardinaux. Nielsen (1990) a mesuré le plus grand angle entre les racines traçantes. Toutefois, pour caractériser l'effet d'un stimulus mécanique dans une direction, ayant pour conséquence soit une acclimatation soit une défaillance d'ancrage, une analyse directionnelle définissant les caractéristiques des racines au vent (dans la direction opposée à la force du vent), sous le vent (direction du vent) ou perpendiculaire au vent par type de racine (Danjon *et al.*, 2005) est plus susceptible de fournir une description appropriée du système racinaire par rapport aux stimuli mécaniques subis par l'arbre. Nielsen (1990) a ainsi analysé la somme des CSA des racines traçantes au niveau de la limite externe de la ZRT dans le vent, et à leur insertion sur la souche sous le vent, en fonction de la direction de treillage qui était aussi celle des vents dominants et des vents de tempête.

La stabilité des arbres à enracinement superficiel peut être considérablement réduite s'il y a peu de racines dans un des 2 secteurs dans la direction du vent (Coutts, 1983b; Nielsen, 1990). Coutts *et al.* (1999) distinguent 2 types d'asymétries au niveau de la distribution des racines traçantes : les asymétries de type I où la distribution des racines traçantes est régulière mais le diamètre de ces racines varie et les asymétries de type II où la distribution des racines traçantes est irrégulière

mais le diamètre de ces racines est homogène (voir Fig. 6). Les asymétries de type I peuvent être causées par la microtopographie (Coutts *et al.*, 1999), une pente (Nicoll *et al.* 2006, Danjon *et al.* 2013) ou plus généralement par des facteurs environnementaux tels que le prélèvement de l'eau et des nutriments (Mickovski & Ennos, 2002). Les asymétries de type II ont plutôt pour origine des obstacles dans le sol, l'herbivorie ou la perturbation du schéma architectural par la plantation.

Les plantes modifient constamment leur croissance aérienne et racinaire en réponse à des stimuli mécaniques (Stokes *et al.*, 1997; Moore, 2000) et à leur environnement en général ; ce phénomène est appelé thigmomorphogénèse (Mouliia, 2013). On observe alors une augmentation de la croissance radiale en fonction de la sollicitation (Nicoll *et al.* 1996). Ainsi, lorsque la sollicitation mécanique n'est pas répartie de façon homogène (direction du vent), la croissance radiale des racines est fonction de leur positionnement dans la structure (Coutts, 1983b; Nicoll & Ray, 1996). Coutts *et al.* (1999) distinguent ce renforcement racinaire comme une asymétrie de type I (voir Fig. 6). La force d'ancrage augmente linéairement avec l'exposition au vent (Nicoll *et al.*, 2008) ce qui a été vu sur les arbres de lisière comparés aux arbres à l'intérieur du peuplement (Cucchi *et al.*, 2004). L'allocation peut ainsi être optimisée pour assurer une meilleure stabilité des arbres (Nicoll *et al.*, 1995; Stokes *et al.*, 1998; Danjon *et al.*, 2013b).

La résistance en traction d'une racine est proportionnelle à la surface en section. En revanche, la résistance en flexion est proportionnelle au cube du diamètre dans le sens de la contrainte multiplié par le diamètre perpendiculaire à la contrainte. Ainsi, il a été très souvent observé qu'une contrainte mécanique en flexion entraîne une croissance secondaire anisotrope qui produit une modification de la forme de la racine (Crook & Ennos, 1996; Coutts *et al.*, 1999; Weber *et al.* Mattheck, 2005) : la surface en section obtenue pouvant ressembler à un I ou à un T (Nicoll & Ray, 1996; Coutts *et al.*, 1999 – Fig. 7) augmentant ainsi, pour une surface en section donnée, la résistance à la flexion de la racine (Nicoll & Dunn, 2000). Un renforcement des traçantes proches de la souche a aussi été observé, définissant la ZRT (zone proximale des racines traçantes) (Nicoll & Ray, 1996; Coutts *et al.*, 1999; Nicoll & Dunn, 2000; Danjon *et al.*, 2005).

Ces deux types de renforcement de cette zone fortement sollicitée en flexion augmentent de manière générale la rigidité de la plaque sol-racines (Nicoll & Ray, 1996).

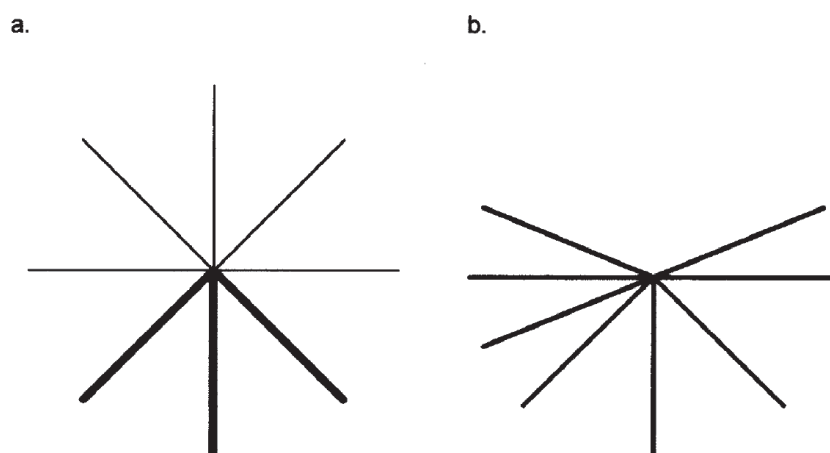


Fig.6 Asymétries des racines traçantes d'un arbre à système racinaire de profondeur superficielle. a. type I distribution régulière avec variation du diamètre des racines traçantes, b. type II distribution irrégulière mais diamètre homogène des racines traçantes - dans Coutts *et al.* (1999)

Différents paramètres influencent directement le développement du système racinaire.

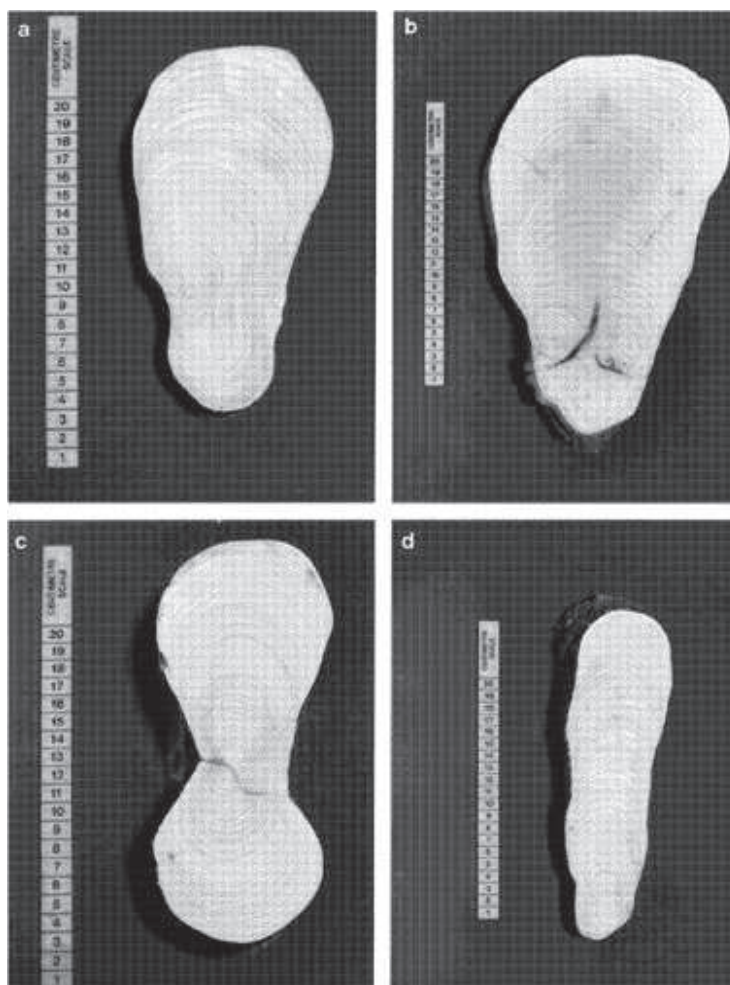


Fig.7 Section de racines montrant une ovalisation en forme de "T" (a) et (b), en forme de "I" (c) ou de "barre" ("slab shape") (d) – dans Nicoll and Ray, (1996).

Influence du sol, du travail du sol, du conteneur et des méthodes de plantation

Le sol a souvent une structure hétérogène avec différents horizons plus ou moins pénétrables pour les racines (comme par exemple la présence d'un horizon induré (alios) dans certains podzols landais), des pierres, une nappe phréatique, des débris enfouis de végétaux, d'autres racines et souches, une répartition hétérogène en nutriments qui vont influencer la répartition et le développement des racines. L'architecture racinaire d'un génotype s'exprime de façon optimale dans un sol sans facteurs limitants (Köstler *et al.*, 1968).

Moore (2000) a montré, en utilisant la technique du treuillage, que la résistance mécanique de pins (*P. radiata*) de 20 cm de DHP dépend du type de sol sur lequel ils grandissent (bien que l'auteur n'ait pas treuillé dans la direction du vent). Toral *et al.* (2011) confortent ces résultats en comparant des *P. radiata* poussant dans différents types de sols et ayant subi une tempête. Ils démontrent grâce à un indice de déformation du pivot (Menziés) que les pivots les plus tordus sont observés sur les systèmes racinaires ayant poussé dans les sols sableux. Pourtant ces sols ne devraient pas présenter de résistance à un bon enracinement et un autre paramètre en est peut-être la cause.

La pénétration des racines dans le sol et leur croissance dépendent de la densité du sol, de sa structure ainsi que de son taux d'humidité (Bengough & Mullins, 1990; Goodman & Ennos, 1999).

De plus, l'effet du type de sol sur le développement racinaire dépend de la génétique de l'arbre. Par exemple, le chêne sessile *Quercus petraea*, contrairement au hêtre *Fagus sylvatica*, peut développer des racines profondes dans des sols difficiles comme les sols argileux à horizons hydromorphes ou compactés (Lebourgeois & Jabiol, 2002) alors que dans les sols peu profonds (dus à de l'argile de décarbonatation sur calcaire), *F. sylvatica* va s'acclimater en développant une plaque sol-racines très large, comme le pin maritime (Danjon et al, 2005), ce que ne fera pas *Q. petraea* (Lebourgeois & Jabiol, 2002).

Différentes déformations des racines traçantes et du pivot ont été notées sur des plants issus de conteneurs tels que des racines enroulées, ou groupées en forme de J ou L ou encore sans pivot principal, pour les déformations principales (Grene, 1978; McMinn, 1978; Sutton, 1978; Burdett *et al.*, 1986; Sundström & Keane, 1999; Ortega *et al.*, 2006; Robert & Lindgren, 2006). Ces déformations étaient la cause d'une répartition des racines traçantes ni circulaire, ni homogène (Halter *et al.*, 1993; Lindström & Rune, 1999). En comparaison, les arbres issus de semis ou de régénération naturelle présentaient des taux de déformations plus faibles et une couronne de racines traçantes plus homogène (Burdett *et al.*, 1986; Harrington *et al.*, 1989; Lindström & Rune, 1999; Plourde *et al.*, 2009). Dans ces études, il s'agissait de conteneurs ancienne génération, favorisant un enroulement des racines : "paperpots" ou conteneurs rigides à parois pleines. Les conteneurs ont évolué afin de réduire le nombre de déformations.

Le développement des racines de surface pouvait être limité par le labour (Savill, 1976; Hendrick, 1989). Les sillons de charrue altéraient le développement des racines traçantes (Coutts, 1986). En sol superficiel (peaty gley en Ecosse), les racines épaisses traçantes ne semblaient pas capables de traverser les sillons de charrue et s'ovalisaient (Savill, 1976; Deans, 1981) et le système racinaire était moins développé dans cette direction (Coutts *et al.*, 1990). La présence de souches du peuplement précédent, à proximité des arbres, gênait également le développement racinaire (Quine *et al.*, 1991).

Sur certains sites, Mason (1985), Mason *et al.* (1988) et Toral *et al.* (2011) constataient que le sous-solage réduisait l'inclinaison des arbres mais pouvait également l'augmenter si cela améliorait le développement aérien au détriment du souterrain (Mason, 1985).

Mesure des paramètres liés à la stabilité

Il est important de noter que la contribution des différentes catégories de racines à l'ancrage va dépendre du type de système racinaire. Cette partie a été structurée en fonction de la dimension des arbres et du type architectural du système racinaire.

La qualité de l'ancrage est un phénomène complexe et dépend de multiples facteurs (Danjon *et al.*, 2005; Stokes *et al.*, 2005). Pour définir les composants importants du système racinaire permettant un bon ancrage de l'arbre, trois méthodes complémentaires d'évaluation de l'ancrage ont été utilisées :

- Le treuillage statique
- Les mesures d'écart à la verticalité du tronc ou de dégâts après tempête
- La simulation de treuillage avec des modèles informatiques de systèmes racinaires mesurés ou simplifiés.

Le treuillage statique

Des essais de treuillage statique ont permis de déterminer pour une espèce selon un type de sol et une dimension donnée la résistance maximale au déracinement de ces arbres. Fraser (1962) et Fraser & Gardiner (1967) ont été les premiers à mesurer la force nécessaire au déracinement d'un arbre. Le treuillage se faisait généralement dans une direction donnée à l'aide d'un câble relié à un treuil, avec une mesure de la force exercée pour incliner le tronc soit jusqu'à un certain point (inclinaison de l'arbre à 30, ou 45°), soit jusqu'au chablis (Papesch *et al.*, 1997; Stokes, 1999; Moore, 2000; Peltola *et al.*, 2000; Mickovski & Ennos, 2002, 2003; Cucchi *et al.*, 2004; Nicoll *et al.*, 2005; Stokes *et al.*, 2005). Les vents dominants n'ont pas toujours été pris en compte dans la direction de treuillage alors que l'arbre s'acclimatait aux sollicitations du milieu (Stokes *et al.*, 1995; Nielsen, 1990) et que la répartition circulaire de ses racines traçantes est rarement symétrique, l'arbre pouvant opposer une résistance différente selon la direction du treuillage.

Des arbres de dimensions différentes et provenant de plusieurs espèces ont été treuillés. Seulement quelques études ont corrélé des données mécaniques à l'architecture racinaire (Coutts, 1983b, 1986; Crook & Ennos, 1996; Stokes *et al.*, 1997, 2005; Stokes, 2002; Mickovski & Ennos, 2003; Khuder *et al.*, 2007). Les composantes importantes pour l'ancrage de systèmes racinaires matures ont été étudiées en combinant treuillage statique et réalisation de tranchées (Coutts, 1983b; Crook & Ennos, 1996; Ghani *et al.*, 2009, Nielsen, 1990).

Ainsi, suite à des essais de treuillage et de creusement de tranchées proches des arbres sur des épicéas de Sitka (*Picea sitchensis*), Coutts (1986) a pu déterminer 4 grandes composantes de l'ancrage d'arbres matures à enracinement superficiel avec leur contribution : la résistance en tension des racines au vent (54%), le poids de la plaque sol-racines (31%), la résistance en flexion des racines sous le vent (8%) et la résistance à la rupture du sol sous la plaque sol-racines (7%).

Ghani *et al.* (2009) ont montré que pour des arbres tropicaux de 21 cm de DHP de la famille des Myrtaceae (*Eugenia grandis*), la dimension du tronc, la profondeur d'enracinement et la taille de la plaque sol-racines étaient corrélées avec le moment critique de renversement.

Selon les dimensions des arbres, Cucchi *et al.* (2004) ont montré, par des essais de treuillage statiques de pins maritimes, que les arbres de plus faibles dimensions peuvent céder dans la souche ou le tronc avant qu'ils ne se déracinent, la résistance de l'ancrage étant supérieure à la résistance du tronc.

Ces mesures de treuillage en statique permettent de déterminer, dans une direction déterminée, la résistance maximale au déracinement d'un arbre. Le vent exerce au contraire des sollicitations dynamiques et les essais de treuillages ont donc tendance à surestimer la résistance maximale des arbres au déracinement.

Les mesures d'écart à la verticalité du tronc ou de dégâts après tempête

La relation directe entre architecture racinaire et endommagement de l'ancrage dû au vent (déracinement, inclinaison ou déformation à la base du tronc) a été peu étudiée car il est difficile de prouver que tous les arbres ont subi les mêmes caractéristiques de l'aléa. Néanmoins, il s'agit de comparer la structure de systèmes racinaires d'arbres ayant résisté à la tempête et celle d'arbres penchés ou déracinés par la

tempête. Les méthodes de mesure et d'analyse adoptées dans la littérature publiée sur ce sujet n'ont souvent pas permis de définir le rôle de chaque type de racine. En particulier, les mesures globales d'hétérogénéité de la distribution circulaire ne permettent pas de bien caractériser cette hétérogénéité dans un contexte où la contrainte et l'acclimatation sont directionnelles (Danjon & Reubens, 2008).

Des pins maritimes (*P. pinaster*) matures de 35 cm de DHP, à enracinement profond (1 m) intact après tempête, possédaient une structure en forme de cage rigide formée par la ZRT, le pivot, les pivots secondaires sous cette ZRT et les racines profondes emprisonnant ainsi une grande masse de sol et pouvant peser plusieurs tonnes (Danjon *et al.*, 2005). Pour résister à la flexion sous le vent au niveau de la "charnière" (le centre de rotation – Centre Of Rotation (COR) en cas de chablis), quelques racines traçantes de forts diamètres portant de gros pivots secondaires étaient présentes, dont un pivot secondaire de fort diamètre formant une sorte de béquille sous le vent. La localisation du centre de rotation de l'arbre est influencé par la morphologie du système racinaire (Ennos, 1993 ; Crooks *et al.*, 1997). La cage était haubanée au vent par de nombreuses racines traçantes ramifiées. Au contraire, les arbres déracinés avaient, en général, un volume racinaire faible dans les secteurs au vent ou sous le vent, dû notamment à de grands secteurs sans racines.

Chez de jeunes pins maritimes de 4,5 cm de DHP en moyenne, les arbres inclinés avaient un pivot principal peu développé, une faible profondeur d'enracinement et un faible volume de racines profondes (Danjon *et al.*, 1999a) comparés aux arbres droits.

Pour de jeunes pins radiata (*P. radiata*) de 3.5 à 11.8 cm de DHP, ayant poussé sur différents types de sol, la probabilité du risque d'inclinaison des arbres diminuait pour les arbres ayant un pivot vertical et dominant (Toral *et al.*, 2011). Le rôle des traçantes n'a pu être déterminé, car l'analyse utilisée ne le permettait pas.

L'ensemble de ces études montrent que pour les arbres de quelques mètres de haut, le rôle du pivot est prépondérant pour l'ancrage.

La simulation de treuillage avec des modèles informatiques de systèmes racinaires mesurés ou simplifiés.

La modélisation à différentes échelles (du peuplement à l'arbre) du comportement mécanique d'arbres de dimensions différentes et soumis aux vents s'avère vite complexe en regard au nombre de paramètres pouvant intervenir dans le volis ou l'inclinaison et le déracinement des arbres.

Des modèles empiriques pour prédire la force d'ancrage d'épicéas de Sitka à partir de caractéristiques de l'arbre, du sol et de la plaque sol-racines ont été développés (Achim & Nicoll, 2009). Des modèles mécanistes utilisant des reconstitutions de systèmes racinaires réels ou des systèmes racinaires simplifiés ont été mis au point à partir de la méthode des éléments finis. Une allocation de biomasse ou une interaction avec un type de sol à la granulométrie spécifique ont pu être testées. Ainsi, Dupuy *et al.* (2005) ont montré qu'une racine ramifiée avait une meilleure résistance à l'arrachement en tension comparée à une racine non ramifiée.

La modélisation en éléments finis du comportement mécanique d'un système racinaire simple dans un sol homogène a montré l'importance à la fois du type de sol

et de l'architecture racinaire (Fourcaud *et al.*, 2008). Rahardjo *et al.* (2009) ont montré que la cohésion du sol influençait la stabilité des arbres. Dans les sols argileux à forte cohésion, ce sont les racines les plus longues (si elles sont plus longues que le pivot) qui déterminent la taille de la plaque sol-racines. Les racines sous le vent s'enfoncent dans le sol, et l'axe de rotation est situé en dessous du tronc. Dans les sols sableux à faible cohésion mais à forte friction, toutes les racines contribuent à l'ancrage. Les contraintes mécaniques les plus importantes sont enregistrées dans les racines traçantes sous le vent qui s'appuient sur le sol au lieu de s'y enfoncer, ce qui fait que la rotation se fait autour de l'endroit où ces racines sous le vent plient, la charnière. Si les racines traçantes sont coupées ou enlevées, la taille de la plaque sera définie par la profondeur du pivot.

Les arbres qui ont des plaques sol-racines rigides grâce à la croissance en épaisseur de leurs racines de structure augmenteront leur résistance au déracinement (Blackwell *et al.*, 1990; Ray & Nicoll, 1998).

La résistance d'un modèle architectural au déracinement est dépendante du type de sol. En effet, Dupuy *et al.* (2005) ont modélisé le comportement mécanique des 4 grands modèles racinaires en sols argileux et en sols sableux. Ils ont montré que les systèmes racinaires en cœur étaient plus résistants dans les sols argileux alors que dans les sols sableux, c'étaient les systèmes racinaires pivotants les plus résistants (Fig. 8), les racines obliques ayant une faible contribution mécanique à l'ancrage dans ce type de sol (Danjon *et al.*, 2005).

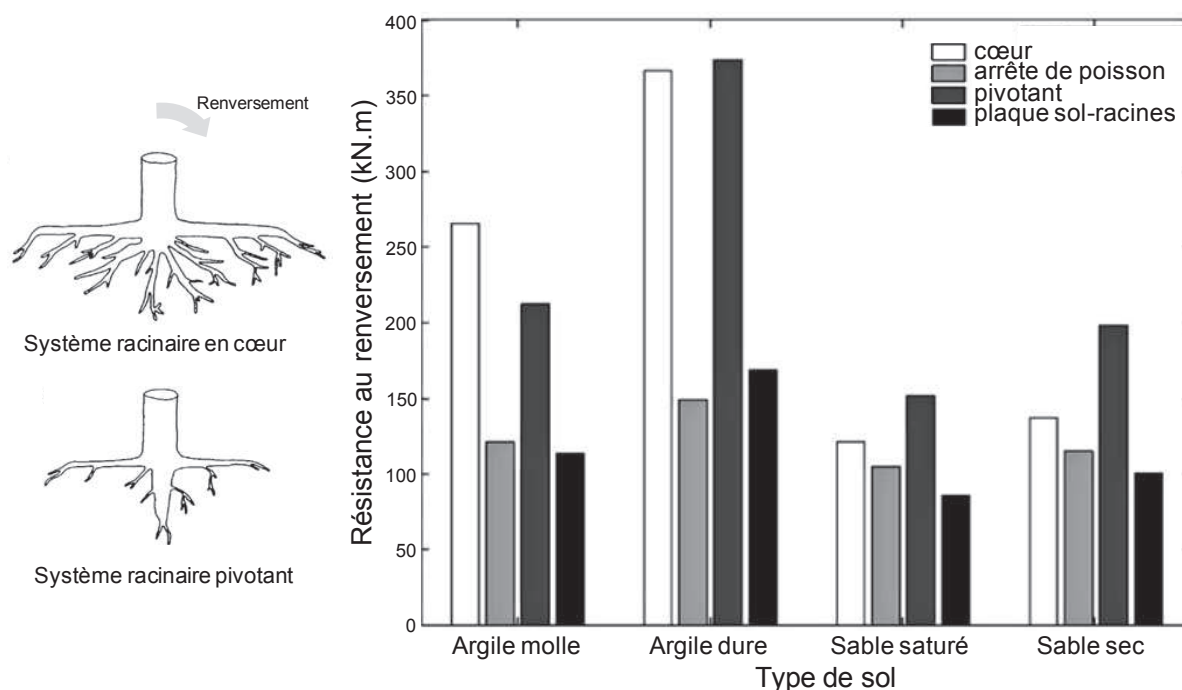


Fig.8 Résistance au renversement maximal de 4 modèles architecturaux de systèmes racinaires dans 4 sols théoriques. D'après Dupuy *et al.* (2005).

Les trois méthodes ci-dessus sont donc complémentaires. Le treuillage statique, permet de mesurer la résistance maximale de l'ancrage d'un arbre in situ et de façon standard, mais ne reproduit pas les sollicitations d'une tempête, car ces sollicitations sont dynamiques et peuvent durer plusieurs heures. Lors d'essais de flexion en statique, l'ablation éventuelle de certaines catégories de racines permet d'évaluer le rôle de celles-ci (Coutts, 1986; Ghani *et al.*, 2009). Il existe également des essais de flexion en dynamique pour évaluer des éléments architecturaux aériens dans les différents types d'amortissement (Sellier & Fourcaud, 2005; James *et al.*, 2006).

Les mesures post-tempête nécessitent l'occurrence d'une tempête, et ne prennent pas seulement en compte la résistance de l'ancrage. Elles dépendent de la structure du peuplement, des écoulements, de la position et de la taille relative de l'arbre dans le peuplement. En comparant l'architecture racinaire d'arbres ayant résisté à la tempête (arbre non incliné à la base du tronc) et d'arbres penchés ou chablis il est néanmoins possible de déterminer l'importance de chaque composante dans l'ancrage. Enfin la modélisation biomécanique de l'ancrage, en particulier, la simulation de treuillage, permet d'avoir accès à la dynamique des contraintes et des ruptures de racines dans le temps, et d'évaluer l'importance des différents compartiments. Il est possible d'utiliser dans ces simulations des modèles simplifiés de racines et de tester la présence/absence de certains compartiments pour déterminer leurs rôles. Ces modèles font une approximation de la réalité en la simplifiant ; les expérimentations réelles de treuillage permettent d'en assurer la calibration ou la validation.

Evolution de la stabilité en fonction des dimensions

Ainsi les structures permettant un ancrage optimal de l'arbre varient selon les types de systèmes racinaires mais également des dimensions des arbres (comme par exemple l'importance de certains compartiments pour des pins de 4,5 cm de DHP et d'autres pour des pins de 35 cm DHP Danjon et al. (1999a) et (2005), voir Fig. 3). Les pins matures étudiés par Danjon et al. (2005) avaient une plaque sol-racines et une profondeur d'enracinement variable. Les arbres jeunes étudiés par Danjon et al. (1999a) n'avaient pas de plaque sol-racines et avaient un système pivotant (bien que non-étudiés post-tempête). Les *P. radiata*, étudiés par Toral *et al.*, (2011) grâce à un indice de Menziés, permettaient de souligner l'importance du rôle du pivot pour de jeunes arbres. Des arbres de dimension intermédiaire à enracinement profond n'ont pas été étudiés post tempête d'un point de vue architectural et mécanique. Il y a seulement eu des essais de treuillage pour lesquels les méthodes de mesure et d'analyse des systèmes racinaires ne permettent pas vraiment de déceler quelles sont les propriétés du système racinaire qui empêchent la verse.

Chez les arbres de dimension réduite, le modèle racinaire permettant le meilleur ancrage est un pivot principal long et droit entouré par des racines traçantes et se comportant comme un pieu haubané (Ennos, 1993). Les racines profondes insérées sur le pivot limitent la rotation du pivot et déplacent le centre de rotation (COR) de l'arbre vers le bas (Ennos, 1993; Crook *et al.*, 1997). Pour les arbres matures, une plaque sol-racines pouvant peser plusieurs tonnes est le système le plus efficace (Ennos, 1993). Pour le pin radiata et le pin maritime, la résistance au déracinement est directement liée à la taille de la plaque sol-racines (Moore, 2000; Cucchi *et al.*, 2004).

Objectifs de la thèse

Les composantes importantes liées à l'ancrage d'arbres matures à enracinement profond de type système racinaire à plaque sol-racines sur sol sableux ont été décrites post-tempête par Danjon et al. (2005) de façon précise, grâce à une mesure complète de l'architecture et à la première analyse architecturale quantitative sur système racinaire entièrement numérisé. Les composantes pour l'ancrage de jeunes arbres à enracinement profond sur sol sableux de type système racinaire pivotant ont été décrites sans analyse architecturale par Danjon et al. (1999a) en utilisant l'écart à

la verticalité du tronc comme indicateur de la stabilité. Les composantes liées à l'ancrage d'arbres de tailles intermédiaires ont également été observées en partie grâce à des tests de treuillage réalisés par Crook et Ennos (1996) et Mickowski et Ennos (2002, 2003a). Sur ces trois articles, la description de l'architecture racinaire est assez succincte, ou la structure des arbres est particulière (un gros pivot et de fines racines traçantes), et n'est pas appropriée pour déterminer le rôle de chaque composant dans l'ancrage.

L'ancrage des racines dans le sol est une des composantes de la stabilité mécanique de l'arbre. Le massif des Landes est composé de peuplements équiennes (ayant le même âge) et les composantes importantes pour l'ancrage des arbres dépendent de leurs dimensions. **Le premier objectif de la thèse (I)** était de déterminer, sur des arbres d'une hauteur proche de 8 m ayant subi une tempête, quelles étaient les composantes qui permettaient un bon ancrage afin de pouvoir relier à un stade donné une architecture et une qualité d'ancrage. Aucun des arbres du peuplement n'était renversé, mais ces arbres avaient atteint leur profondeur d'enracinement maximale et présentaient un système racinaire complexe – arbres d'environ 8 m de haut.

Les facteurs pouvant influencer le développement du système racinaire sont les suivants : la génétique (espèce, provenance, variétés des arbres), les caractéristiques du sol et la sylviculture au sens large. La sylviculture propose différentes techniques d'établissement des peuplements pouvant modifier l'ancrage : en particulier le mode de régénération (utilisation de graines ou de plants élevés en pépinière), le type de préparation du sol (labour en plein ou en bande et direction des lignes de plantation), la date d'installation, les entretiens dans l'interligne et les dépressages dans les premières années du peuplement. Ainsi une révolution sylvicole classique pour du pin maritime dans les Landes de Gascogne se fait en une quarantaine d'années et suit différentes étapes (voir Fig. 9).

La répartition des racines traçantes peut être modifiée par la géométrie et la nature du sol (Savill 1976; Wilson and Pyatt 1984; Coutts 1986; Hendrick 1989). Ainsi le type de labour peut affecter cette répartition. Le pin maritime forme une cage sol-racines au stade adulte qui peut peser plusieurs tonnes. Celle-ci dépend de la rigidité des racines dans la ZRT, des pivots secondaires insérées sur celles-ci, du pivot et des racines profondes (Danjon et al., 2005). **Un deuxième objectif (II)** était de voir l'influence de la microtopographie liée aux différents labours sur (a) la répartition des racines traçantes et la stabilité (b) le développement, l'altitude et la trajectoire des racines traçantes et la ramification en pivots secondaires.

Le pin maritime ne présente pas la capacité à former spontanément des fourches, ni la capacité au développement retardé (Atger & Edelin, 1994). Il est donc particulièrement sensible aux perturbations pouvant altérer au stade jeune son système racinaire. L'installation des arbres dans les premières années doit donc permettre un développement optimal du système racinaire.

Un autre objectif (III) était d'étudier la mise en place de l'architecture racinaire et la résilience aux perturbations du pin maritime, à travers l'influence des pratiques sylvicoles en cours sur le massif landais sur la mise en place et le développement du système racinaire.

Le quatrième objectif (IV) était de prédire si un arbre jeune a le potentiel de développer un ancrage de qualité au stade adulte, sachant que les contraintes agissant sur le système racinaire évoluent avec la dimension des arbres (e.g. Weber et Mattheck, 2005). Chez l'épicéa de sitka, les racines les plus importantes émises

par les arbres au stade jeune correspondent souvent aux racines de structures d'arbres de dimensions plus importantes (Coutts, 1983a). Le développement des racines les 3-4 premières années sera d'autant plus déterminant pour l'ancrage de l'arbre adulte chez le pin maritime, car nous l'avons vu, cette espèce ne faisait pas de développement retardé. La structure n'évolue alors que par la modulation de la croissance en diamètre.

Par ailleurs, pour pouvoir mesurer et analyser de façon précise les systèmes racinaires de différentes dimensions, de nouvelles méthodes d'excavation, de mesures et d'analyses ont été développées.

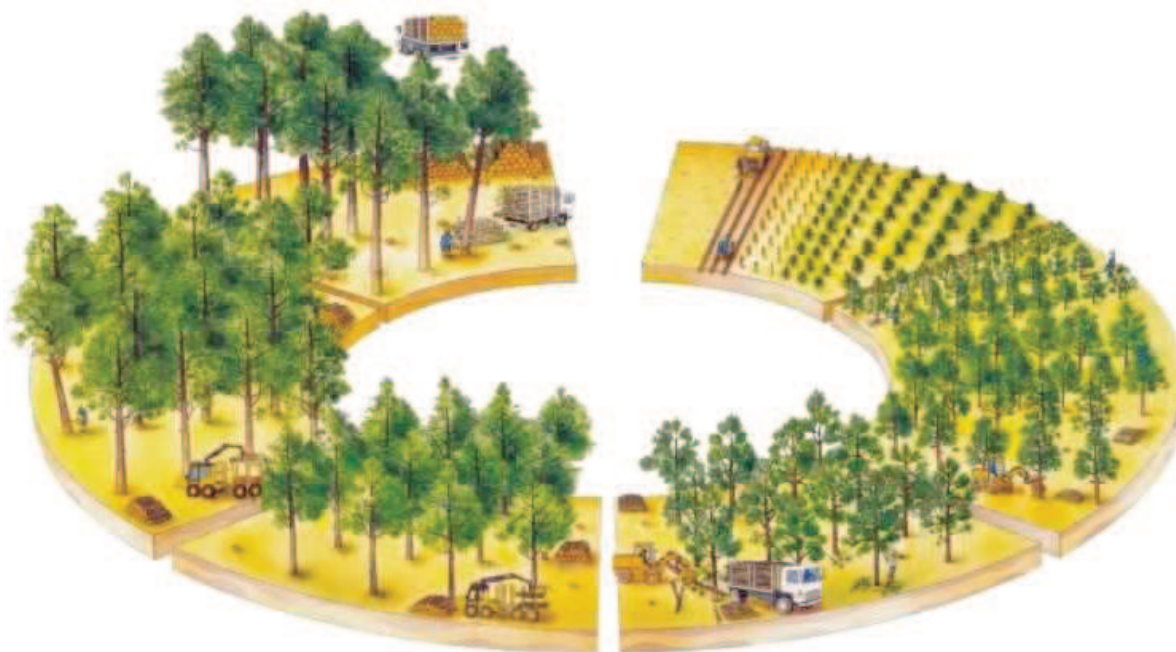


Fig.9 Schéma classique de culture du pin maritime (site Internet de la DDAF Landes).

Cette thèse est organisée en six chapitres principaux. Ce premier chapitre introductif dresse une synthèse bibliographique des recherches portant sur le développement racinaire et la stabilité face au vent.

Pour le second chapitre de cette thèse (objectif I), nous nous sommes servis des dégâts occasionnés par la tempête Klaus, pour déterminer sur des arbres de dimension intermédiaire à enracinement profond sans plaque sol-racines mesurés 3 ans après la tempête, quelles étaient les composantes principales de l'ancrage. Pour cela, quatre peuplements non-expérimentaux et issus de différents types de labour ont été étudiés. Nous avons sélectionné des arbres ayant subi la tempête Klaus, soit plantés soit semés, et présentant différentes inclinaisons basales. L'architecture des systèmes racinaires a été mesurée précisément en utilisant un numériseur 3D. Nous avons reconstitué les sections de racines perdues à l'arrachage grâce à une technique d'estimation définie dans Danjon *et al.* (2013a). Une analyse architecturale quantitative a été faite. Nous avons estimé directement des résistances à la flexion et à la traction en des points précis du système racinaire.

Dans le troisième chapitre (objectif II a), nous avons approfondi l'étude menée au chapitre précédent sur l'influence du labour en bande et la direction de la ligne de

plantation sur le développement du système racinaire. Nous avons travaillé dans trois peuplements établis après un labour en bande dont les lignes étaient parallèles ou perpendiculaires au vent dominant en échantillonnant des arbres de tailles variées. La microtopographie créée par le travail du sol à l'installation affecte la géométrie du système racinaire, pouvant influencer sa résistance au vent. Nous avons mis en place une nouvelle technique d'arrachage en ciblant les composants clés de la stabilité ainsi qu'une nouvelle méthode de mesure d'architecture 3D sans numériseur. Pour cela nous avons défini et utilisé une procédure rapide d'arrachage nous permettant de récupérer 61 arbres en 5 hommes/jour. Nous avons conçu une méthode de mesures simplifiées de l'architecture sur le terrain en utilisant un dispositif que nous avons appelé "raciporteur".

Dans un quatrième chapitre (objectif II b), nous avons étudié l'influence de la microtopographie sur le développement racinaire : chaque type de travail du sol produit une microtopographie caractéristique. Nous avons étudié l'influence de la topographie sur la trajectoire des racines traçantes et l'émission des pivots secondaires. Nous avons aussi mis en relation la distribution spatiale des blessures dues au rouleau landais (outil d'entretien des peuplements et broyant la végétation adventice) avec la microtopographie du sol. Cette étude a été réalisée sur les arbres des deux premiers chapitres ainsi que sur un jeu additionnel de données de 12 arbres de 5 ans arrachés dans un peuplement issu d'un labour en bandes sans entretien des interlignes. La microtopographie a été mesurée finement au numériseur 3D et les systèmes racinaires ont été mesurés directement sur le terrain en ne détarrant que les racines traçantes afin d'avoir précisément leurs positions dans le sol et leurs altitudes.

Comme nous l'avons vu précédemment, de par ses propriétés, le système racinaire du pin maritime mature est essentiellement défini par la structure établie à l'âge de 2 ou 3 ans. Nous allons voir dans un cinquième chapitre (objectif III), l'influence de déformations (de l'ordre I et des racines insérées sur la souche) sur le développement du système racinaire et leur influence sur l'architecture racinaire de l'arbre. Les architectures racinaires 3D de 300 arbres de 3 à 5 ans provenant de 18 peuplements présentant différents itinéraires sylvicoles (type de labour, mode de régénération, date d'installation) ont été numérisées. Un lien sera fait entre les déformations et la perte potentielle du tropisme. Un pourcentage d'arbres d'avenir sera déterminé selon différents critères architecturaux (objectif IV).

Et enfin, le sixième et dernier chapitre est une synthèse des résultats et une discussion générale.

Bibliographie

Achim A, Nicoll BC. 2009. Modelling the anchorage of shallow-rooted trees. *Forestry* **82**: 273–284.

Atger C, Edelin C. 1994. Premières données sur l'architecture comparée des systèmes racinaires et caulinaires. *Canadian Journal of Botany* **72**: 963–975.

Barthélémy D, Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of botany* **99**: 375–407.

Bengough AG, Mullins CE. 1990. Mechanical impedance to root growth: a review of experimental techniques and root growth responses. *Journal of Soil Science* **41**: 341–358.

Blackwell PG, Rennolls K, Coutts MP. 1990. A Root Anchorage Model for Shallowly Rooted Sitka spruce. *Forestry* **63**: 73–91.

Brunet Y, Dupont S, Sellier D, Fourcaud T. 2009. Les interactions vent-arbre, de l'échelle locale à celle du paysage: vers des approches déterministes. In: Birot Y, Landmann G, Bonhême I, eds. *La forêt face aux tempêtes*. Versailles: Editions Quae, 229–259.

Burbidge NT. 1936. Root development in *Pinus pinaster* and the seasonal variation of its mycorrhizae. *Australian Forestry* **10**: 32–40.

Burdett A, Coates H, Eremko R, Martin P. 1986. Toppling in british-columbia lodgepole pine plantations - significance, cause and prevention. *Forestry Chronicle* **62**: 433–439.

Büsgen M, Münch E, Thomson T. 1929. *The structure and life of forest trees*. London: Chapman and Hall.

Chavasse CGR. 1978. The root form and stability of planted trees, with special reference to nursery and establishment practice. Proceedings of Symposium on "Root Form of Planted Trees." British Columbia Ministry of Forests/Canadian Forest Service Department Report No.8, 54–64.

Chiatante D, Scippa S, Di Iorio A, Sarnataro M. 2003. The Influence of Steep Slopes on Root System Development. *Journal of Plant Growth ...* **21**: 247–260.

Colin A, Meredieu C, Labbé T, Belouard T, Batifol S. 2010. Étude rétrospective et mise à jour de la ressource en pin maritime du massif des Landes de Gascogne après la tempête Klaus du 24 janvier 2009. *Rapport N° IFN n°2010-CER-2-077*: 39 p.

Collet C, Löf M, Pagès L. 2006. Root System Development of Oak Seedlings Analysed using an Architectural Model. Effects of Competition with Grass. *Plant and Soil* **279**: 367–383.

Coutts MP. 1983a. Development of the Structural Root System of Sitka Spruce. *Forestry* **56**: 1–16.

Coutts MP. 1983b. Root architecture and tree stability. *Plant and Soil* **71**: 171–188.

Coutts MP. 1986. Components of Tree Stability in Sitka Spruce on Peaty Gley Soil. *Forestry* **59**: 173–197.

Coutts MP, Nielsen CCN, Nicoll BC. 1999. The development of symmetry, rigidity and anchorage in the structural root system of conifers. *Plant and Soil* **217**: 1–15.

- Coutts MP, Walker C, Burnand AC. 1990.** Effects of establishment method on root form of lodgepole pine and sitka spruce and on the production of adventitious roots. *Forestry* **63**: 143–159.
- Cown DJ, McConchie DL, Treloar C. 1984.** Timber recovery from pruned pinus radiata butt logs at mangatu : effect of log sweep. *New Zealand Journal of Forestry Science* **14**: 109 – 123.
- Crook MJ, Ennos AR. 1996.** The anchorage mechanics of deep rooted larch, *Larix europeae* x *L-japonica*. *Journal of Experimental Botany* **47**: 1509–1517.
- Crook MJ, Ennos AR, Banks JR. 1997.** The function of buttress roots: a comparative study of the anchorage systems of buttressed (*Aglaiia* and *Nephelium ramboutan* species) and non-buttressed (*Mallotus wrayi*) tropical trees. *Journal of Experimental Botany* **48**: 1703–1716.
- Cucchi V, Meredieu C, Stokes A, Berthier S, Bert D, Najar M, Denis A, Lastennet R. 2004.** Root anchorage of inner and edge trees in stands of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) growing in different podzolic soil conditions. *Trees-Structure and Function* **18**: 460–466.
- Danjon F, Bert D, Godin C, Trichet P. 1999a.** Structural root architecture of 5-year-old *Pinus pinaster* measured by 3D digitising and analysed with AMAPmod. *Plant and Soil* **217**: 49–63.
- Danjon F, Caplan JS, Fortin M, Meredieu C. 2013a.** Descendant root volume varies as a function of root type: estimation of root biomass lost during uprooting in *Pinus pinaster*. *Frontiers in plant science* **4**: 402.
- Danjon F, Fourcaud T, Bert D. 2005.** Root architecture and wind-firmness of mature *Pinus pinaster*. *The New phytologist* **168**: 387–400.
- Danjon F, Khuder H, Stokes A. 2013b.** Deep phenotyping of coarse root architecture in *R. pseudoacacia* reveals that tree root system plasticity is confined within its architectural model. *PloS one* **8**: e83548.
- Danjon F, Reubens B. 2008.** Assessing and analyzing 3D architecture of woody root systems, a review of methods and applications in tree and soil stability, resource acquisition and allocation. *Plant and Soil* **303**: 1–34.
- Danjon F, Sinoquet H, Godin C, Colin F, Drexhage M. 1999b.** Characterisation of structural tree root architecture using 3D digitising and AMAPmod software. *Plant and Soil* **211**: 241–258.
- Deans JD. 1981.** Dynamics of Coarse Root Production in a Young Plantation of *Picea sitchensis*. *Forestry* **54**: 139–155.
- Di Iorio A, Lasserre B, Scippa GS, Chiatante D. 2005.** Root system architecture of *Quercus pubescens* trees growing on different sloping conditions. *Annals of botany* **95**: 351–61.
- Drexhage M, Chauvière M, Colin F, Nielsen CNN. 1999.** Development of structural root architecture and allometry of *Quercus petraea*. *Canadian Journal of Forest Research* **29**: 600–608.
- Dupuy L, Fourcaud T, Stokes A. 2005.** A numerical investigation into the influence of soil type and root architecture on tree anchorage. *Plant and Soil* **278**: 119–134.
- Eis S. 1974.** Root system morphology of western hemlock, western red cedar, and douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research* **4**: 28–38.

- Ennos AR. 1993.** The scaling of root anchorage. *Journal of Theoretical Biology* **161**: 61–75.
- Fourcaud T, Ji J-N, Zhang Z-Q, Stokes A. 2008.** Understanding the impact of root morphology on overturning mechanisms: A modelling approach. *Annals of Botany* **101**: 1267–1280.
- Fraser A. 1962.** The soil and roots as factors in tree stability. *Forestry* **34**: 117–127.
- Fraser AI, Gardiner JBH. 1967.** Rooting and stability in Sitka spruce. *Forestry Commission Bulletin* **40**.
- Gardiner B, Blennow K, Carnus J-M, Fleischer P, Ingemarson F, Landmann G, Lindner M, Marzano M, Nicoll B, Orazio C, et al. 2010.** *Destructive storms in European forests: past and forthcoming impacts*.
- Gautam M, Mead DJ, Frampton C, Chang SX. 1999.** Coarse root system characteristics and toppling of clonal and seedling trees of *Pinus radiata* on Canterbury Plains. *New Zealand Journal of Forestry* **44**: 15–18.
- Ghani MA, Stokes A, Fourcaud T. 2009.** The effect of root architecture and root loss through trenching on the anchorage of tropical urban trees (*Eugenia grandis* Wight). *Trees* **23**: 197–209.
- Godin C, Costes E, Caraglio Y. 1997.** Exploring plant topological structure with the AMAPmod software: an outline. *Silva Fennica* **31**: 357–368.
- Goodman A, Ennos A. 1999.** The effects of soil bulk density on the morphology and anchorage mechanics of the root systems of sunflower and maize. *Annals of Botany* **83**: 293–302.
- Greene S. 1978.** Root deformations reduce root growth and stability. In: Van Eerden E, Kinghorn JM, eds. *Symposium on Root Form of Planted Trees*. Victoria, B.-C.: British Columbia Ministry of Forest, Canadian Forest Service, 150–155.
- Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB. 1978.** *Tropical Trees and Forest. An Architectural Analysis*. Berlin.
- Halter MR, Chanway CP, Harper GJ. 1993.** Growth reduction and root deformation of containerized lodgepole pine saplings 11 years after planting. *Forest Ecology and Management* **56**: 131–146.
- Harrington C, Brissette J, Carlson W. 1989.** Root System Structure in Planted and Seeded Loblolly and Shortleaf Pine. *Forest Science* **35**: 469–480.
- Harrington CA, DeBell DS. 1996.** Above- and below-ground characteristics associated with wind toppling in a young. *Trees* **11**: 109.
- Hendrick E. 1989.** The Effect of Cultivation Method on the Growth and Root Anchorage of Sitka Spruce. *Irish Forestry* **46**: 19–28.
- James KR, Haritos N, Ades PK. 2006.** Mechanical stability of trees under dynamic loads. *American journal of Botany* **93**: 1522–1530.
- Jourdan C, Rey H. 1997.** Modelling and simulation of the architecture and development of the oil-palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) root system I. The model. *Plant and Soil* **190**: 217–233.
- Kahn F. 1977.** Analyse structurale des systèmes racinaires des plantes ligneuses de la forêt tropicale dense humide. *Candollea* **32**: 321–358.
- Khuder H, Stokes A, Danjon F, Gouskou K, Lagane F. 2007.** Is it possible to manipulate root anchorage in young trees? *Plant and Soil* **294**: 87–102.

- Köstler JN, Brückner E, Bibelriether H. 1968.** *Die Wurzeln der Waldbäume*. Paul Parey, Hamburg, Germany.
- Lebourgeois F, Jabiol B. 2002.** Enracinements comparés du chêne sessile, du chêne pédonculé et du hêtre. Réflexions sur l'autécologie des essences. *Revue Forestière Française* **54**: 17–42.
- Lindström A, Rune G. 1999.** Root deformation in plantations of container-grown Scots pine trees: effects on root growth, tree stability and stem straightness. *Plant and Soil* **217**: 29–37.
- Lyford W. 1980.** Development of the root system of northern red oak (*Quercus rubra* L.). *Harvard Forest Paper* **21**: 1–31.
- Mardia K, Jupp P. 2000.** *Directional statistics* (Chichester, Ed.). Wiley.
- Mason EG. 1985.** Causes of juvenile instability of *Pinus radiata* in New Zealand. *New Zealand Journal of Forestry Science* **15**: 263–280.
- Mason EG, Cullen AWJ, Rijkse WC. 1988.** Growth of two *Pinus radiata* stock types on ripped and ripped/bedded plots at Karioi forest. *New Zealand Journal of Forestry Science* **18**: 287–296.
- McMinn RG. 1978.** Root development of white spruce and lodgepole pine seedlings following outplanting. In: Van Eerden E, Kinghorn JM, eds. *Symposium on Root Form of Planted Trees*. Victoria, B.-C.: British Columbia Ministry of Forest, Canadian Forest Service, 186–190.
- Mickovski SB, Ennos a. R. 2002.** A morphological and mechanical study of the root systems of suppressed crown Scots pine *Pinus sylvestris*. *Trees* **16**: 274–280.
- Mickovski SB, Ennos AR. 2003.** Anchorage and Asymmetry in the Root System of *Pinus peuce*. *Silva Fennica* **37**: 161–173.
- Moore JR. 2000.** Differences in maximum resistive bending moments of *Pinus radiata* trees grown on a range of soil types. *Forest Ecology and Management* **135**: 63–71.
- Moullia B. 2013.** Plant biomechanics and mechanobiology are convergent paths to flourishing interdisciplinary research. *Journal of experimental botany* **64**: 4617–33.
- Nicoll BC, Achim A, Mochan S, Gardiner B a. 2005.** Does steep terrain influence tree stability? A field investigation. *Canadian Journal of Forest Research* **35**: 2360–2367.
- Nicoll BC, Berthier S, Achim A, Gouskou K, Danjon F, van Beek LPH. 2006.** The architecture of *Picea sitchensis* structural root systems on horizontal and sloping terrain. *Trees* **20**: 701–712.
- Nicoll BC, Dunn AJ. 2000.** The effects of wind speed and direction on radial growth of structural roots. In: A. S, ed. *The supporting roots of trees and woody plants: form, function and physiology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands, 219–225.
- Nicoll BC, Easton EP, Milner A, Walker CD, Coutts MP. 1995.** Wind stability factors in tree selection: distribution of biomass within root systems of sitka spruce clones. In: Coutts MP, Grace J, eds. *Wind and trees*. Cambridge University Press, 276–301.
- Nicoll BC, Gardiner B a., Peace a. J. 2008.** Improvements in anchorage provided by the acclimation of forest trees to wind stress. *Forestry* **81**: 389–398.

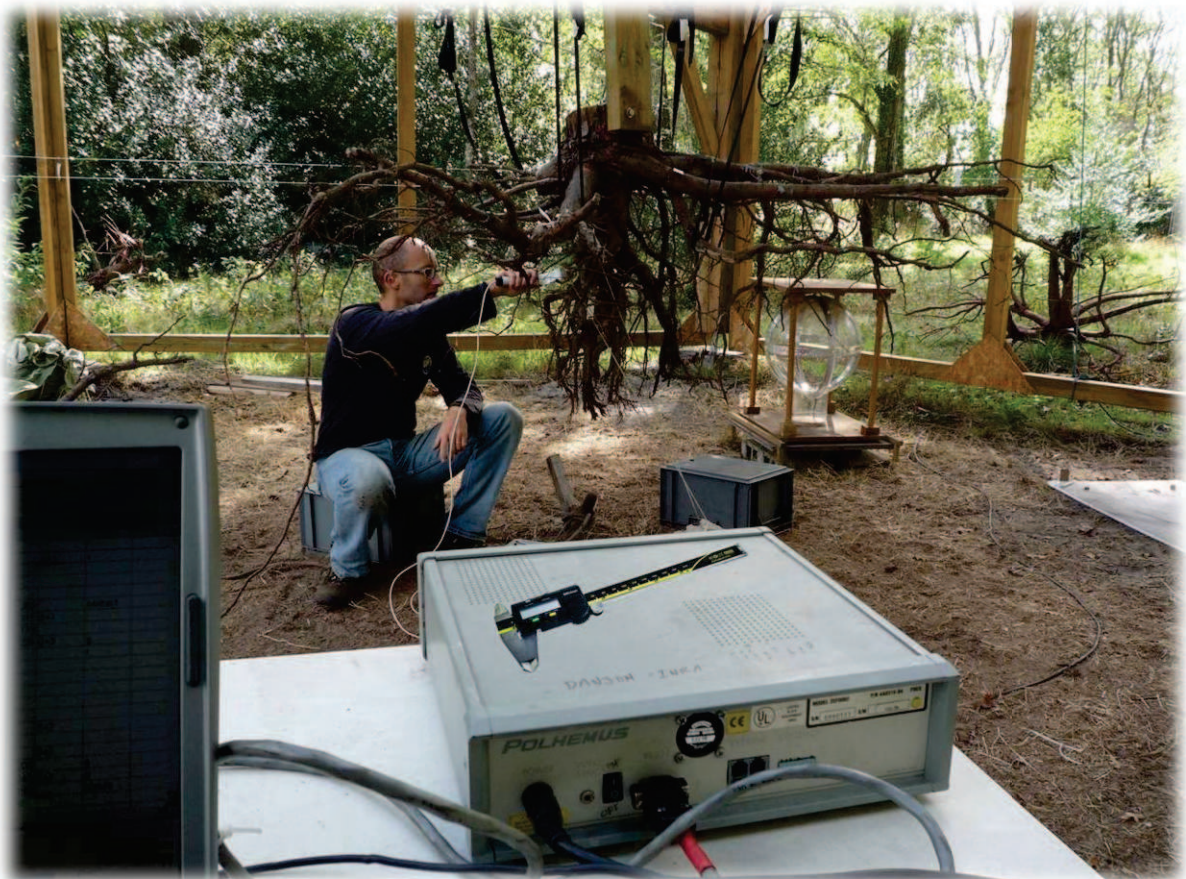
- Nicoll BC, Ray D. 1996.** Adaptive growth of tree root systems in response to wind action and site conditions. *Tree Physiology* **16**: 891–898.
- Nielsen CCN. 1990.** Verankerung sowie auf die Biomassenverteilung im Hinblick auf die Sturmfestigkeit der Fichte. In: Sauerländer JD, ed. Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt, 100. Frankfurt am Main, Germany, 259.
- Ortega U, Majada J, Mena-Petite A, Sanchez-Zabala J, Rodriguez-Iturrizar N, Txarterina K, Azpitarte J, Dunabeitia M. 2006.** Field performance of *Pinus radiata* D. Don produced in nursery with different types of containers. *New Forests* **31**: 97–112.
- Papesch AJG, Moore JR, Hawke AE. 1997.** Mechanical stability of *Pinus radiata* trees at Eyrewell forest investigated using static tests. *New Zealand Journal of Forestry Science* **27**: 188–204.
- Pavlis J, Jenik J. 2000.** Roots of pioneer trees in amazonian rain forest. *Trees - Structure and Function* **14**: 442–455.
- Peltola H, Kellomäki S, Hassinen A, Granander M. 2000.** Mechanical stability of Scots pine, Norway spruce and birch: an analysis of tree-pulling experiments in Finland. *Forest Ecology and Management* **135**: 143–153.
- Plourde A, Krause C, Lord D. 2009.** Spatial distribution, architecture, and development of the root system of *Pinus banksiana* Lamb. in natural and planted stands. *Forest Ecology and Management* **258**: 2143–2152.
- Quine CP, Burnand AC, Coutts MP, Reynard BR. 1991.** Effect of mounds and stumps on the root architecture of Sitka spruce on a peaty gley restocking site. *Forestry* **64**: 385–401.
- Rahardjo H, Harnas FR, Leong EC, Tan PY, Fong YK, Sim EK. 2009.** Tree stability in an improved soil to withstand wind loading. *Urban Forestry & Urban Greening* **8**: 237–247.
- Ray D, Nicoll BC. 1998.** The effect of soil water-table depth on root-plate development and stability of Sitka spruce. *Forestry* **71**: 169–182.
- Robert JA, Lindgren BS. 2006.** Relationships between root form and growth, stability, and mortality in planted versus naturally regenerated lodgepole pine in north-central British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research-revue Canadienne De Recherche Forestiere* **36**: 2642–2653.
- Savill PS. 1976.** The Effects of Drainage and Ploughing of Surface Water Gleys on Rooting and Windthrow of Sitka Spruce in. *Forestry* **49**: 133–141.
- Schelhaas MJ. 2008.** Impacts of natural disturbances on the development of European forest resources: application of model approaches from tree and stand levels to large-scale scenarios. *Dissertationes Forestales* **56**: 28 p.
- Sellier D, Fourcaud T. 2005.** A mechanical analysis of the relationship between free oscillations of *Pinus pinaster* Ait. saplings and their aerial architecture. *Journal of Experimental Botany* **56**: 1563–1573.
- Stokes A. 1999.** Strain distribution during anchorage failure of *Pinus pinaster* Ait. at different ages and tree growth response to wind-induced root movement. *Plant and Soil* **217**: 17–27.
- Stokes A. 2002.** Biomechanics of tree root anchorage. In: Weisel Y, Eshel A, Kafkafi U, eds. *Plant roots: The hidden half*. New York: Marcel Dekker, 175–186.

- Stokes A, Berthier S, Sacriste S, Martin F. 1998.** Variations in maturation strains and root shape in root systems of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Trees-structure and Function* **12**: 334–339.
- Stokes A, Fitter A, Coutts M. 1995.** Responses of young trees to wind and shading - effects on root architecture. *Journal of Experimental Botany* **46**: 1139–1146.
- Stokes A, Martin F, Sacriste S, Fourcaud T. 1997.** Adaptation of tree roots to wind loading: the relationship between mechanical behaviour and wood formation. In: Jeronimidis G, Vincent JFV, eds. *Plant Biomechanics*. Centre for Biomimetics, Reading, UK., 339–346.
- Stokes A, Mattheck C. 1996.** Variation of wood strength in tree roots. *Journal of Experimental Botany* **47**: 693–699.
- Stokes A, Salin F, Kokutse AD, Berthier S, Jeannin H, Mochan S, Dorren L, Kokutse N, Abd.Ghani M, Fourcaud T. 2005.** Mechanical Resistance of Different Tree Species to Rockfall in the French Alps. *Plant and Soil* **278**: 107–117.
- Sundström E, Keane M. 1999.** Root architecture, early development and basal sweep in containerized and bare-rooted Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Plant and Soil* **217**: 65–78.
- Sutton RF. 1978.** Root system development in young outplants particularly white spruce. In: Van Eerden E, Kinghorn JM, eds. *Symposium on Root Form of Planted Trees*. Victoria, B.-C.: British Columbia Ministry of Forest, Canadian Forest Service, 172–185.
- Toral M, Bown HE, Manon A, Alvarez J, Navarro-Cerrillo R. 2011.** Wind-induced leaning (toppling) in young *Pinus radiata* plantations in Chile. *Ciencia E Investigacion Agraria* **38**: 405–414.
- Wagner B, Gärtner H, Ingensand H, Santini S. 2010.** Incorporating 2D tree-ring data in 3D laser scans of coarse-root systems. *Plant and Soil* **334**: 175–187.
- Weber K, Mattheck C. 2005.** The double nature of the root plate. *Allgemeine Forst und Jagdzeitung* **176**: 77–85.
- Wilson BF. 1975.** Distribution of secondary thickening in tree root systems. In: Torry JG, Clarkson DT, eds. *The Development and Functions of Roots*. Academic Press, London, 197–219.

Chapitre 2

II. Several root system components contribute to wind firmness in 8-m high Pinus pinaster saplings seeded or planted on a moderately deep spodosol

(Publication to be submitted)



*Digitizing of a root system at the laboratory of Pierroton. Spatial coordinates, topology of the origin of all root axes and the end of all root segments, were measured
Picture taken in July 2012 by Antoine Danquechin Dorval*

Several root system components contribute to wind firmness in 8-m high *Pinus pinaster* saplings seeded or planted on a moderately deep spodosol

Antoine Danquechin Dorval^{1,2}, Céline Meredieu^{1,2}, Frédéric Danjon^{1,2}

¹ INRA, UMR1202 BIOGECO, F-33610 Cestas, France

² Univ. Bordeaux, BIOGECO, UMR 1202, F-33615 Pessac, France

Corresponding author:

Frédéric Danjon

INRA, UMR1202 BIOGECO, Domaine de l'Hermitage, 69 route d'Arcachon, F-33612

Cestas Cedex, France

e-mail: frederic.danjon@pierroton.inra.fr

telephone: +33 557122845

Abstract

Background and Aims

Storms cause huge damage to European forests. Even 8-m high trees with 1-m rooted can be destroyed by toppling. We propose to investigate the characteristics of root architecture that prevent stem leaning.

Methods

We sampled 48 seeded or planted *Pinus pinaster* trees of similar aerial size from four stands grown after various soil preparations. A major storm damaged 18 to 38 % of the trees 3 years ago. Trees were gathered into three classes: undamaged, leaning and heavily toppled. After uprooting and 3D digitizing of root architecture, we computed root system characteristics directly linked to anchorage.

Results

Variability in root architecture was very large. A straight taproot, both short and thick or both long and thin is the major component that prevents stem leaning. Larger shallow root flexural stiffness mainly at the end of the zone of rapid taper on the windward side and larger deep root volume also prevented leaning.

Conclusions

There was a trade-off between several root system components contributing to anchorage. It was the flexural stiffness of the central part of the root system that secured anchorage preventing a weak displacement of the stump. Conversely, maximum tensile load of shallow roots was not larger in straight trees compared to toppled trees.

Keywords

windthrow; 3D root architecture; *Pinus pinaster*; forest tree; biomechanics; toppling

Abbreviations

CSA: cross sectional area; DBH: stem diameter at breast height; LABS: largest angle between shallow roots; LW: leeward; PP: perpendicular to wind; WW: windward; ZRT: zone of rapid taper.

Introduction

Storms are responsible for more than 50 % of primary damage to European forests (Schelhaas 2008). Trees can be damaged by storm either by stem breakage or by anchorage failure. When larger trees uproot, part of the surrounding soil remains entangled in the root system so that a whole root-soil plate is lifted from the soil. Anchorage failure in smaller trees results in stem leaning (Danjon et al. 2013c). Trees are considered as toppled if stem leaning exceeds 15° from the vertical (Mason 1985). Even if a toppled tree does not die or require thinning, residual basal sweep will reduce potential lumber recovery, wood quality (Burdett et al. 1986) and timber value (Cown et al. 1984). Young toppled trees will also be more likely to uprooting thereafter (Coutts 1983b; Danjon et al. 2005).

The vulnerability of a tree to strong wind depends on stem and crown dimensions and root anchorage strength which is governed by soil profile and topography, root architecture and wood properties (Dupuy et al. 2005; Peltola 2006). The contribution of broad root system components to anchorage was formerly studied by combining static winching and trenching in trees that failed by uprooting (Coutts 1986; Ghani et al. 2009) and in trees that failed by toppling (Crook and Ennos 1996; Crook et al. 1997; Crook and Ennos 1998). In 11-cm DBH (stem Diameter at Breast Height) *Mallotus wrayi* trees grown in a clay soil, the taproot contributed around 80 % of anchorage and the six thin, 3-cm mean diameter shallow roots only 20 % of anchorage (Crook et al. 1997). The stability of trees can be significantly reduced by an asymmetrical structure of shallow roots (Coutts et al. 1999, Danjon et al. 2005), with missing roots or poorly developed roots windward (Coutts 1983a). The direct relationship between root architecture and anchorage failure due to wind has been little examined so far. In 4.5-cm DBH *Pinus pinaster* saplings, trees with larger stem leaning had a smaller maximum rooting depth and lower deep root volume (Danjon et al. 1999a). In 3.5- to 12-cm DBH *Pinus radiata* grown in different soil types, toppling damage probability decreased for trees with a straight vertical and dominant taproot, the role of shallow roots was not established (Toral et al. 2011). Deep-rooted 35-cm DBH non-windthrown *P. pinaster* trees possessed a rigid cage shaped by numerous secondary sinkers holding together a large mass of soil and guyed on the windward side by branched shallow roots. A few, thick shallow roots with large secondary sinkers branching from them were found efficient for trees to resist bending at the leeward hinge (Danjon et al. 2005). Uprooted trees had a low root volume on the windward or on the leeward side due to large rootless circular sectors.

Tree root architecture is genetically determined, nevertheless it is largely influenced by soil properties, site preparation and regeneration methods. Several authors noticed that planted trees had more root deformations than seeded trees (e.g. Burdett et al. 1986; Harrington et al. 1989; Lindström and Rune 1999; Robert and Lindgren 2006). Former containers were designed as closed wall cylinders and induced heavy spiraling along the walls, resulting in bad taproot development and a heterogeneous shallow root distribution with poor stability (Halter et al. 1993; Ortega et al. 2006). Spiraling cannot take place in turf plugs or vertically grooved and gridded containers where root are either air-pruned or pruned before planting (Ortega et al. 2006).

Qualitative assessment of shallow root distribution and taproot morphology were

formerly mainly assessed visually using scorings (e.g. Menzies' Score: six-level indexes Mason 1985; Gautam et al. 1999; Toral et al. 2011). Quantitative assessment of root architecture was first made using partial measurements including maximal rooting depth or root cross-sectional areas (CSA) at a given radial distance and depth (Coutts 1983b, Drexhage et al. 1999). Methods to perform a complete 3D digitizing of root system architecture are available for 15 years (Danjon et al. 1999a). Circular distribution of shallow roots in relation to prevailing wind azimuth was mainly studied by examining the position of the centre of mass of the entire root system (e.g. Coutts et al. 1990; Quine et al. 1991), of the cross-sectional area of shallow roots (Nicoll et al. 1995) or using homogeneity indexes (Mardia and Jupp 2000). However, a much better assessment of this heterogeneity was achieved by computing root characteristics in wind-oriented quarters (Danjon et al. 2005; Danjon and Reubens 2008) or from the size and azimuth of the largest angle between shallow roots (LABS) *per* sector (Nielsen 1990).

P. pinaster seedlings grow first a taproot. Then, ten to twenty shallow horizontal roots develop from the stump (Burbidge 1936). Secondary sinkers branch from these shallow roots and grow to more than 5 cm proximal diameter roots in large trees, forming a kind of cage around the stump that traps the soil and determines the volume of the root-soil plate in case of uprooting (Danjon et al. 2005). Pines cannot produce or regenerate new roots on the framework of undamaged original roots, at least to a structural extent (Atger and Edelin 1994). Therefore, anchorage of large *P. Pinaster* trees depends strongly on the development of their root system as seedlings and saplings (Danjon et al. 2005; Danjon et al. 2013c).

The objective of this study was to determine which characteristics of the root system prevent leaning or toppling in moderately deep rooted 8-m high trees with different methods of regeneration or soil preparation. We hypothesized that good anchorage is provided by a large, deep and vertical taproot, a large volume of shallow roots and secondary sinkers and LABS below 120°, both on the windward and leeward sides.

Materials and Methods

We selected trees from four seeded or planted *P. pinaster* stands underlain by sandy spodosol, scoring 8 m height and 1 m rooting depth when hit by a storm. We sampled 48 trees according to 3 stem-leaning classes, uprooted their root system, measured their full architecture by 3D digitizing and performed an architectural analysis on the data. Mechanical characteristics of the structure were computed from morphological data.

The stands were located in the Landes de Gascogne Forest, an intensively managed *P. pinaster* Ait. forest that covers 1 million hectares in South-West France. The climate is temperate marine with moderately warm summers and cool wet winters. Mean annual rainfall is 945 mm, mean annual temperature is 13.8°C and prevailing winds are from the West (Météo France – 1981-2010). We selected 4 neighbouring *P. pinaster* stands of 13 or 14-year-old trees damaged by Storm Klaus 24 January 2009. The stands were underlain by a medium humid sandy spodosol with a discontinuous deep hard pan at 70-90 cm depth (Trichet et al. 1999). The water table

fluctuated close to the soil surface during rainy winters, but sank to 1.5 m depth in late summer. Details about stands, measurements and computations are given in Online Resource 1.

Four stands were established on former clear-cut *P. pinaster* stands using 3 different ploughing systems: (1) full ploughing (FP) and then planting (FP) or seeding (SFP) where the entire surface was prepared; (2) strip ploughing and then planting (SP) where only a 2-m wide strip centred on each tree line in the wind direction was tilled, leaving a 35-cm deep and wide plough furrow about 50 cm along each line; (3) rotary ploughing and then planting (RP) in a 60-cm wide strip centred on the tree line (Cremière et al. 1993). The working depth was about 35 cm for all three ploughing conditions.

In March 2012 (three years after the storm), we measured diameter at breast height, basal stem lean between collar and stem at 1.50 m and azimuth of stem lean on each living tree. We gathered trees into 3 leaning classes: straight trees ($< 6.5^\circ$), leaning trees ($\geq 6.5^\circ$ and $< 15^\circ$) and toppled trees ($\geq 15^\circ$). We measured stem height every five trees (vertex IV - Haglöf Sweden AB). We computed stem length from stem height and leaning (Table 1).

Nine trees *per* stand are selected: straight trees (butt angle of lean $\approx 3^\circ$), leaning trees ($\approx 11^\circ$) and heavily toppled trees ($\approx 30^\circ$). We sampled a total of 12 additional straight trees in the FP and SP stands in spring 2012 and 2013 (3 *per* stand each year) for a concomitant winching study (Yang et al. 2014). The final sample size reached 48 trees. To choose trees at the same development stage, we sampled them within the narrow 15.9-17.8 cm DBH class and without any stem fork.

Differences between leaning classes were not significant regarding vertical crown area ($6.2 \pm 1.3 \text{ m}^2$), stem slenderness (stem length/DBH = 60.8 ± 5.0), or stem length at the time of the storm. We therefore assume homogeneity of the aerial parts of the selected trees. The prevailing wind direction during the storm was set to an azimuth angle of 95° (Storm winds came from the West).

The root systems were uprooted with a combination of techniques (high pressure air lance, hand tools and mechanical shovel) according to Danjon and Reubens (2008). We had to fix the root systems of the 12 winched trees with clamps and screws before digitizing them so as to recover the undamaged structure. We digitized the root systems according to Danjon et al. (1999b, 2005, 2013b), i.e. with each root axis subdivided into segments defined as the root part between two measurement points. We recorded the data in a multitree graph (MTG) format file (Godin et al. 1997). Roots less than 4 mm in diameter were only counted as a root number *per* segment. The dataset was composed of 9,850 root axes and 52,000 segments.

We performed an architectural analysis according to Danjon et al. (2005; 2013a; 2013b) and Danjon and Reubens (2008), using AMAPmod (Godin et al. 1997) and R software (Ihaka and Gentleman 1996). We classified all root axes and segments into nine classes (Fig. 1a).

Table. 1 Tree characteristics of the four stands in March 2012. Straight trees $\leq 6.5^\circ$ from vertical; Leaning trees $> 6.5^\circ$ and $< 15^\circ$; Toppled trees $\geq 15^\circ$. Number of measured trees: Nb. Significant differences between SFP and FP trees at a 5% level are in capital letters, among planted stands in lowercase letters, among leaning classes within a stand in Greek letters. A letter “n” in the SW (Shapiro–Wilk test) column means that the residuals of the analysis of variance were normal, for the Stand (SW_S), among regeneration methods (SW_R) and among tillage treatments (SW_T).

Variables	Unit	Seeded						Planted															
		Full ploughing (SFP)			Full ploughing (FP)			Rotary ploughing (RP)				Strip ploughing (SP)											
Age from seed at the end of 2011		13						13				14				13							
Density (living trees)	stems.ha ⁻¹	1348						1376				1399				1554							
Tree number per leaning classes	%	Straight	35					37	a			23	b			22	b						
		Leaning	47	A				33	B b			39	ab			45	a						
		Toppled	18	B				30	A			38				33							
		Mean	Sd		Nb	SW_S	SW_R	Mean	Sd		Nb	SW_S	Mean	Sd		Nb	SW_S	Mean	Sd		Nb	SW_S	SW_T
Diameter at Breast Height (DBH)	cm	Pooled	14.1 ± 3.0	B	376			15.8 ± 3.4	A b		243		15.9 ± 3.2	b	202	n	16.8 ± 3.3	a	443				
		Straight	13.6 ± 3.2	B	β 133			15.4 ± 3.4	A ab		90		14.8 ± 3.9	b	46		16.1 ± 3.4	a	98				
		Leaning	14.1 ± 3.0	B	$\alpha\beta$ 176	n	n	16.0 ± 3.4	A		81		16.0 ± 3.3		80	n	16.7 ± 3.3		201				
		Toppled	14.8 ± 2.9	B	α 67		n	15.9 ± 3.5	A b		72		16.4 ± 2.5	b	76		17.2 ± 3.1	a	144				n
Stem length	m	Pooled	8.8 ± 1.4	B	80			10.2 ± 1.7	A b		55		10.1 ± 1.2	b	49		11.8 ± 1.3	a	92				
		Straight	8.4 ± 1.3	B	β 34			9.4 ± 1.3	A b	β 21		9.6 ± 1.6	b	15		11.5 ± 0.8	a	β 14					
		Leaning	8.8 ± 1.1	B	$\alpha\beta$ 31		n	10.1 ± 1.2	A b	β 20		10.1 ± 0.8	b	20	n	11.3 ± 0.9	a	β 47					n
		Toppled	9.9 ± 1.6	B	α 15			11.6 ± 2.0	A b	α 14		10.8 ± 0.9	c	14		12.7 ± 1.4	a	α 31					
Slenderness		Pooled	66.3 ± 13.0		80			72.0 ± 19.0		55		71.0 ± 15.0		49		72.0 ± 12.0		92					
Stem volume	m ³	Pooled	0.07 ± 0.03	B	80			0.09 ± 0.04	A b		55		0.09 ± 0.04	b	49		0.12 ± 0.04	a	92				
		Straight	0.06 ± 0.03		β 34		n	0.08 ± 0.04		21		0.08 ± 0.05		46		0.11 ± 0.05	β 14					n	
		Leaning	0.07 ± 0.03	B	$\alpha\beta$ 31	n	n	0.10 ± 0.05	A	20	n	0.10 ± 0.05		80	n	0.11 ± 0.04	β 47	n				n	
		Toppled	0.09 ± 0.03		α 15		n	0.10 ± 0.04	b	14		0.09 ± 0.03	b	76		0.14 ± 0.04	a	α 31					n
Weighted median leaning azimuth	deg.		99		243			94		153		89		156		99		345					

We considered stump and taproot segments as order 1. This first order axis branched into order 2 roots and so on. When several sinkers branched from the stump bottom, we measured the largest and most vertical one as the taproot and the others as second order sinkers. We referred to the taproot and the sinkers around the taproot as the "taproot complex". To cope with root system morphology, we set the lower limit for shallow roots and upper limit for deep roots to respectively 25 cm and 66 % of the maximum rooting depth for each tree; these roots were at least order 2 roots (Fig. 1a). The line running between the centre of the stump end and the point where the taproot crossed the "deep root limit" provided taproot vertical deviation (Fig. 1b). We set the limits between horizontal (shallow), oblique and vertical (secondary sinker) roots to 30° and 60° towards the soil surface, respectively. A difference was made between secondary sinkers branching from or beyond the ZRT because secondary sinkers branching from the ZRT will shape the future cage at mature stage. The volume of the largest secondary sinker on the leeward ("chuck") was also calculated because of its importance for *P. pinaster* mature trees (Danjon et al. 2005). According to Danjon et al. (2005) we assigned a subjective hard pan score underneath each tree (60 to 120 cm depth) ranging between 0 and 20 by examining root system morphology; a "0" means no hard pan.

We made the following adaptations to better take into account the potential mechanical role of roots:

(1) As the critical turning moment in winching tests is tightly linked to stem volume (Cucchi et al. 2004; Nicoll et al. 2008), we divided variables correlated to tree size by tree stem volume (calculated with length of the stem and 3 diameters (bottom, middle and top) per tree) and referred to them as "relative" variables to link potential resistance of roots to the force they have to withstand.

(2) We set the distal limit of the ZRT compartment in a new way by taking into account tapering due to branching, using a new definition of tapering which seems to provide a better classification of segments as a function of their diameter reinforcement. It more particularly resulted in smaller ZRT extension for small diameter roots (Online Resource 1).

(3) Almost all root axes were broken during uprooting. We estimated volume loss for each root from its broken end diameter using regressions by root type between the cross-sectional diameters of 18,800 selected segments and their descendant root volume V_d according to (Danjon et al. 2013a). Then we added one segment as an extension to each broken root in the MTG file (Online Resource 1).

(4) To get rid of any threshold effect, we studied weighted circular distribution, assigning all segments except those of first order roots to 3 discontinuous overlapping 180° sectors oriented in the prevailing wind direction, *i.e.* on the windward (ww), the leeward (lw) and perpendicular to wind (perpw) sides. The corresponding variables were weighted linearly between 1 and 0 according to the angle to the centre of the 180° sector (Fig 1c). Instead of classifying the segments using the azimuth of the centre of the segment, we used the azimuth of the second order root at a 20-cm radial distance from the stump bark, from which the segment grew. This way, the potential mechanical contribution of a segment was assigned to the azimuth where it was likely to apply.

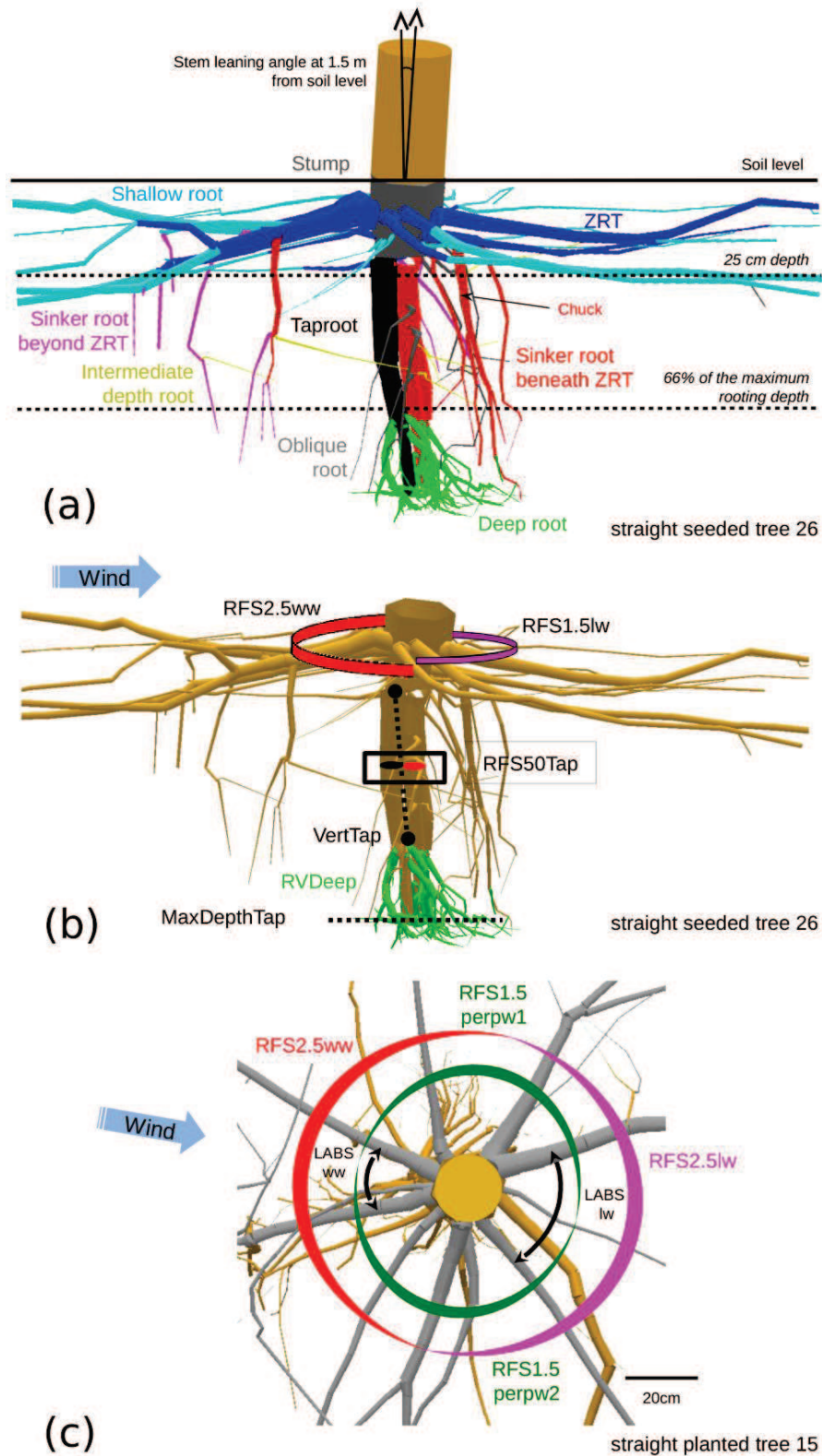


Fig. 1 (a) Scheme of the nine root compartments and the spatial limits used to determine them. Segments were coloured according to their compartment: (1) stump in grey, (2) taproot in black, (3) zone of rapid taper (ZRT) of shallow roots in dark blue, (4) horizontal shallow roots beyond the ZRT in light blue, (5) sinkers branching from the ZRT in red with the chuck leeward, (6) sinkers beyond the ZRT in magenta, (7) intermediate depth horizontal roots in yellow, (8) deep roots in green, (9) oblique roots in dark grey. (b) Scheme representing the variables used in the anchorage index: maximum taproot depth (MaxDepthTap), taproot vertical deviation (VertTap), taproot complex relative flexural stiffness at 50 cm depth (RFS50Tap), deep root relative volume (RVDDeep), relative flexural stiffness of leeward shallow roots at a radial distance of 1.5 DBH (RFS1.5lw) and relative flexural stiffness of windward shallow roots at a radial distance of 2.5 DBH (RFS2.5ww). (c) Scheme representing the largest angle between shallow roots (LABS) leeward (lw) or windward (ww) at 20 cm radial distance and the weighted relative flexural stiffness of shallow roots at a radial distance of 1.5 or 2.5 DBH. Perp w : perpendicular to wind. Shallow roots were coloured in grey.

(5) We computed the cross-sectional area of shallow roots (CSA) as

$$CSA = \pi \times \frac{(D_V \times D_H)}{4}$$

where D_V is the vertical diameter and D_H is the horizontal diameter. Maximum tensile load (Commandeur and Pyle, 1991) was defined as

$$MOR \times CSA.$$

MOR was the modulus of rupture and averaged 46 MPa in mature *P. pinaster* large roots (Défossez et al. 2014).

We defined the area moment of inertia of an oval root in the vertical direction as

$$I = \frac{\pi}{64} \times D_V^3 D_H.$$

Flexural stiffness or bending stiffness is the resistance of a structure that undergoes bending. The flexural stiffness of a beam at a given section was approximated by

$$I \times E,$$

where E was the Young's modulus of the material (Tobin et al. 2007). We used a Young's modulus of 8 GPa to compute the stiffness according to Stokes et al. (1997a) and Khuder et al. (2007) for a mean root diameter of 3.5 cm. We calculated the mechanical resistance with morphological criteria.

(6) We computed estimations of the maximum tensile load and the flexural stiffness in the following 50 locations in each root system:

a) For both the taproot and the taproot complex at 30, 40, 50 and 55 cm depth (above minimum taproot depth); the mean diameter was 10 to 6 cm for 30 to 55 cm depth

b) For shallow roots, as weighted mean values in the 3 above-mentioned sectors from 0.5 to 6 DBH radial distances to the stump bark by 0.5 DBH (the mean diameter was 3 to 1.2 cm for 0.5 to 3 DBH); these radial distances were chosen because during tree sway resulting from strong wind, only this proximal part of the shallow root is likely to experience flexing, the distal part only experiences tension (Weber and Mattheck, 2005).

c) For both sinkers branching from shallow roots in the ZRT and sinkers beyond the ZRT, as weighted values in the 3 above-mentioned sectors, at 2 cm of the base of the first segment of the sinker because this zone is likely to experience high mechanical constraints.

(7) We computed four ratios to figure out why some trees had the same maximum tensile load but different flexural stiffness values in shallow windward roots at 2.5 DBH radial distance:

- "vertical ovality", the ratio between the original weighted stiffness computed with $D_V^3 \times D_H$ and weighted stiffness computed with $D_V^2 \times D_H^2$.

- "diameter heterogeneity", the ratio between weighted stiffness, using $D_V^2 \times D_H^2$ and weighted stiffness calculated for each root using the quadratic mean of the diameters of all roots used in the weighted stiffness computation

- "preferential allocation in wind direction", the ratio between the original weighted stiffness and half the value of flexural stiffness computed without weighting
- "root number concentration", the ratio between non-weighted stiffness computed with all roots and $D_V^2 \times D_H^2$ and the stiffness of only one root whose CSA was the sum of the CSAs of all roots.

The variable "root number concentration" was also computed for the taproot complex at 50 cm depth.

(8) We computed the size of the largest angle between shallow roots (LABS - Nielsen 1990) in 180° sectors both on the leeward and windward sides. All shallow roots > 2 cm in diameter 20 cm from the stump bark were taken into account, except crooked roots with radial directional deviation between 1 and 20 cm radial distance from the stump bark > 90°. We referred to the number of these selected roots as LABSnr. We also determined the central azimuth of the LABS (LABSa) (Fig 1c).

We performed a one-way analysis of variance within each leaning class to test for differences between the three planted stands. We found only 5 differences in belowground variables out of 56 across stands *per* leaning class (Online Resource 2): toppled FP trees had a 1.65-fold greater stump relative volume than toppled RP trees. Straight SP trees possessed a greater number of coarse and fine roots above the deep root limit than straight FP trees, due to injuries caused by the "rouleau landais" that we mainly observed in the SP plot. Straight RP trees had lower relative maximum tensile load perpendicular to the wind at 1.5 DBH than straight SP and FP trees. As the root architecture of trees from the three planted stands proved to be similar, they were pooled *per* leaning class and referred to as "planted trees".

Then we computed a two-way analysis of variance with leaning class and regeneration method (seeding vs. planting) as fixed effects and their interaction with all the trees:

$$Y_{ijk} = \mu + \text{Leaning}_i + \text{Regeneration}_j + \text{Leaning} \times \text{Regeneration}_{ij} + e_{ijk}$$

where Y_{ijk} is the value for tree k in level of leaning i , level of regeneration j , μ is the general mean, e_{ijk} is the residual error. In the case of non-normal residuals, we transformed variables to obtain a normal distribution. Finally, we used one-way anova to test for seeded trees or for planted trees with leaning class as a factor. In the case of normal residuals, we provided the mean of each class and tested pairwise differences using Tukey's multiple comparison procedure. Alternatively, we used Kruskal Wallis test and Wilcoxon test with Bonferroni correction.

To test if anchorage strength was linked to several features of root architecture, we defined an anchorage index from the following 6 variables (Fig 1b) in the same way as Valdés-Rodríguez et al. (2013): (i) taproot vertical deviation (VertTap), (ii) maximum taproot depth (MaxDepthTap), (iii) relative flexural stiffness of the taproot complex at 50 cm depth (RFS50Tap), (iv) deep root relative volume (RVDeep), (v) relative flexural stiffness at 2.5 DBH radial distance on shallow roots on the windward side (RFS2.5ww), and (vi) relative flexural stiffness at 1.5 DBH radial distance on the leeward side (RFS1.5lw) (Table 2 and 3, variables labelled with *). The last variable was added because it was obviously a main anchorage component for two straight trees (trees 9 and 57 – Online Resource 3). The anchorage index was calculated as the sum of all 6 variables after rescaling with each variable within the 0-1 range,

$$V_{rescaled} = \frac{(V - V_{Min})}{(V_{Max} - V_{Min})}$$

with V_{Min} = the minimum value and V_{Max} = the maximum value for each variable. The anchorage index ranged from 0 (very bad root system) to 6 (very good root system).

We also carried out a principal component analysis (PCA) of the 48 trees using the first four variables of the anchorage index scaled as mentioned above, and a composite variable (RFSc). RFSc is the mean between rescaled relative flexural stiffness at 1.5 DBH on the leeward side and rescaled relative flexural stiffness at 2.5 DBH on the windward side.

Results

Three years after the storm, we found a smaller proportion of toppled trees (18 %) in the seeded stand than in the planted stands (Table 1), but the seeded trees were smaller than the planted trees. In the seeded full ploughing stand (SFP) toppled trees had larger DBH values, longer stems and greater stem volume than straight trees. Among planted stands, there was a lower proportion of straight trees in the rotary ploughing (RP) and strip ploughing (SP) stands (23 % and 22 %, respectively) than in the full ploughing (FP) stand (37 %). In two planted stands (FP and SP), toppled trees had also significantly longer stems (equivalent to one standard deviation) than the other trees and for only one stand (SP) toppled trees had greater stem volume than the other trees.

The stump, taproot, shallow horizontal roots and sinkers represented approximately 24 %, 11 %, 46 % and 10 % of the total root volume, respectively (not shown). The remaining root types made up less than 9 % of the total root volume. The lost roots averaged 18 % of the shallow root beyond the ZRT volume, 29 % of the deep root volume and 8.5 % of the root system volume, stump excluded (not shown).

We found no interaction between leaning class and regeneration method (Table 2). Straight planted trees possessed greater relative volumes of stump (7.4 vs. 5.6%, + 33 %), oblique roots (1.4 vs. 0.5%, + 170 %) and intermediate depth roots (1.1 vs. 0.3%, + 251 %) than straight seeded trees. Both straight trees had a similar taproot relative volume (3.5%), but straight planted trees had a lower relative flexural stiffness of the taproot (and taproot complex) at 55 cm depth (82.9 vs. 148.1kPa.m, - 44 %) than straight seeded trees (Tables 2 and 3) for a similar CSA. Moreover, straight planted trees had a percentage of oblique and sinker roots branching from the stump 3.3-fold greater for a same number of coarse and fine roots above the deep root limit than straight seeded trees.

In all trees, the total relative volume of the root system, stump excluded, was significantly greater in straight trees than in toppled trees (Table 2), and it remained significant when the stump volume was included.

Four taproot characteristics had a significant leaning class effect, *i.e.* taproot relative volume, maximum rooting depth, vertical deviation, and relative flexural stiffness at 40 to 55 cm depth (Table 2). Among planted trees, toppled trees had a smaller taproot relative volume (1.8 vs. 3.3%, - 47 %), smaller taproot depth (76.2 vs.

90.6cm, - 16 %) and greater taproot vertical deviation (13.6 vs. 7.8°, + 75 %) than straight trees (Online Resource 4). None of the 31 % of trees of the sample with a taproot growing below 90 cm depth toppled, and only one tree among the 15 % of trees with rooting depth of the taproot smaller than 70 cm remained straight. In the same way, only one toppled tree (tree 21) was found in half of the sample with a taproot relative volume greater than 3% (Online Resource 4). No tree had both a rooting depth of the taproot below 100 cm and a taproot relative volume greater than 4.5%. Among straight trees, only two trees (11 and 13) had a taproot vertical deviation of more than 18°. No seeded tree was among the 10 trees with more than 12° taproot vertical deviation.

Straight planted trees averaged 5 to 10 times more relative flexural stiffness of the taproot or of the taproot complex than toppled trees at 40 to 55 cm depth (Table 2). In the same way, straight planted trees had 70 to 100% higher relative maximum tensile load than toppled trees for both the taproot and the taproot complex between 30 and 55 cm depth (Table 2). The relative flexural stiffness of the taproot complex was only around 25% greater than that of the taproot alone, and the level of significance of the differences between leaning classes increased with depth. We found only a regeneration method effect for the “root number concentration” in the taproot complex, reaching 0.61 in seeded straight trees vs. 0.52 in planted straight trees (Table 2).

Leaning class effect was non-significant for sinkers from the ZRT, sinkers from beyond the ZRT and for chuck, intermediate depth or oblique root relative volume (Table 2). But leaning class effect was significant for deep root relative volume: among planted trees straight trees scored twice the deep root volume of toppled trees. The deep root volume was correlated neither to taproot depth nor to the “hard pan score” (not shown). The five trees with a taproot depth larger than 97 cm scored all a zero hard pan score. When these trees were not used in the computation, there was no correlation between taproot depth and the hard pan score (not shown). Finally, the leaning class effect was non-significant for ZRT and beyond ZRT relative volumes, and also for the “hard pan score” (Table 2). Among planted trees, toppled trees possessed more shallow roots branching from the stump than straight trees (22.1 vs. 16.8, + 33 %).

The sampled leaning and toppled trees leaned between 45° and 155° azimuth (Online Resource 5a). For these trees, the correlation between leaning azimuth and the azimuth angle of LABS (largest angle between shallow roots) on the leeward side reached 0.648**. Conversely, the same relation computed in the counter-leaning azimuth was very low (0.17) (Online Resource 5b). The leaning class effect was not significant for the size of LABS, whether leeward or windward, which averaged approximately 80°, or for the corresponding number of shallow roots (mean LABS_{rn} = 5) (Table 3).

Table. 2 Root systems of sampled trees: statistical analyses of relative root volume in each compartment and root architectural characteristics. “P two way ANOVA” column: P values for the two factors and “Leaning (L) class x method of regeneration (R class)” interaction in two way analysis of variance. The next columns contain the results of separate one-way statistical tests with each regeneration method, with “L class” as a factor. P value, mean and standard deviation. Numbers of trees per class are in brackets. A letter “n” in the SW (Shapiro–Wilk test) column means that an analysis of variance was performed because its residuals showed a normal distribution, alternatively a Kruskal wallis test was used. Different letters indicate significant differences using multiple comparison procedures. The symbol * shows the variables composing the anchorage index.

Variables	Unit	P two way ANOVA				Seeded Trees				Planted Trees								
		L class	R class	L x R	P	Straight (8)	Leaning (4)	Toppled (3)	SW	P	Straight (15)	Leaning (9)	Toppled (9)	SW				
Relative root volume of each compartment	%																	
(1) Stump		0.711	0.002	0.746	0.634	5.6 ± 1.2	6.3 ± 1.9	5.5 ± 0.9	n	0.734	7.4 ± 1.8	7.3 ± 1.7	6.9 ± 1.7					
(2) Taproot		0.017	0.019	0.373	0.701	3.6 ± 1.1	3.9 ± 1.1	3.1 ± 1.2	n	0.015	3.3 ± 1.7	a	2.5 ± 0.8	ab	1.8 ± 0.6	b	n	
(3) Shallow in ZRT		0.163	0.231	0.671	0.940	8.0 ± 2.1	7.8 ± 2.4	7.4 ± 2.1	n	0.170	9.1 ± 2.5		9.6 ± 2.6		7.2 ± 3.3		n	
(4) Shallow beyond ZRT		0.540	0.453	0.601	0.591	4.7 ± 1.7	5.6 ± 3.0	4.0 ± 1.6	n	0.685	4.1 ± 1.4		4.7 ± 2.0		4.5 ± 1.2			
(7) Intermediate depth		0.651	0.025	0.206	0.233	0.3 ± 0.2	0.4 ± 0.4	0.8 ± 0.8	n	0.416	1.1 ± 0.8		0.7 ± 0.7		0.7 ± 0.5			
(5) Sinkers from ZRT		0.281	0.008	0.255	0.109	2.1 ± 1.5	0.5 ± 0.4	1.0 ± 0.4	n	0.928	2.6 ± 1.3		2.4 ± 1.2		2.5 ± 0.9		n	
Chuck		0.067	0.554	0.223	0.084	0.8 ± 0.9	0.3 ± 0.4	0.0 ± 0.0	n	0.616	0.4 ± 0.4		0.3 ± 0.2		0.3 ± 0.2			
(6) Sinkers from beyond ZRT		0.233	0.778	0.678	0.358	0.6 ± 0.4	0.3 ± 0.3	0.5 ± 0.4	n	0.571	0.6 ± 0.4		0.6 ± 0.4		0.4 ± 0.3			
(9) Oblique		0.903	0.038	0.077	0.075	0.5 ± 0.3	1.5 ± 1.0	0.4 ± 0.1	n	0.402	1.4 ± 1.0		1.0 ± 0.6		1.6 ± 1.2		n	
(8) Deep *		0.003	0.147	0.402	0.152	0.9 ± 0.6	0.8 ± 0.4	0.2 ± 0.1	n	0.056	0.6 ± 0.4		0.6 ± 0.3		0.3 ± 0.2		n	
Total root system without stump		0.022	0.284	0.440	0.481	20.8 ± 3.2	20.8 ± 5.5	17.5 ± 4.5	n	0.038	22.8 ± 3.3	a	22.0 ± 3.1	ab	19.0 ± 3.9	b	n	
Total root system		0.038	0.025	0.868	0.535	26.4 ± 3.7	27.2 ± 7.0	23.0 ± 5.3	n	0.054	30.2 ± 3.9		29.3 ± 3.8		25.9 ± 4.5		n	
Coarse and fine root number above deep root limit	n	0.451	0.014	0.945	0.353	386.4 ± 153.1	394.0 ± 152.3	673.7 ± 630.3	n	0.449	745.0 ± 709.8		689.2 ± 374.0		781.6 ± 306.4			
Coarse and fine roots number below deep root limit	n	0.064	0.580	0.725	0.344	300.0 ± 231.6	222.5 ± 158.6	117.3 ± 58.0	n	0.179	268.3 ± 126.7		274.2 ± 119.9		189.2 ± 159.7			
Shallow root number branching from the stump	n	0.126	0.087	0.340	0.850	16.3 ± 7.0	14.3 ± 3.6	16.0 ± 3.6	n	0.043	16.8 ± 4.4	b	18.6 ± 5.2	ab	22.1 ± 5.0	a	n	
Oblique and sinker roots from the stump	%	0.898	0.003	0.661	0.679	6.2 ± 7.6	5.0 ± 10.0	2.6 ± 4.4	n	0.729	13.6 ± 10.4		13.6 ± 9.5		16.7 ± 9.5		n	
Taproot depth *	cm	0.016	0.156	0.572	0.161	82.2 ± 6.8	84.5 ± 17.6	76.6 ± 2.1	n	0.024	90.6 ± 12.5	a	83.3 ± 13.9	ab	76.2 ± 7.8	b	n	
Taproot vertical deviation *	deg.	0.029	0.061	0.799	0.144	4.5 ± 3.5	5.0 ± 2.2	7.9 ± 0.7	n	0.105	7.8 ± 7.1		13.1 ± 12.2		13.6 ± 8.1			
Hard pan score		0.501	0.863	0.516	0.806	9.6 ± 5.8	7.3 ± 5.0	8.3 ± 7.6	n	0.350	7.9 ± 8.1		11.1 ± 8.2		5.9 ± 5.9			
Relative maximale tensile load of the taproot complex	Pa.m ⁻¹																	
at 30 cm depth		0.005	0.620	0.779	0.213	521.9 ± 110.7	479.8 ± 116.4	374.7 ± 131.4	n	0.020	581.2 ± 205.6	a	465.7 ± 169.2	ab	367.6 ± 100.7	b	n	
at 40 cm depth		0.001	0.424	0.902	0.113	454.4 ± 85.27	396.0 ± 111.4	298.1 ± 132.6	n	0.009	437.6 ± 150.5	a	354.4 ± 174.8	ab	234.4 ± 92.7	b	n	
at 50 cm depth		0.001	0.626	0.819	0.111	336.2 ± 93.52	252.0 ± 42.5	223.6 ± 85.7	n	0.006	332.9 ± 128.9	a	243.0 ± 121.7	ab	167.9 ± 73.67	b	n	
at 55 cm depth		>0.001	0.537	0.931	0.039	290.1 ± 80.19	a	207.5 ± 32.3	ab	161.3 ± 75.0	b	0.005	272.9 ± 104.3	a	203.2 ± 108.7	ab	126.2 ± 70.0	b
Relative flexural stiffness of the taproot	kPa.m																	
at 30 cm depth		0.053	0.173	0.413	0.681	656.3 ± 465.4	744.4 ± 340.5	466.9 ± 304.0	n	0.041	725.3 ± 766.6	a	371.8 ± 232.2	ab	197.6 ± 149.0	b		
at 40 cm depth		0.004	0.004	0.274	0.529	429.6 ± 294.6	510.0 ± 356.9	298.0 ± 252.0	n	0.007	330.8 ± 402.6	a	211.2 ± 203.1	a	68.9 ± 99.5	b		
at 50 cm depth		0.001	0.009	0.168	0.732	185.8 ± 178.5	178.7 ± 129.6	143.4 ± 144.5	n	>0.001	149.9 ± 114.8	a	65.4 ± 46.3	a	15.1 ± 15.9	b		
at 55 cm depth		>0.001	0.002	0.279	0.570	148.1 ± 151.1	118.5 ± 89.9	77.2 ± 94.9	n	0.001	82.9 ± 84.2	a	46.0 ± 36.4	a	9.1 ± 8.3	b		
Relative flexural stiffness of the taproot complex	kPa.m																	
at 30 cm depth		0.004	0.126	0.555	0.526	738.6 ± 389.4	744.5 ± 340.3	466.9 ± 304.0	n	0.013	794.5 ± 727.4	a	472.4 ± 238.4	a	243.6 ± 154.4	b		
at 40 cm depth		>0.001	0.009	0.504	0.521	502.7 ± 236.1	510.2 ± 356.8	298.0 ± 251.9	n	0.005	394.9 ± 380.0	a	273.7 ± 225.0	ab	87.1 ± 98.4	b		
at 50 cm depth *		0.001	0.027	0.336	0.721	227.2 ± 164.8	184.7 ± 121.6	157.1 ± 129.5	n	0.001	181.5 ± 117.2	a	101.5 ± 82.1	ab	29.5 ± 16.7	b		
at 55 cm depth		>0.001	0.018	0.594	0.340	174.0 ± 143.7	123.0 ± 84.6	78.3 ± 93.7	n	0.001	109.4 ± 82.4	a	71.4 ± 59.5	a	15.6 ± 10.2	b		
Contribution of morphological features to flexural stiffness																		
Root number concentration at 50 cm depth of the taproot complex		0.308	0.006	0.271	0.314	0.61 ± 0.24	0.86 ± 0.25	0.76 ± 0.34	n	0.191	0.52 ± 0.30		0.50 ± 0.29		0.34 ± 0.22			

There was no difference among leaning classes in any sector or at any radial distance (0.5 to 6 DBH) as regards the relative maximum tensile load of shallow roots (not shown). Their relative flexural stiffness was only significant on the windward side at 2 (not shown) and 2.5 DBH radial distances. Among planted trees, relative flexural stiffness was 2.3 times as much in straight trees as in toppled trees. Variability in relative flexural stiffness was very high. More than half of the straight trees and only one toppled tree had relative flexural stiffness at 2.5 DBH radial distance greater than 15 kPa.m on the windward side. There is a trade-off between leeward and windward flexural stiffness (Online Resource 3). This difference was mainly due to CSAs being shared among a smaller number of roots in straight trees compared to toppled trees (“root number concentration”), and to a lesser extent to a more pronounced vertical root ovality of straight trees compared to toppled trees (+ 6 % mean stiffness in straight trees vs. +0 % in toppled planted trees – Table 3). It was not due to a preferential distribution of roots toward the wind direction (“preferential allocation windward”), or to diameter heterogeneity among roots. On the windward side, LABS was not correlated to the maximum tensile load or to the relative flexural stiffness at 2.5 DBH radial distance (not shown).

In straight and leaning trees only, mean relative flexural stiffness at 1 DBH radial distance was 2.4-fold greater on the leeward side than on the windward side. In the same way, the relative sum of CSAs was 1.5-fold greater on the leeward side than on the windward side (not shown).

There was also a significant difference among leaning classes as to the basal relative flexural stiffness of secondary sinker roots in the seeded trees on the leeward side below the ZRT: it was greater in straight and toppled seeded trees than in leaning trees (Table 3). For all stands, seven straight trees and one toppled tree scored stiffness values above 6.8 kPa.m and 19 trees had no secondary sinkers in that sector (not shown).

The anchorage index pointed to a highly significant leaning class effect (Table 3). All straight trees had an index greater than 1.9, and the average value was 2.6 ± 0.4 . Tree 34 reached 3.7. Conversely, the index of toppled trees scored an average 1.5 ± 0.3 . Seventy percent of the leaning trees had an index above 1.9 (Fig. 2).

Table. 3 Root systems of sampled trees: circular distribution of shallow roots and secondary sinkers. “P two way ANOVA” column: P values for the two factors and interaction of the “Leaning (L) class x method of regeneration (R class)” two way analysis of variance. The next columns contain the results of separate one-way statistical tests with each regeneration method with “L class” as a factor. P value, mean and standard deviation. Numbers of trees per leaning class are in brackets. LW, weighted leeward side; WW, weighted windward side; PP/2, half the discontinuous ‘perpendicular to wind’ half. A letter “n” in the SW column means that an analysis of variance was performed because its residuals showed a normal distribution, alternatively a Kruskal-Wallis test was used. Different letters indicate significant differences using multiple comparison procedures. The number ¹ means that a Kruskal-Wallis test was used for each factor because we could not find a transformation to obtain a normal distribution of the residuals. The symbol * shows the variables composing the anchorage index.

Variables	Unit	P two way ANOVA			P	Seeded Trees				SW	P	Planted Trees			SW
		L class	R class	L x R		Straight (8)	Leaning (4)	Toppled (3)	Straight (15)			Leaning (9)	Toppled (9)		
<u>Shallow roots</u>															
Largest angle between shallow roots															
Size of the LABS LW	deg.	0.732	0.034	0.032	0.406	96.8 ± 41.6	97.4 ± 26.5	65.2 ± 18.7	n	0.061	69.2 ± 16.5	66.2 ± 22.4	86.6 ± 20.4	n	
Size of the LABS WW	deg.	0.165	0.699	0.457	0.258	85.4 ± 31.3	101.4 ± 18.8	65.9 ± 17.6	n	0.299	88.6 ± 32.2	79.8 ± 26.5	69.6 ± 23.5	n	
LABSnr LW		0.534	0.005	0.169	0.428	3.8 ± 1.0	3.3 ± 1.5	4.7 ± 2.1	n	0.207	5.1 ± 1.4	6.2 ± 2.2	4.8 ± 2.0	n	
LABSnr WW		0.657	0.445	0.715	0.702	4.3 ± 2.1	3.8 ± 1.5	5.0 ± 1.7	n	0.708	4.5 ± 1.4	4.9 ± 2.0	5.0 ± 1.7	n	
Weighted relative Flexural stiffness at radial distance kPa.m															
1.5 DBH LW *		0.469	0.617	0.881	0.650	85.8 ± 75.6	51.8 ± 41.9	32.3 ± 6.0	n	0.568	54.2 ± 45.3	55.1 ± 41.6	51.7 ± 67.3		
2.5 DBH LW		0.661	0.717	0.893	0.553	28.1 ± 34.2	31.1 ± 26.0	16.2 ± 6.9		0.610	25.8 ± 18.8	29.5 ± 21.8	31.7 ± 46.0		
1.5 DBH WW		0.100	0.063	0.264	0.128	24.6 ± 16.6	7.0 ± 3.8	11.5 ± 6.2	n	0.220	32.0 ± 23.3	30.1 ± 27.1	16.0 ± 10.8		
2.5 DBH WW *		0.032	0.052	0.479	0.081	12.0 ± 6.9	3.8 ± 3.4	6.0 ± 3.4	n	0.099	17.6 ± 13.3	13.1 ± 9.6	7.8 ± 5.0		
1.5 DBH PP/2		0.064	0.847	0.700	0.963	39.4 ± 27.9	29.5 ± 8.6	30.4 ± 17.4		0.057	39.5 ± 19.9	33.0 ± 15.6	22.2 ± 20.8		
2.5 DBH PP/2		0.373	0.414	0.397	0.871	13.5 ± 9.3	15.8 ± 6.2	16.0 ± 10.6	n	0.290	19.9 ± 10.5	16.6 ± 7.4	13.0 ± 12.1		
Contribution of morphological features to flexural stiffness															
Vertical ovality	2.5 DBH WW	0.014	0.090	0.398	0.865	1.024 ± 0.07	1.031 ± 0.05	1.008 ± 0.00	n	0.008	1.073 ± 0.04 a	1.055 ± 0.05 ab	1.00 ± 0.07 b	n	
Diameter heterogeneity	2.5 DBH WW	0.291	0.376	0.255	0.113	11.56 ± 14.0	4.274 ± 2.57	23.34 ± 16.7		0.662	12.0 ± 9.08	10.55 ± 10.1	20.33 ± 32.4		
Preferential allocation windward	2.5 DBH WW	0.390	0.225	0.021	0.003	1.14 ± 0.28 a	0.51 ± 0.18 b	1.12 ± 0.06 a	n	0.817	1.09 ± 0.37	1.15 ± 0.35	1.03 ± 0.40	n	
Root number concentration	2.5 DBH WW	0.047	0.742	0.958	0.514	0.31 ± 0.17	0.27 ± 0.14	0.19 ± 0.08	n	0.138	0.27 ± 0.09	0.26 ± 0.12	0.20 ± 0.06		
<u>Secondary sinker roots from ZRT</u>															
Basal weighted relative flexural stiffness kPa.m															
LW		0.046 ¹	0.621 ¹		0.027	29.5 ± 57.9 a	0.0 ± 0.0 b	2.2 ± 3.5 a		0.409	9.0 ± 15.6	1.9 ± 2.9	2.4 ± 6.4		
WW		0.053 ¹	0.458 ¹		0.337	0.3 ± 0.8	0.5 ± 0.6	4.9 ± 4.3		0.156	2.2 ± 4.3	17.7 ± 51.9	10.3 ± 21.9		
PP/2		0.184 ¹	0.832 ¹		0.138	14.4 ± 25.3	0.3 ± 0.4	5.8 ± 1.8		0.695	3.7 ± 4.7	1.8 ± 3.3	2.1 ± 2.1		
<u>Secondary sinker roots from beyond the ZRT</u>															
Basal weighted relative flexural stiffness kPa.m															
LW		0.734	0.044	0.923	0.688	1.3 ± 1.2	1.2 ± 1.9	0.5 ± 0.5	n	0.636	0.4 ± 0.6	1.0 ± 2.2	0.4 ± 1.2		
WW		0.365	0.116	0.842	0.783	1.7 ± 3.2	0.1 ± 0.1	0.5 ± 0.9		0.747	0.8 ± 1.0	0.9 ± 1.5	0.8 ± 1.2		
PP/2		0.760	0.624	0.814	0.488	0.9 ± 1.2	0.3 ± 0.4	0.7 ± 0.7		0.808	0.6 ± 0.8	1.9 ± 3.4	1.1 ± 2.0		
Anchorage index (based on 6 variables)															
		>0.001	0.102	0.961	0.045	2.76 ± 0.57 a	2.36 ± 0.66 ab	1.69 ± 0.30 b	n	>0.001	2.52 ± 0.33 a	2.06 ± 0.59 b	1.51 ± 0.32 c	n	

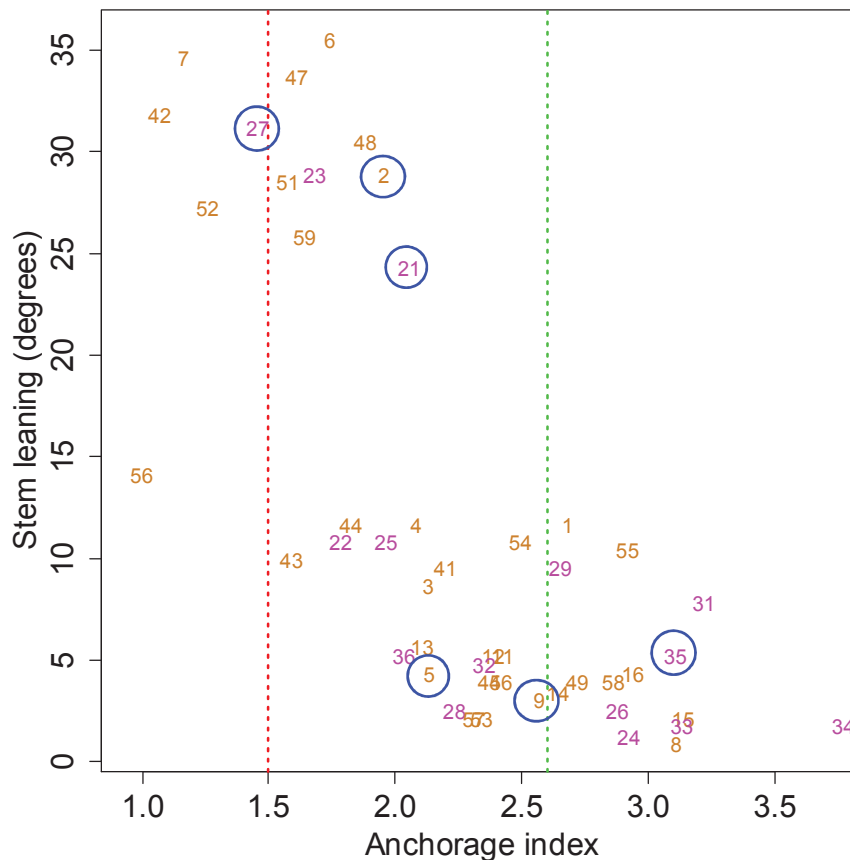


Fig. 2 Stem leaning against anchorage index (based on 6 variables). Magenta numbers: seeded trees, light brown: planted trees, blue circles: the 6 root systems displayed in Fig. 4. Dotted red line: mean anchorage index for toppled trees, dotted green line : mean anchorage index for straight trees.

As expected, the PCA demonstrated a split between toppled and straight trees on the graph of the first two components (PC1 and PC2), explaining 63.5 % of variance (Fig. 3). Toppled trees were grouped in the middle right quarter. The four variables positively associated to good anchorage were located opposite from this quarter, and taproot vertical deviation was located on the right border in the middle. Only tree 2 was not grouped with the other toppled trees, with a high positive loading for PC1 and a large negative loading for PC2 due to exceptionally high relative flexural stiffness at 1.5 DBH radial distance on the leeward side (Fig. 4 tree 2 and tree 27 for a typical toppled tree).

Among straight trees, a group composed of three planted trees (trees 5, 45 and 53) and one seeded tree (36) had high loadings for PC2 only, which corresponds to a greater taproot depth but a low composite relative flexural stiffness (see tree 5 with a long and thin taproot, Fig. 4). On the other hand, four seeded trees (trees 24, 33, 34 and 35) exhibited negative loadings both for PC1 and PC2 corresponding to a 70-80 cm rooting depth, great flexural stiffness of the taproot and shallow roots, a large deep root relative volume and a vertical taproot (Fig. 4 - tree 35 with great flexural stiffness on the leeward side and a thick, shorter taproot).

Straight trees 9 and 57 had a weak taproot but great shallow root flexural stiffness (Fig. 4 – tree 9). Finally, a group of three seeded trees (trees 26, 28 and 32) and ten

planted trees (trees 8, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 46, 49 and 58) were located in the middle left and had therefore a straight and vertical taproot and a large deep root relative volume, but medium composite relative flexural stiffness and medium rooting depth.

Toppled trees 21 (Fig. 4) and 48 were in the vicinity of straight trees. They had a straight and large taproot but smaller values for other parameters. Leaning trees were located in the middle of the plot except tree 56.

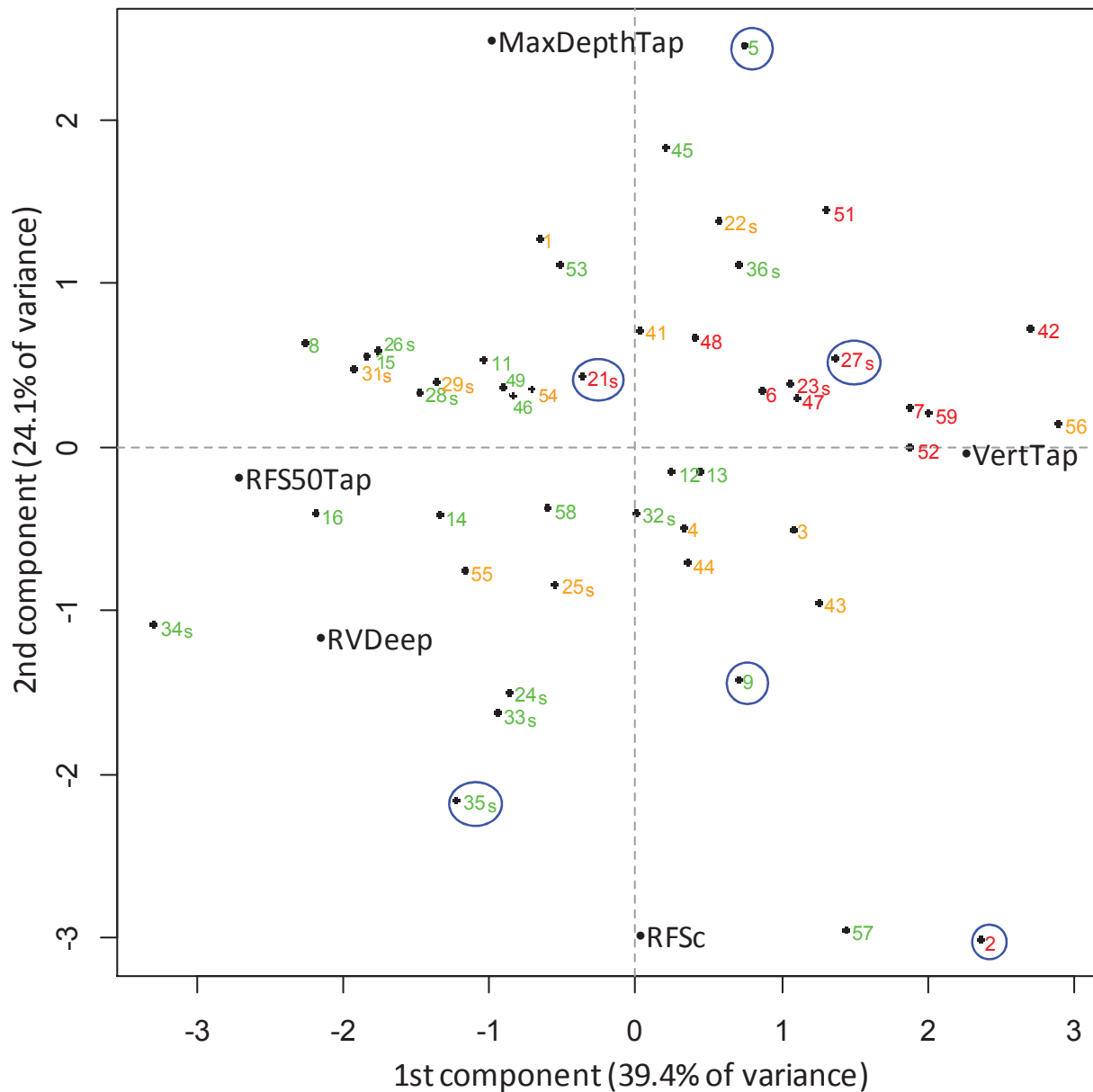


Fig. 3 Principal component analysis (PCA) of 48 sampled trees using 5 variables (variable contribution for each component was multiplied by 4 to fit the graph): taproot depth (MaxDepthTap), taproot vertical deviation (VertTap), taproot complex relative flexural stiffness at 50 cm depth (RFS50Tap), deep root relative volume (RVDeep) and composite variable (RFSc), mean scaled weighted relative flexural stiffness of leeward shallow roots at a radial distance of 1.5 DBH and of windward shallow roots at a radial distance of 2.5 DBH. Green numbers: straight trees, orange: leaning trees, red: toppled trees, letter s: seeded trees, blue circled numbers: the 6 trees whose root systems are displayed in Fig. 4.

Discussion

Tillage had no striking effect on the root architecture characteristics we examined on planted trees. In *P. radiata*, ripping can improve taproot quality in a range of soils (Toral et al. 2011). In heavy soils, roots can preferentially grow within the plough ridge, following the ploughing line (Savill 1976). In our case, sandy soils were mainly ploughed to get rid of understory vegetation and be able to plant the seedlings (Ampoorter et al. 2007).

The relationship between root architecture variables and stem leaning turned out to often display the following structure: all toppled trees and half of the straight trees exhibited what the literature considers as poor values for the root variable, whereas the other half of the straight trees scored medium or good values for this variable. We carried out an in-depth analysis of root architecture by getting rid of the potential bias due to lost roots and by computing variables directly linked to anchorage strength and scaled to the stem volume, such as relative flexural stiffness of shallow roots at 2.5 DBH windward. We sampled a substantial number of trees of the same size, grown in the same conditions. As evidenced by the anchorage index ranking, anchorage strength in these saplings was multifactorial, as noted by Coutts (1983b) and Danjon et al. (2005) in larger trees. The highest anchorage index value was only 3.7, pointing to trade-offs between anchorage components, as also noticed in the PCA. Anchorage index means between straight and toppled trees differed only by 1 point, which corresponds to the full range of variation of one of the 6 variables. Toppled trees scored generally bad for all the components of the anchorage index whereas straight trees often scored high for a couple of components. Leaning trees generally had intermediate characteristics between straight and toppled trees. Variability in root architecture was very high within each category of trees.

In a tree population, a substantial fraction of the trees can grow a root system with major deficiencies such as the absence of a vertical root (Danjon et al. 1999a; Plourde et al. 2009; Toral et al. 2011), or very large azimuth sectors (LABS) without any shallow roots (Crook and Ennos 1996; Ortega et al. 2006), especially in planted stands. In our three planted stands, all the trees had a taproot and more than ten horizontal roots branching from the stump. Only 19 % of the trees had a LABS distinctly greater than 100°, but smaller than 130°, except straight seeded tree 36 (185°). This means that neither seeding nor planting procedures disturbed taproot and shallow root growth dramatically, and that none of our sampled trees had a very bad root system.

When *P. pinaster* root growth is not disturbed, roots branching from the stump grow as horizontal shallow roots (Burbidge 1936). The 5 % oblique and sinker roots branching from the stump of seeded trees were probably originally secondary sinkers whose base was no longer visible because of the stump's secondary growth. We can therefore hypothesize that in planted trees, during nursery growth or at planting time, 10 % of potential shallow roots were transformed by root deformation into oblique or sinker roots with no effect on anchorage. The corresponding additional sinkers offset the smaller CSAs of the taproot of planted trees but did not offset their lower flexural stiffness. Deformations did not affect the flexural stiffness of shallow roots either windward or leeward in our study. Unlike what is generally reported in the literature (Halter et al. 1993; Lindström and Rune 1999), the radial distribution of shallow roots measured by LABS (largest angle between shallow roots) was better in

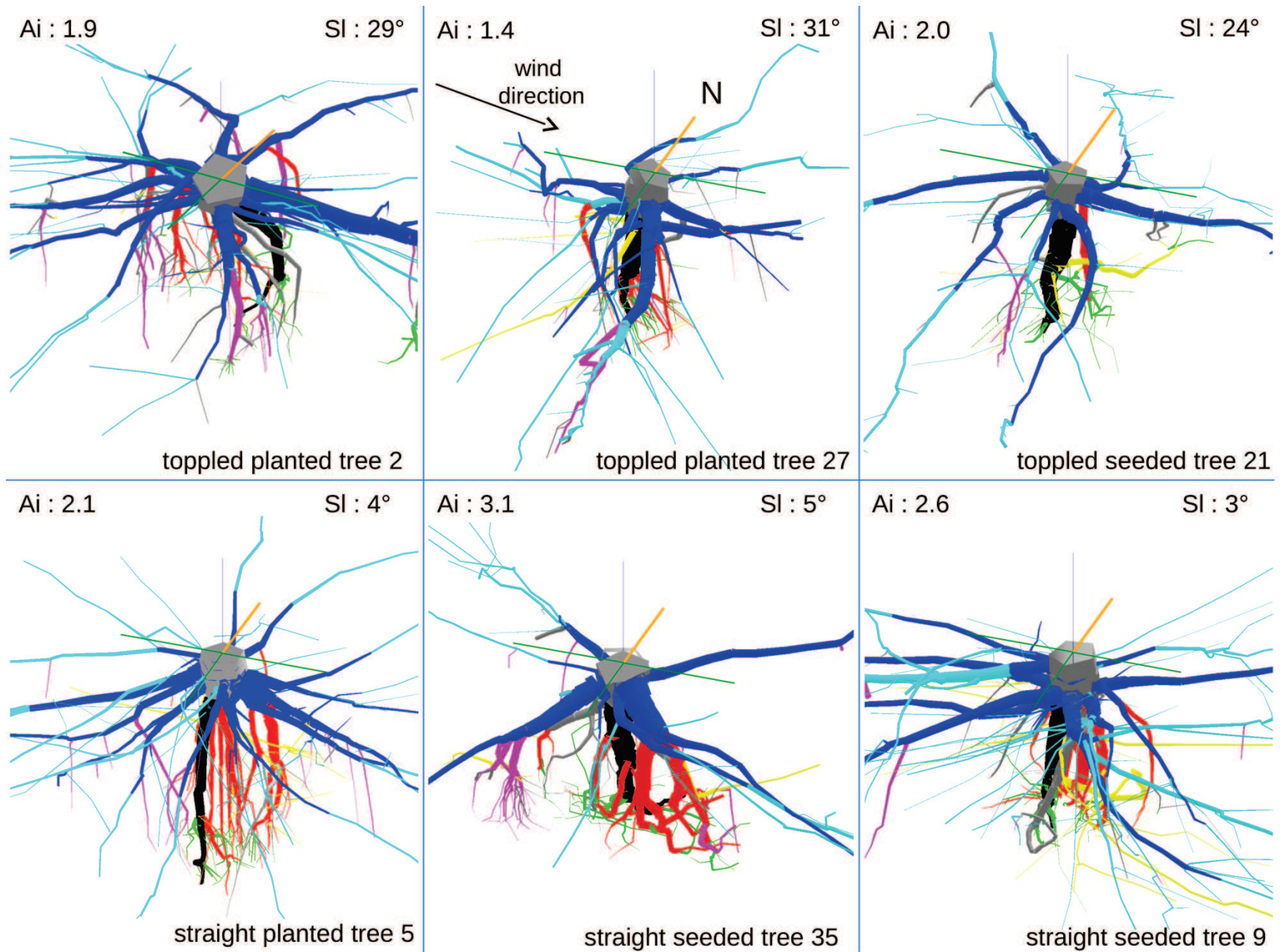


Fig. 4 3D reconstruction of 6 root systems without extension corresponding to lost roots. Above, topped trees. Below, straight trees. Segments were coloured according to their compartment as in figure 1. Same scale for all root systems. Length of the orange line within the reference frame: 50 cm. Ai: Anchorage index, SI: Stem leaning.

planted trees than in seeded trees. We found no interaction between stem leaning and regeneration method, which means that there was no fundamental difference in anchorage functioning between planted and seeded trees.

Lower relative volume allocation to the roots (-16 %) partly explained anchorage failure, similarly to mature *P. pinaster* trees (Danjon et al. 2005) and *Picea sitchensis* clones (Nicoll et al. 1995). We found no relationship between stump relative volume and stem leaning probably because the stump of trees of that size was too rigid to break. In mature *P. pinaster*, uprooted trees diverted biomass to oblique and intermediate depth roots therefore likely to bring a low mechanical contribution to anchorage (Dupuy et al. 2005; Danjon et al. 2005). We did not find such a relationship in our sample, probably because the volume allocated to these root types was very low at this stage.

More than 90 cm taproot depth or more than 3 % taproot relative volume were likely to prevent toppling on their own, whereas trees with less than 75 cm taproot depth or below 2 % taproot relative volume had a high probability of leaning or toppling. Vertical taproots were also associated to better stability, probably because aligned structures are stiffer than twisted ones and because straight, vertical structures go deeper into the soil than twisted or oblique ones for an equivalent biomass. Menzies' taproot score mainly accounted for non vertical growth direction and twisting of the taproot and was associated to toppling (Mason 1985; Toral et al. 2011). The Menzies' score modified by Gautam et al. (1999) accounted also for size and branching of taproot. Taproot forking or branching certainly increased toppling probability because the mean flexural stiffness of the taproot complex was more than halved when the taproot was not dominant.

Differences between straight and toppled trees in flexural stiffness of the taproot and taproot complex increased with depth. During winching, the centre of rotation of the taproot of *M. wrayi* trees of similar size and structure was located at 50 cm depth (Crook et al. 1997).

In sum, the taproot, particularly the part located around 50 cm depth, remained the main component of anchorage in these taprooted 12 cm DBH trees, even if a broad array of root system designs appeared to be effective to hold up the trees. Its volume averaged only 11 % of root volume, and went down to 6 % in mature trees (Danjon et al. 2005). When root growth was stopped beyond 90 cm depth by a hard pan or by the water table, taproot relative volume had to be greater to hold the tree. Similarly, the root mass fraction increases when rooting depth decreased (Nicoll and Ray 1996). As in Danjon et al. (2005), wind damage was clearly not related to the occurrence of a hard pan, because there is a balance between rooting depth restriction and a firmer support provided by the hard pan. In large trees, a rooting depth limited to 70 cm was considered critical (Danjon et al. 2005). In our trees, the rigid part of the taproot acted as a stake in the soil (Ennos 1993), anchoring the tree into the ground. A vertical taproot will fail by bending at about 50 cm depth (Crook et al. 1997). A large deep root volume was also important for anchorage because a deeper taproot or a greater deep root volume moves the center of rotation further to the bottom, constraining overall rotation (Ennos 1993; Fourcaud et al. 2008). It lowers stresses to a point where the taproot experiences bending while its deepest part is held in tension. This may explain why trees with a deep taproot did not need to reinforce their taproot structure (see Fig. 5). This also means that anchorage provided by the structure made up by the taproot complex is better when the taproot

is not branched or forked and when it tapers gently from the collar down to 60 cm depth.

Leaning and toppling azimuths were in the $\pm 60^\circ$ range from prevailing wind direction. During a storm, wind strength and direction can considerably vary within a stand because of several parameters like the distance to the edge, landscape fragmentation or tree size distribution (Brunet et al. 2009). Trees are often damaged by gusts, which are more frequent inside the stand and blow in a broad range of directions. The largest angle between shallow roots leeward mainly determined leaning and toppling azimuth probably because leeward roots failed first when trees were just starting to fall (Crook and Ennos 1996; Fourcaud et al. 2008; Yang et al. 2014) and the trees were directed to the weakest point leeward. However, windward or leeward LABS values were not relevant to explain damage, probably because the main component of anchorage was the taproot and only a LABS greater than 120° is likely to weaken anchorage of trees (Nielsen 1990). Moreover, LABS values do not thoroughly describe the radial distribution of shallow roots. Several trees toppled right in the azimuth of one or two medium-size roots. A 100° LABS bounded by two big roots certainly provides a better anchorage than a 50° LABS bounded by two weak roots. In larger trees that fail by uprooting or in shallow-rooted trees, LABS values greater than 60° may weaken anchorage because root-soil plate size and weight may be lower (Coutts 1983b; Coutts et al. 1999).

Sandy soils have a high bearing capacity and a low cohesion. In this type of soil, during a storm, leeward shallow roots cannot be pushed into the soil and therefore generally buckle early near their base whereas windward shallow roots are lifted and are later damaged by bending at a radial distance proportional to their flexural stiffness (Crook and Ennos 1996; Fourcaud et al. 2008; Yang et al. 2014). In our medium size trees, shallow roots did not prevent toppling through their maximum tensile load but only through their flexural stiffness at a radial distance where they were likely to bend or buckle (see Fig. 5). As a consequence, volume allocation to shallow roots in wind-oriented sectors was not the only parameter that determined anchorage strength; root number and root thickening in the vertical plane also played a part (Nielsen 1990; Stokes et al. 1997b; Coutts et al. 1999; Nicoll and Dunn 2000; Tobin et al. 2007). Most of the trees showed a large acclimation to the prevailing wind through their ZRT volume and stiffness reinforcement leeward. However, this acclimation probably prevented leaning of only a couple of trees. Conversely, in mature trees that fail by uprooting, the central part of the root system is generally rigid enough to remain undamaged and the main contribution of shallow roots to anchorage is maximum tensile load of windward roots beyond ZRT and resistance of leeward roots to bending (Coutts 1986; Danjon et al. 2005, Nielsen 1990). Our root systems were digitized three years after the storm. When a tree leans or topples, a pronounced permanent bending moment due to self-weight appears (Alm eras and Fournier 2009), loading the shallow roots leeward and windward. The resulting acclimation may have come out as an additional diameter increment in shallow roots for 3 years, lowering the differences between straight and damaged trees for shallow root traits.

Flexural stiffness at the base of leeward secondary sinkers branching from the ZRT probably improved anchorage of half a dozen trees. It should be noted that these sinkers have an opposing role in anchorage: on the one hand, they contribute to

anchorage by preventing leeward ZRT displacement, but on the other hand they decrease downstream flexural stiffness of shallow roots because of the corresponding decrease in CSA (Tobin et al. 2007).

We worked with trees in sandy soils, with a taproot system. We can conclude that in our 12-cm DBH trees:

- (i) if the taproot was not deep or rigid enough to hold the tree of its own, a rigid structure formed by the stump, the taproot down to at least 55 cm depth and the ZRT both windward and leeward could prevent the stump tilting,
- (ii) if the structure was not rigid enough, deformation by bending took place in the central part of the root system and absorbed most of stump displacement, therefore shallow roots beyond the ZRT were only marginally loaded in tension, and only when the stem had already considerably leaned,
- (iii) the distal part of long taproots and deep roots may be the only part of the structure experiencing great stress under tension (see Fig. 5).

Surprisingly, only 12 % of root volume corresponding to 5 % of stem volume was allocated to the main component of anchorage, *i.e.* the taproot, whereas nearly 50 % of the root volume corresponding to 13 % of the stem volume was allocated to shallow roots that played a weaker role in stability. The trees are probably on the way to constitute the major element of their root cage which is the ZRT. Furthermore, the ZRT plays also a main role in transporting water from shallow roots and secondary sinkers. Moreover, while our trees exhibited a high level of acclimation of shallow roots to the dominant wind through increased flexural stiffness of leeward roots, trees with a weak taproot did not display enough plasticity to re-allocate a few percent of their biomass to taproot strengthening and thus avoid toppling. Instead, acclimation in some of them consisted in setting up great flexural stiffness in the ZRT leeward or windward, or in leeward proximal secondary sinkers.

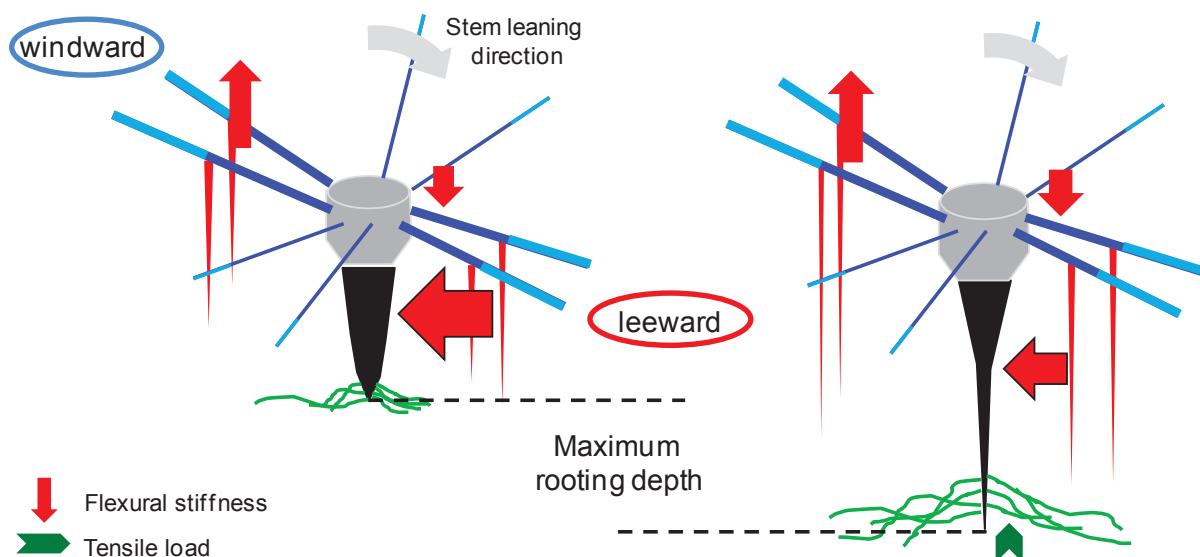


Fig. 5 Schemes of the two morphological root systems which resist to the storm with stresses applied. Size of the arrows depends on the stress intensity. Segments were coloured according to their compartment: (1) stump in grey, (2) taproot in black, (3) zone of rapid taper (ZRT) of shallow roots in dark blue, (4) horizontal shallow roots beyond the ZRT in light blue, (5) sinkers branching from the ZRT in red, and (8) deep roots in green.

To further prevent anchorage failure at sapling stage, nursery and re-afforestation techniques should first promote growth of a deep, vertical, strong and non-branching taproot. Secondly, windward and leeward shallow roots should form a structure with great flexural stiffness when the trees move to the stage where they will no more topple but uproot in a storm. A narrow LABS may be required for the anchorage of mature trees which is then no more mainly determined by the taproot alone but by the components of the cage, *i.e.* ZRT, sinker from below the ZRT and deep root structure that determines root-soil plate rigidity, size and guying (Danjon et al. 2005; Fourcaud et al. 2008; Ghani et al. 2009). This root design may be achieved through the development of approximately 16 main shallow roots, preferentially oriented leeward and windward.

Our observations were made in a soil mainly composed of coarse sand in flat terrain. In more cohesive soils or on steeper soils, anchorage mechanisms are certainly different (Danjon et al. 2013a; Fourcaud et al. 2008; Dupuy et al. 2005).

Acknowledgements

We thank Raphaël Segura and Nesrine Mohamed Omar (INRA, UMR1202 BioGeCo), Jean-Mathieu de Boisseson, Francis Melun, Ingrid Bastard and Pierre Gauthier (FCBA, Pôle Biotechnologie Sylviculture Avancée) Pierre Trichet, Didier Garrigou, Jean-Marc Bonnefond, Dominique Guyon (INRA, UMR1391 ISPA), Nicolas Dubreuil (INRA, UE 0570, Unité Expérimentale Forêt Pierroton) for technical support and for their helpful assistance with fieldwork. We thank Sébastien Cavaignac, Alain Bailly and Ambre Le Ferrec (FCBA, Pôle Biotechnologie Sylviculture Avancée) for managing the research project and Pauline Défossez and Ming Yang (INRA, UMR1391 ISPA) for managing the companion winching study and for useful comments. We also thank the three anonymous reviewers for their helpful comments about the manuscript.

We also thank Caisse Des Dépôts et Consignations and Société forestière for allowing us to work on the stands and for assistance (Ceydric Sedilot-Gasmi, Guillaume Silande and Bernard Lagardère).

The PhD grant of Antoine Danquechin Dorval was financed by Caisse Des Dépôts et Consignations and the Conseil Régional d'Aquitaine (Diademe project - 2011 1203004).

The main fundings were provided by Caisse Des Dépôts et Consignations. The companion study was supported by Conseil Régional d'Aquitaine and the French Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt (Fortius project – 13001087).

References

- Alm eras T, Fournier M (2009) Biomechanical design and long-term stability of trees: morphological and wood traits involved in the balance between weight increase and the gravitropic reaction. *J Theor Biol* 256:370–81. doi: 10.1016/j.jtbi.2008.10.011
- Ampoorter E, Goris R, Cornelis WM, Verheyen K (2007) Impact of mechanized logging on compaction status of sandy forest soils. *For Ecol Manage* 241:162–174. doi: 10.1016/j.foreco.2007.01.019
- Atger C, Edelin C (1994) Premières donn ees sur l'architecture compar ee des syst emes racinaires et caulinaires. *Can J Bot* 72:963–975.
- Brunet Y, Dupont S, Sellier D, Fourcaud T (2009) Les interactions vent-arbre, de l' chelle locale   celle du paysage: vers des approches d eterministes. In: Birot Y, Landmann G, Bonh eme I (eds) *La for t face aux temp etes*. Editions Quae, Versailles, pp 229– 259
- Burbidge NT (1936) Root development in *Pinus pinaster* and the seasonal variation of its mycorrhizae. *Aust For* 10:32–40.
- Burdett A, Coates H, Eremko R, Martin P (1986) Toppling in british-columbia lodgepole pine plantations - significance, cause and prevention. *For Chron* 62:433–439.
- Commandeur PR and Pyles MR (1991) Modulus of elasticity and tensile strength of Douglas fir roots. *Can. J. For. Res.* 21, 48–52.
- Coutts MP (1983a) Development of the Structural Root System of Sitka Spruce. *Forestry* 56:1–16. doi: 10.1093/forestry/56.1.1
- Coutts MP (1983b) Root Architecture and Tree Stability. *Plant Soil* 71:171–188. doi: 10.1007/BF02182653
- Coutts MP (1986) Components of tree stability in sitka spruce on peaty gley soil. *Forestry* 59:173–197.
- Coutts MP, Walker C, Burnand AC (1990) Effects of establishment method on root form of lodgepole pine and sitka spruce and on the production of adventitious roots. *Forestry* 63:143–159.
- Coutts MP, Nielsen CCN, Nicoll BC (1999) The development of symmetry, rigidity and anchorage in the structural root system of conifers. *Plant Soil* 217:1–15. doi: 10.1023/A:1004578032481
- Cown DJ, McConchie DL, Treloar C (1984) Timber recovery from pruned *Pinus radiata* butt logs at mangatu : effect of log sweep. *New Zeal J For Sci* 14:109 – 123.
- Cremi ere L, De Boisseson JM, Bouvet A (1993) La charrue rotative : une nouvelle technique de pr eparation des landes humides avant reboisement = The rotary plough, a new equipment for the preparation of wet sandy soils before planting. *Ann Rech sylvicoles* 237–269.
- Crook MJ, Ennos AR (1996) The anchorage mechanics of deep rooted larch, *Larix europea x L-japonica*. *J Exp Bot* 47:1509–1517.

- Crook MJ, Ennos AR, Banks JR (1997) The function of buttress roots : a comparative study of the anchorage systems of buttressed (*Aglaia* and *Nephelium ramboutan* species) and non-buttressed (*Mallotus wrayi*) tropical trees. *J Exp Bot* 48:1703–1716.
- Crook MJ, Ennos AR (1998) The Increase in Anchorage with Tree Size of the Tropical Tap Rooted Tree *Mallotus wrayi* , King (Euphorbiaceae). *Ann Bot* 82:291–296. doi: 10.1006/anbo.1998.0678
- Cucchi V, Meredieu C, Stokes A, et al. (2004) Root anchorage of inner and edge trees in stands of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) growing in different podzolic soil conditions. *Trees-Structure Funct* 18:460–466. doi: 10.1007/s00468-004-0330-2
- Danjon F, Bert D, Godin C, Trichet P (1999a) Structural root architecture of 5-year-old *Pinus pinaster* measured by 3D digitising and analysed with AMAPmod. *Plant Soil* 217:49–63. doi: 10.1023/A:1004686119796
- Danjon F, Sinoquet H, Godin C, et al. (1999b) Characterisation of structural tree root architecture using 3D digitising and AMAPmod software. *Plant Soil* 211:241–258. doi: 10.1023/A:1004680824612
- Danjon F, Fourcaud T, Bert D (2005) Root architecture and wind-firmness of mature *Pinus pinaster*. *New Phytol* 168:387–400. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01497.x
- Danjon F, Reubens B (2008) Assessing and analyzing 3D architecture of woody root systems, a review of methods and applications in tree and soil stability, resource acquisition and allocation. *Plant Soil* 303:1–34. doi: 10.1007/s11104-007-9470-7
- Danjon F, Caplan JS, Fortin M, Meredieu C (2013a) Descendant root volume varies as a function of root type: estimation of root biomass lost during uprooting in *Pinus pinaster*. *Front Plant Sci* 4:402. doi: 10.3389/fpls.2013.00402
- Danjon F, Khuder H, Stokes A (2013b) Deep phenotyping of coarse root architecture in *R. pseudoacacia* reveals that tree root system plasticity is confined within its architectural model. *PLoS One* 8:e83548. doi: 10.1371/journal.pone.0083548
- Danjon F, Stokes A, Bakker MR (2013c) Root systems of woody plants. In: In Beeckman, T., Eshel A (ed) *Plant Roots Hidden Half* [4e ed]. Boca Raton : CRC Press, 29, pp 1–29 p
- Défossez P, Cointe A, Coureau J-L, Morel S, Bonnefond JM, Garrigou D, Lambrot C, Danjon F (2014) Propriétés mécaniques des racines de structure de *Pinus pinaster*. Proc. Journées scientifiques du GDR 3544 Sciences du Bois, 12-14 November 2014, Nancy, France.
- Drexhage M, Chauvière M, Colin F, Nielsen CNN (1999) Development of structural root architecture and allometry of *Quercus petraea*. *Can J For Res* 29:600–608. doi: 10.1139/cjfr-29-5-600
- Dupuy L, Fourcaud T, Stokes A (2005) A numerical investigation into the influence of soil type and root architecture on tree anchorage. *Plant Soil* 278:119–134. doi: 10.1007/s11104-005-7577-2
- Ennos AR (1993) The scaling of root anchorage. *J Theor Biol* 161:61–75.

- Fourcaud T, Ji J-N, Zhang Z-Q, Stokes A (2008) Understanding the impact of root morphology on overturning mechanisms: A modelling approach. *Ann Bot* 101:1267–1280. doi: 10.1093/aob/mcm245
- Gautam M, Mead DJ, Frampton C, Chang SX (1999) Coarse root system characteristics and toppling of clonal and seedling trees of *Pinus radiata* on Canterbury Plains. *New Zeal J For* 44:15–18.
- Ghani MA, Stokes A, Fourcaud T (2009) The effect of root architecture and root loss through trenching on the anchorage of tropical urban trees (*Eugenia grandis* Wight). *Trees* 23:197–209. doi: 10.1007/s00468-008-0269-9
- Godin C, Costes E, Caraglio Y (1997) Exploring plant topological structure with the AMAPmod software: an outline. *Silva Fenn* 31:357–368. doi: 10.14214/sf.a8533
- Halter MR, Chanway CP, Harper GJ (1993) Growth Reduction and Root Deformation of Containerized Lodgepole Pine Saplings 11 Years After Planting. *For Ecol Manage* 56:131–146. doi: 10.1016/0378-1127(93)90108-Y
- Harrington C, Brissette J, Carlson W (1989) Root System Structure in Planted and Seeded Loblolly and Shortleaf Pine. *For Sci* 35:469–480.
- Ihaka R, Gentleman R (1996) R: A language for data analysis and graphics. *J Comput Graph Stat* 5:299–314.
- Khuder H, Stokes A, Danjon F, et al. (2007) Is it possible to manipulate root anchorage in young trees? *Plant Soil* 294:87–102. doi: 10.1007/s11104-007-9232-6
- Lindström A, Rune G (1999) Root deformation in plantations of container-grown Scots pine trees: effects on root growth, tree stability and stem straightness. *Plant Soil* 217:29–37.
- Mardia K, Jupp P (2000) *Directional statistics*. Wiley
- Mason EG (1985) Causes of juvenile instability of *Pinus radiata* in New Zealand. *New Zeal J For Sci* 15:263–280.
- Nicoll BC, Easton EP, Milner A, et al. (1995) Wind stability factors in tree selection: distribution of biomass within root systems of sitka spruce clones. In: Coutts MP, Grace J (eds) *Wind trees*. Cambridge University Press, pp 276–301
- Nicoll BC, Ray D (1996) Adaptive growth of tree root systems in response to wind action and site conditions. *Tree Physiol* 16:891–898.
- Nicoll BC, Dunn AJ (2000) The effects of wind speed and direction on radial growth of structural roots. In: A. S (ed) *Support. roots trees woody plants form*, *Funct. Physiol*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands, pp 219–225
- Nicoll BC, Gardiner B a., Peace a. J (2008) Improvements in anchorage provided by the acclimation of forest trees to wind stress. *Forestry* 81:389–398. doi: 10.1093/forestry/cpn021
- Nielsen CCN (1990) Einflüsse von Pflanzenabstand und Stammzahlhaltung auf Wurzelform, Wurzelbiomass, Verankerung sowie auf die Biomassenverteilung im Hinblick auf die Sturmfestigkeit der Fichte. In: Sauerländer JD (ed) *Schriften aus der Forstl. Fak. der Univ. Göttingen und der Niedersächsischen Forstl. Versuchsanstalt*, 100. Frankfurt am Main, Germany, p 259

- Ortega U, Majada J, Mena-Petite A, et al. (2006) Field performance of *Pinus radiata* D. Don produced in nursery with different types of containers. *New For* 31:97–112. doi: 10.1007/s11056-004-7364-6
- Peltola HM (2006) Mechanical stability of trees under static loads. *Am J Bot* 93:1501–11. doi: 10.3732/ajb.93.10.1501
- Plourde A, Krause C, Lord D (2009) Spatial distribution, architecture, and development of the root system of *Pinus banksiana* Lamb. in natural and planted stands. *For Ecol Manage* 258:2143–2152. doi: 10.1016/j.foreco.2009.08.016
- Quine CP, Burnand AC, Coutts MP, Reynard BR (1991) Effect of mounds and stumps on the root architecture of Sitka spruce on a peaty gley restocking site. *Forestry* 64:385–401.
- Robert JA, Lindgren BS (2006) Relationships between root form and growth, stability, and mortality in planted versus naturally regenerated lodgepole pine in north-central British Columbia. *Can J For Res Can Rech For* 36:2642–2653. doi: 10.1139/X06-146
- Savill PS (1976) The Effects of Drainage and Ploughing of Surface Water Gleys on Rooting and Windthrow of Sitka Spruce in. *Forestry* 49:133–141.
- Schelhaas MJ (2008) Impacts of natural disturbances on the development of European forest resources: application of model approaches from tree and stand levels to large-scale scenarios. *Diss For* 56:28 p.
- Stokes A, Martin F, Sacriste S, Fourcaud T (1997a) Adaptation of tree roots to wind loading: the relationship between mechanical behaviour and wood formation. In: Jeronimidis G, Vincent JFV (eds) *Plant Biomech. Centre for Biomimetics, Reading, UK.*, pp 339–346
- Stokes A, Nicoll BC, Coutts MP, Fitter a H (1997b) Responses of young Sitka spruce clones to mechanical perturbation and nutrition: effects on biomass allocation, root development, and resistance to bending. *Can J For Res* 27:1049–1057. doi: 10.1139/x97-041
- Tobin B, Čermák J, Chiatante D, et al. (2007) Towards developmental modelling of tree root systems. *Plant Biosyst* 141:481–501. doi: 10.1080/11263500701626283
- Toral M, Bown HE, Manon A, et al. (2011) Wind-induced leaning (toppling) in young *Pinus radiata* plantations in Chile. *Cienc E Investig Agrar* 38:405–414.
- Trichet P, Jolivet C, Arrouays D, et al. (1999) Le maintien de la fertilité des sols forestiers landais dans le cadre de la sylviculture intensive du pin maritime *Revue bibliographique et identification des pistes de recherches. Etud Gest Sols* 6:197–214.
- Valdés-Rodríguez OA, Sánchez-Sánchez O, Pérez-Vázquez A, et al. (2013) *Jatropha curcas* L. root structure and growth in diverse soils. *Sci World J.* doi: 10.1155/2013/827295
- Weber K, Mattheck C (2005) The double nature of the root plate. *Allg Forst und Jagdzeitung* 176:77–85.

Yang M, Défossez P, Danjon F, Fourcaud T (2014) Tree stability under wind: simulating uprooting with root breakage using a finite element method. *Ann Bot.* doi: 10.1093/aob/mcu122

Chapitre 3

III. Architecture racinaire et stabilité de pins maritimes ayant un diamètre de tronc à 1,30 m de 12 cm, sur sol sableux labouré en bandes



*Parcelle semis SOL 11-06 à Solférino, détail d'un interligne. Peuplement de pins maritimes de 16 cm de DHP (Diamètre à Hauteur de Poitrine) présentant différentes inclinaisons à la suite de la tempête Klaus de 2009.
photo prise en juin 2013 par Antoine Danquechin Dorval*

Introduction

La stabilité mécanique d'un arbre peut être définie comme sa capacité à résister aux forces mécaniques exercées principalement par le vent, tout au long de sa vie (James et al. 2006). Nous avons vu dans le chapitre 2 que pour des arbres de 12 cm de DHP (diamètre à hauteur de poitrine) sans plaque sol-racines et de profondeur d'enracinement moyenne (70 – 100 cm), certaines composantes du système racinaire contribuaient davantage à sa stabilité. La composante principale était la présence d'un pivot principal vertical, long et fin si le sol est profond, court et trapu si sa croissance est limitée par un horizon induré ou la nappe phréatique. De grosses racinaires traçantes résistantes en flexion au vent et un volume de racines profondes faisaient partie des autres composantes importantes pour la stabilité.

Nous avons travaillé sur des parcelles labourées en plein, à la charrue rotative et en bande situées en lande mésophile. Sur ces parcelles, les arbres présentaient une forte variabilité de leur morphologie racinaire (cf. Fig. 3 du chapitre 2).

Avant la régénération d'un peuplement, différents travaux de préparation de la parcelle sont nécessaires, dont le travail du sol qui peut être réalisé avec différents types de labour. Deux principaux types de labours sont utilisés sur le massif landais : le labour en plein et le labour en bande (Direction Territoriale Sud-Ouest - Agence Landes Nord-Aquitaine 2013).

Sur les parcelles étudiées au chapitre 2, le labour en bande avait été effectué dans le sens du vent dominant. Les racines dans le vent ou sous le vent se trouvaient donc sur la ligne et ne traversaient pas la cale¹ ou la butte du labour en bande. Dans le cas de la tempête Klaus, la direction du vent de tempête était la même que celle du vent moyen dominant tout le long de l'année.

Une asymétrie de la répartition des racines traçantes peut être causée par la microtopographie (Coutts et al. 1999) ou une pente (Nicoll et al. 2006; Danjon et al. 2013). La stabilité de l'arbre peut être réduite si le développement des racines de structure est asymétrique (Coutts 1983; Ruel 1995; Coutts et al. 1999, Krause et al. 2014).

Le mélèze japonais (*Larix kaempferi*) est plus sensible au chablis quand il est planté sur des crêtes (ridges) perpendiculaires au vent plutôt que parallèles au vent (Yeatman 1955 dans Stokes, 1994). L'influence de l'effet du labour serait donc potentiellement réduite dans la parcelle labourée en bande étudiée au chapitre 2.

La stabilité des arbres installés sur des bandes labourées perpendiculairement au vent dominant serait moins bonne que si le labour est parallèle au vent dominant (Direction Territoriale Sud-Ouest - Agence Landes Nord-Aquitaine 2013).

La répartition des racines traçantes est modifiée par l'espacement des cales du labour (Savill 1976; Wilson and Pyatt 1984; Coutts 1986; Hendrick 1989). Lorsque la cale de labour atteint un horizon induré, les racines peuvent s'aligner le long des sillons de labour (Wilson and Pyatt 1984). Les racines traçantes de forts diamètres ne semblent pas capables de traverser la cale du labour (Savill 1976; Deans 1981) à l'instar de quelques racines de faibles diamètres. Le système racinaire est ainsi moins développé du côté de la cale (Coutts et al. 1990). La cale du labour (d'une profondeur de 0,3 m) peut restreindre la croissance des racines traçantes et le

¹ Dans le labour en bande se forme une dérayure ou "cale de labour" à la limite entre la partie non-labourée et la partie labourée, voir Fig. 1.

développement de la plaque sol-racines dans les sols à gley avec une nappe phréatique peu profonde (Savill 1976; Hendrick 1989).

Dans les forêts boréales (Colombie-Britannique ou Scandinavie), les arbres sont plantés sur de petites buttes, qui permettent un développement des racines des jeunes plants dans des conditions thermiques plus chaudes, avec un meilleur drainage, et moins de compétition par rapport aux herbacées que les arbres non-plantés sur des buttes. Heineman et al. (1999) remarquent que des arbres plantés sur ces buttes auront une meilleure croissance racinaire mais pas nécessairement une meilleure stabilité que des arbres plantés sans préparation. Quine et al. (1991) notent que les arbres plantés sur de petites buttes ont une meilleure symétrie de leurs racines de structure que les arbres plantés proches de la calle de labour avec des sillons espacés de 4 m.

Afin d'étudier la répartition de ces racines traçantes, il faut acquérir l'architecture 3D des systèmes racinaires. La méthode utilisée pour obtenir une architecture 3D des systèmes racinaires du chapitre 2 mise au point à partir de 1999 par Danjon et collaborateurs (Danjon et al. 2005; Danjon et al. 2013) est beaucoup plus rapide et plus précise que les méthodes manuelles (Henderson et al. 1983; Drexhage et al. 1999; Dupuy et al. 2007) pour numériser des systèmes racinaires, quels que soit leur taille. Néanmoins, elle nécessite le positionnement et le calage de la structure à numériser. Si la numérisation se fait sur le terrain, il faut aussi installer le numériseur 3D et le repère. L'alternative est de transporter les systèmes racinaires au laboratoire. Nous voulions mettre au point une méthode permettant d'acquérir manuellement les principaux éléments de l'architecture 3D du système racinaire d'arbres dans un temps réduit, en forêt sans avoir à apporter et installer le matériel de numérisation et sans calage et positionnement du système racinaire. Par ailleurs, nous souhaitons mesurer uniquement certaines des composantes de la stabilité mises en évidence au chapitre 2.

Les objectifs de cette étude étaient de vérifier si les résultats obtenus au chapitre 2 étaient répétables sur d'autres parcelles, et également d'observer l'influence de la position de la cale de labour sur la répartition des racines traçantes autour de l'arbre et sur la stabilité d'arbres ayant subi la tempête Klaus. Par ailleurs, comme la relation entre architecture des racines et stabilité d'arbres de 8 m de haut ayant un système racinaire complexe mais pas de cage sol/racines effective n'avait jamais été étudiée en détail, nous avons effectué des mesures détaillées pour l'échantillon du chapitre 2. Pour cette seconde étude, nous avons revu toutes nos procédures de mesures de façon à ne garder que les mesures essentielles (les dimensions du pivot avec sa profondeur et son inclinaison ainsi que la répartition des racines traçantes autour de l'arbre avec leur dimension précise à une distance proche de la souche) pour pouvoir mesurer un plus grand nombre d'arbres en un minimum de temps.

Matériel et méthodes

Les peuplements sélectionnés sont des peuplements de 12-13 ans de dimensions similaires aux arbres des peuplements du chapitre 2 qui ont subi des dégâts lors de la tempête Klaus du 24 janvier 2009. Ils sont situés en lande humide dans la commune de Solférino (Landes) à 100 km au Sud-Ouest de Bordeaux. Les sols sont qualifiés de podzols humiques très hydromorphes à horizon spodique meuble. Les courtes périodes de dessiccation affectant la base du profil ne permettent pas l'induration de l'horizon B. La nappe phréatique superficielle peu affleurer les hivers humides et descendre à 1,5 m à la fin de l'été (Trichet et al. 1999).

Il s'agit de parcelles non-expérimentales de pin maritime (*P. pinaster*) et qui ont été labourées en bande (voir Tableau 1 et Fig. 1 et 2). L'orientation des lignes de plantation suit la direction des bandes de labour. Les parties travaillées sont des bandes de 2 m de large au centre desquelles vont être semés ou plantés les pins maritimes. Le long de ces bandes, la charrue a laissé un sillon de 35 cm de profondeur en moyenne et de 50 cm de large : ce sillon est appelé dérayure ou cale de labour (Fig. 1).

Tableau. 1 Caractéristiques générales des 3 parcelles de l'étude.

Parcelle	Semis ou plantation	Type de labour	Surface (en ha)	Année d'installation	Orientation des lignes	Distance entre arbres d'une ligne (cm)	Direction par rapport au vent dominant
SOL 11-06	Semis en ligne	Bande	35,79	2000	N-NE/S-SO	159.7 ± 36.4	Perpendiculaire
SOL 02-05	Plantation	Bande	50,08	2000	NE/SO	203.2 ± 81.5	Perpendiculaire
SOL 04-10	Plantation	Bande	31,92	1999	OE	169.9 ± 31.5	Parallèle

Afin de pouvoir comparer plusieurs peuplements de labour en bande entre eux ayant subi de manière similaire la tempête Klaus, il fallait que les peuplements soient proches (mêmes caractéristiques de l'aléa), qu'ils présentent des dégâts et que l'éclaircie de nettoyage post-tempête n'ait pas été effectuée. Dans un premier temps, un repérage a été fait sur Géoportail.fr des zones de dégâts potentiels sur chaque parcelle. Il a été difficile de trouver des peuplements répondant à ces trois critères.

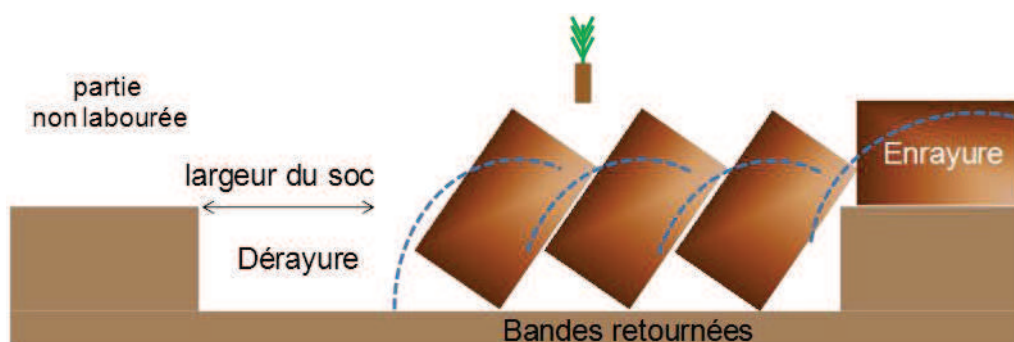


Fig. 1 Le labour en bande consiste à travailler le sol sur 50 % de la surface (2 m tous les 4 m). Une partie de la terre sera retournée par bande en laissant une dérayure profonde d'un côté et une enrayure de l'autre côté. Le labour est suivi par un émiettement et un tassement du labour (en pointillés bleus). Le jeune pin sera planté ou semé dans la partie travaillée. Schéma inspiré par Direction Territoriale Sud-Ouest - Agence Landes Nord-Aquitaine (2013).

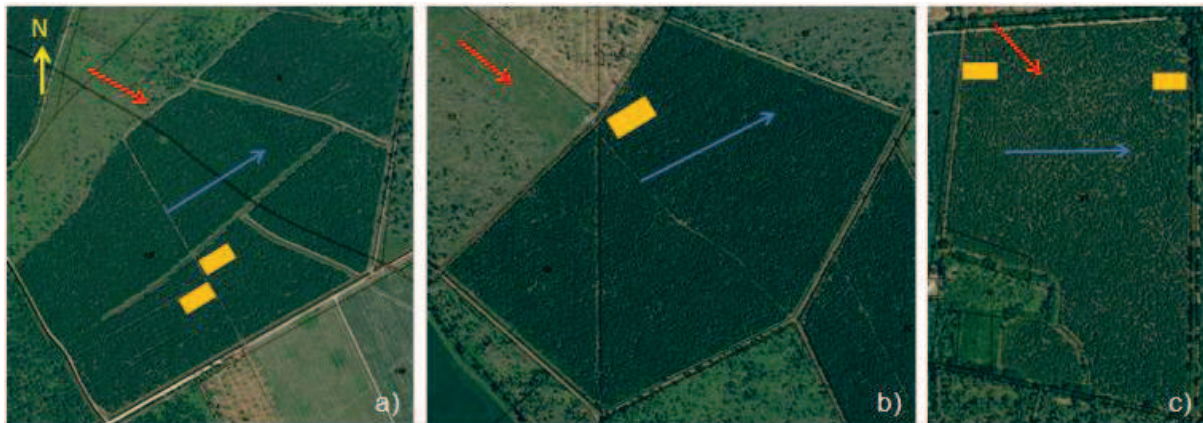


Fig. 2 Vues aériennes a) parcelle SOL 11-06 semis en bande, b) parcelle SOL 02-05 plantation en bande, c) parcelle SOL 04-10 plantation en bande. La flèche bleue représente la direction des lignes, la flèche rouge la direction du vent dominant (azimut d'inclinaison des arbres) et le carré orange la ou les zones d'inventaires pour chaque parcelle.

Sur chaque parcelle, en juin 2013, plusieurs lignes ont été inventoriées dans des zones présentant des arbres de différentes inclinaisons. De plus, afin de voir l'effet de la cale de labour sur l'écart à la verticalité, nous avons inventorié des lignes sur lesquelles la cale de labour se trouvait au vent et d'autres lignes où elle était positionnée sous le vent. Cinq lignes contiguës en lisière Nord-Ouest ont été inventoriées pour la parcelle SOL 02.05, huit (4 lignes sur 2 placettes) à l'intérieur du peuplement pour la parcelle SOL 11.06 et dix (5 lignes sur 2 placettes) à l'intérieur du peuplement pour la parcelle SOL 04.10. L'éclaircie de nettoyage, qui consiste à enlever les arbres jugés trop penchés d'un peuplement, avait été effectuée sur la parcelle SOL 04.10, il a donc été plus difficile de trouver des arbres proches présentant différentes inclinaisons.

Des mesures d'écart à la verticalité basale (EVB, en degrés) avec la direction d'inclinaison des arbres (en degrés), de diamètre à hauteur de poitrine (DHP, en cm) et de mortalité ont été effectuées. La présence de ramicornes et de fourches a été notée. Les arbres avaient en moyenne un DHP de 16.1 ± 3.2 cm (Tableau 2). La position de la cale de labour (dérayure) au vent ou sous le vent a été enregistrée.

Pour pouvoir comparer l'architecture racinaire d'arbres ayant résisté à la tempête et d'arbres penchés à la suite de la tempête, nous avons échantillonné des arbres droits ($EVB \leq 6.5^\circ$), moyennement penchés ($6.5^\circ < EVB \leq 15^\circ$) et versés ($EVB > 15^\circ$) dans chaque parcelle pour un total de 61 arbres (voir Tableau 3) en excluant les arbres présentant des ramicornes ou des fourches sur leurs parties aériennes.

Nous avons sélectionné plusieurs arbres de différentes classes d'inclinaison dans une même ligne. Cela nous a obligé à sélectionner des arbres de différentes dimensions.

A part pour la parcelle SOL 04.10, ces parcelles ne présentaient pas beaucoup de dégâts tempête. Nos inventaires n'ont pas été représentatifs de chaque parcelle car nous avons inventorié spécifiquement des lignes présentant des arbres de différentes inclinaisons. De plus, pour la parcelle SOL 04.10, le nombre d'arbres morts n'a pas été compté et le taux d'arbres penchés et chablis de cette parcelle ne

peut être comparé aux deux autres parcelles qui n'ont pas été nettoyées après tempête.

L'azimut du vent dominant durant la tempête a été défini à partir des données d'inventaire en pondérant la médiane de la direction d'inclinaison des arbres moyennement penchés et versés par leur EVB. Il était respectivement de 120, 129 et 137° pour les parcelles semée, plantée perpendiculaire et plantée parallèle (Tableau 2). Nous avons pris un azimut de 130° commun aux 3 parcelles.

Le diamètre au collet a été mesuré et une vis au nord, au niveau du sol, a été posée afin de conserver l'orientation des arbres sur le terrain lors des mesures d'architecture racinaire. Le microrelief du sol a été mesuré perpendiculairement à la ligne de plantation, tous les 20 cm sur 3 m de chaque côté des arbres sélectionnés. Cela a permis de confirmer l'emplacement de la dérayure sur chaque ligne de l'inventaire. Les arbres sélectionnés ont été coupés à 15 cm du sol. Deux vis ont été enfoncées verticalement dans la souche de façon à former un plan horizontal avec le point le plus haut de cette souche permettant de retrouver l'horizontalité de celle-ci. Une fois l'arbre abattu, nous avons mesuré la longueur du tronc de l'arbre ainsi que la position des verticilles de branches des 6 années précédentes.

Puis les arbres échantillonnés ont été extraits en un jour et demi avec une pelle mécanique de 3 tonnes, sans enlever la strate basse et la litière, et sans dégagement des racines traçantes à la lance à air. Nous avons juste dégagé la base des racines traçantes au transplantoir.

Les mesures d'architecture racinaire se sont faites en utilisant deux méthodes. Nous avons mesuré sur le terrain la moitié des systèmes racinaires utilisant un "raciporteur" (Fig. 3) mis au point dans le cadre de cette étude. Les autres arbres ont été numérisés à l'INRA de Pierroton de façon classique mais selon les consignes de mesures utilisées pour les arbres raciportés (Fig. 4).

Nous avons une répartition d'arbres raciportés et d'arbres numérisés dans les 3 classes d'inclinaisons équivalente pour chaque parcelle.

Les mesures faites au raciporteur (« Roottractor » en anglais) permettent d'obtenir une représentation 3D simplifiée de la macrostructure d'un système racinaire. Le raciporteur est une jante de roue de vélo en aluminium sur laquelle sont montés une chambre à air gonflée et un pneu de 50 x 622 mm. Deux planchettes verticales de 15 cm de haut sont vissées dans la jante et reliées par une planchette horizontale (Fig. 3). Le pneu est gradué tous les 5 degrés avec des feutres à peinture liquide (Posca).

Le système racinaire est surélevé et le raciporteur est vissé au sommet du système racinaire, orienté vers le nord et calé sur les deux vis d'horizontalité. Le centre du raciporteur doit coïncider avec le centre du collet.

Un opérateur est chargé des mesures à l'aide d'un pied à coulisse, d'un mètre et d'un rapporteur. Le second opérateur remplit un bordereau où chaque ligne correspond à une racine. Pour chaque racine du haut de la souche au bas du pivot, une profondeur, un angle d'inclinaison, un azimut de direction, des longueurs et des diamètres sont mesurés afin d'obtenir des segments dans l'espace (voir bordereau de saisie et protocole plus détaillé des mesures du raciporteur en Annexe B). Le nombre de points varie pour chaque racine selon sa complexité et son arborescence. Chaque changement de direction ou d'inclinaison est noté. L'inclinaison est mesurée

à l'œil. De même que pour les racines d'ordre 3 à 5, la distance à laquelle cette racine s'insère sur la précédente est mesurée. Le nombre de racines dont le diamètre est inférieur à 0.15 cm est également noté et séparé en 2 catégories : latérale ou pivotante. Les réitérations sont comptées.



Fig. 3 Préparation d'un arbre à "raciporter". Dans un premier temps, l'arbre est surélevé et mis à l'horizontale, puis une roue graduée est placée en son centre.

La numérisation 3D semi-automatique a été faite comme dans Danjon et al. (1999a), les racines sont mesurées dans un repère spatial (XYZ), chaque racine correspond à un axe divisé en plusieurs segments. L'ensemble formant une entité : le système racinaire. Les données sont stockées dans un fichier au format MTG (Multiscale Tree Graph), (Godin et al. 1997). L'ensemble des opérations de mesures et de déterrage a nécessité 0.7 homme/jour par arbre.

Les données de raciporteur ont été transformées sous le logiciel de statistique R (Ihaka and Gentleman 1996) afin d'obtenir un fichier MTG. Ce fichier a alors pu être analysé avec les outils habituellement utilisés pour les données issues de numérisation 3D semi-automatique ou manuelle (Danjon and Reubens 2008).

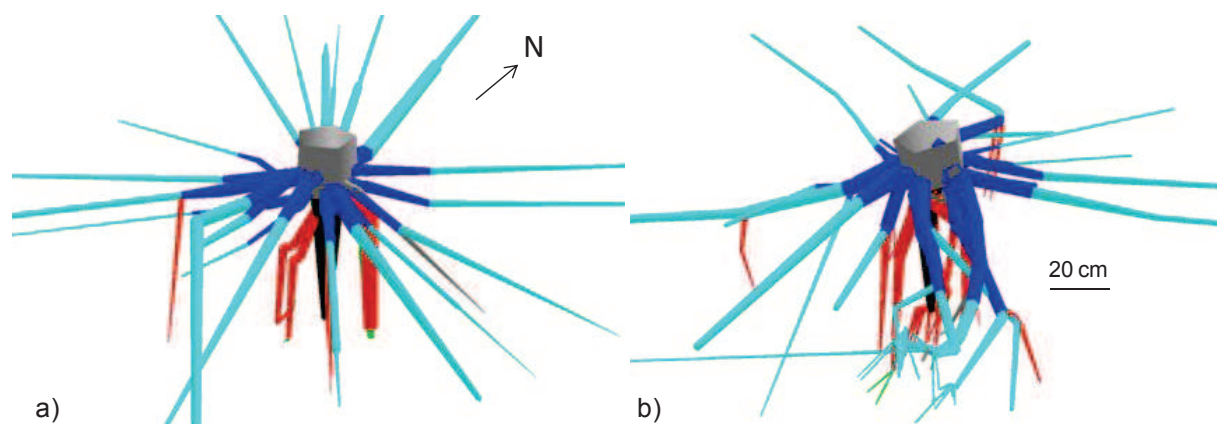


Fig. 4 Reconstruction 3D de systèmes racinaires : a) un système racinaire raciporté et converti en MTG, b) un système racinaire numérisé. La souche est en gris, le pivot principal en noir, les racines traçantes sont de couleur bleue (ZRT en bleu foncé et Hors ZRT en bleu ciel), en rouge les pivots secondaires et plongeantes et en vert les racines profondes.

Une analyse architecturale d'après Danjon et al. (2013) a été effectuée sur l'ensemble des systèmes racinaires en utilisant le logiciel Amapmod (Godin et al. 1997; Godin et al. 1999) et le logiciel de statistique R (Ihaka and Gentleman 1996).

Les racines ont été classées en 9 compartiments architecturaux : (1) la souche, (2) le pivot, (3) les racines traçantes insérées sur la souche ont été divisées en 2 compartiments : la zone renforcée proche du collet définie selon une distance radiale de $2.2 \times DHP$ appelée ZRT (zone of rapid taper – zone de défilement rapide, Eis 1974) et (4) la zone hors ZRT de ces racines traçantes, (5) les pivots secondaires insérés au niveau de cette ZRT, (6) les pivots secondaires hors ZRT, (7) les racines horizontales insérées à une profondeur intermédiaire, (8) les racines profondes qui sont toutes les racines insérées à une profondeur correspondante aux $2/3$ de la profondeur d'enracinement maximale pour chaque arbre et (9) les racines obliques dont l'angle par rapport à l'horizontale est supérieur à 30° et inférieur à 60° . Les pivots secondaires sont définis par un angle supérieur à 60° par rapport à l'horizontale.

Comme les arbres avaient des dimensions différentes, certaines variables étaient exprimées relativement au volume du tronc qui rend par ailleurs bien compte de la force exercée par le vent sur la structure.

Pour le pivot, la profondeur maximale d'enracinement et la déviation verticale ont été calculées. De plus, la rigidité en flexion (flexural stiffness) et la charge en traction maximale (maximum tensile load) ont été calculées à différentes profondeurs : à 30, 40, 50 et 55 cm (voir chapitre 2) pour le pivot mais également pour le "taproot complex" (pivot et racines pivotantes d'ordre 2 ou proches du pivot).

Pour la rigidité en flexion et la charge en traction maximale du pivot des arbres racoportés à une profondeur donnée, la valeur calculée était légèrement surestimée par le faible nombre de points mesurés sur le pivot pour calculer le volume du pivot. Des analyses ont été faites avec et sans les arbres racoportés et cela ne changeait pas les résultats présentés que ce soit sur le pivot à différentes profondeurs ou les racines traçantes à différents DHP. Les arbres racoportés et numérisés ont donc été analysés ensemble par la suite.

Pour les racines traçantes, le plus grand secteur sans racines traçantes (LABS) défini dans le chapitre 2 a été calculé au vent (WW) et sous le vent (LW). La rigidité en flexion et la charge en traction maximale ont également été calculées dans les 3 secteurs orientés au vent à 1.5 et 2.5 DHP.

L'influence de la position de la dérayure a été observée sur la parcelle d'arbres plantés perpendiculaire au vent. La structure des échantillonnages dans la parcelle des arbres semés ne nous a pas permis de faire le même test. Les lignes de la seconde parcelle plantée étaient orientées dans la direction du vent.

Pour étudier l'influence de la dérayure sur la distribution du volume racinaire des racines traçantes autour de l'arbre, nous avons calculé la somme des surfaces en section des racines (CSA = "cross sectionnal area") selon la formule

$$CSA = \pi \times \frac{(D_v \times D_H)}{4}$$

où D_V est le diamètre vertical et D_H est le diamètre horizontal.

Puis, nous avons pondéré le CSA de chaque racine par la distance entre son azimut à 20 cm à l'azimut central de chaque quartier de 180° (entre 0 et 1). Cela a été fait pour chacun des 3 quartiers et pour différentes distances à partir de l'insertion des racines (de 0.5 à 3 DHP soit 6 mesures par quartier). Une répartition homogène des CSA serait 25% ou 50% de la somme totale des CSA dans chacun des 3 secteurs orientés selon la position de la dérayure (secteur dans la dérayure, secteur dans l'enrayure et le secteur "sur la ligne" = 50%). Nous avons comparé les pourcentages de CSA obtenus par secteur avec les pourcentages théoriques. On conclut qu'il y a un renforcement si le pourcentage calculé dans un secteur est supérieur à la valeur théorique (Danjon et al. 2005). Nous avons regroupé les arbres droits et moyennement penchés ($EVB < 15^\circ$) ainsi que les parcelles perpendiculaire au vent. Les arbres ont été repartis selon la position de la dérayure et de l'enrayure.

Nous avons réutilisé l'indice d'ancrage développé dans le chapitre 2 qui a permis de différencier les arbres droits des arbres versés et reposant sur 5 variables. Cet indice est composé des variables suivantes : la profondeur du pivot, sa rigidité en flexion à 50 cm de profondeur, sa déviation verticale, le volume relatif de racines profondes, la rigidité en flexion sous le vent à 1.5 DHP et au vent à 2.5 DHP des racines traçantes. Il est construit sur la somme des valeurs de chaque variable.

Nous avons effectué une ANOVA pour chaque peuplement de façon à tester les différences entre les trois classes d'inclinaison. Puis nous avons effectué une ANOVA à 2 facteurs avec comme premier facteur la classe d'inclinaison et comme second facteur soit la méthode de régénération (2 parcelles comparées), soit la disposition des lignes de plantation (2 parcelles comparées). Lorsque les résidus n'étaient pas normalement distribués, nous avons transformé la variable pour obtenir une distribution normale.

Si l'ANOVA était significative, nous avons utilisé la procédure de comparaisons multiples de Tukey. Sinon, nous avons utilisé les tests de Kruskal Wallis et de Wilcoxon avec correction de Bonferroni.

Résultats

Données d'inventaire

Les arbres inventoriés avaient un DHP moyen de $16,1 \pm 3.2$ cm et un écart à la verticalité de $14,9^\circ$ (Tableau 2). Les dégâts de vent dans la partie échantillonnée des parcelles étaient importants.

Tableau. 2 Caractéristiques des peuplements calculées à partir des inventaires : effectifs entre parenthèses, moyenne et écart-type pour le diamètre à hauteur de poitrine (DHP) et l'écart à la verticalité basale (EVV) pour différentes variables. Le pourcentage d'arbres morts pour la parcelle 04.10 n'est pas présenté car l'éclaircie post-tempête a été faite sur cette parcelle, l'écart à la verticalité basal moyen sur cette parcelle a été mesuré après cette éclaircie et n'est pas représentatif du taux de dégâts réels.

	Unité	Semés		Plantés
		Perpendiculaire au vent	Perpendiculaire au vent	Parallèle au vent
		11.06	02.05	04.10
		(320)	(200)	(214)
DHP	cm	15.3 ± 2.9	15.8 ± 3.3	17.6 ± 2.9
Ecart à la Verticalité Basale	degrés	13.4 ± 10.1	16.1 ± 11.1	10.9 ± 9.1
Arbres morts	%	1.9	2.5	/
Arbres fourchus	%	4.4	3	2.3
Arbres avec ramicorne	%	7.5	16	7.3
Azimut d'inclinaison pondéré par l'EVV - Nord = 0°	degrés	120	129	137
		(314)	(195)	(214)
Arbres droits	%	22	18	35.5
Arbres penchés	%	35	26	28.5
Arbres très penchés	%	43	56	36

Caractérisation des arbres sélectionnés

Le Tableau 3 regroupe les principales caractéristiques des arbres sélectionnés par classe d'inclinaison du tronc. Il n'y avait pas de différences significatives entre les différentes classes d'inclinaison pour les parcelles "semés" et "plantés perpendiculaires au vent". Il apparaissait que les arbres droits de la parcelle "plantés parallèles au vent" étaient significativement plus gros que les arbres moyennement penchés et versés (+15% de DHP, respectivement 20.5 cm pour les droits et 17.8 cm pour les penchés et versés). Les variables utilisées par la suite sont relatives au volume du tronc de l'arbre.

Tableau. 3 Caractéristiques moyennes par parcelle des arbres sélectionnés : effectifs entre parenthèses, moyenne et écart-type pour différentes variables. EVB : Ecart à la verticalité basale, DHP : diamètre à hauteur de poitrine. Les colonnes *P* correspondent aux résultats d'un test statistique à un facteur comparant les différentes classes d'inclinaison par peuplement. Une lettre "n" dans la colonne SW (test de Shapiro-Wilk) correspond à une distribution normale des résidus, si ce n'était pas le cas, un test de Kruskal Wallis a été utilisé. Les classes qui n'ont pas la même lettre diffèrent significativement (test d'anova/Tukey entre les classes d'inclinaison de chaque parcelle).

Variables	Unité	Arbres semés (11.06)						Arbres plantés perpendiculaire au vent (02.05)					Arbres plantés parallèles au vent (04.10)				
		<i>P</i>	Droits (5)	Penchés (6)	Versés (7)	SW	<i>P</i>	Droits (9)	Penchés (10)	Versés (6)	SW	<i>P</i>	Droits (8)	Penchés (3)	Versés (7)	SW	
EVB	degrés	>0.001	4.5 ± 0.7 c	8.7 ± 1.7 b	30.7 ± 11.7 a	n	>0.001	3.2 ± 1.3 c	11.1 ± 3.2 b	32.4 ± 9.8 a	n	>0.001	3.6 ± 1.5 c	13.3 ± 2.7 b	31.0 ± 10.7 a	n	
DHP	cm	0.256	17.8 ± 1.6	14.4 ± 3.0	15.7 ± 4.2	n	0.464	17.2 ± 3.3	15.5 ± 3.3	15.8 ± 1.5	n	0.007	20.5 ± 1.3 a	17.2 ± 0.3 b	18.4 ± 1.8 b	n	
Diamètre au collet	cm	0.364	22.4 ± 2.2	18.6 ± 4.2	20.2 ± 5.2	n	0.542	21.2 ± 3.6	19.6 ± 3.7	19.6 ± 2.1	n	0.009	26.0 ± 1.6 a	21.9 ± 0.6 b	23.1 ± 2.6 b	n	
Longueur du tronc	cm	0.643	991 ± 59	939 ± 86	928 ± 135	n	0.085	1008 ± 99	927 ± 103	902 ± 69	n	0.275	1080 ± 58	1090 ± 44	1039 ± 54	n	
H/D		0.207	55.8 ± 3.6	67.0 ± 11.9	61.6 ± 10.9	n	0.640	59.8 ± 7.7	61.4 ± 9.3	57.4 ± 5.8	n	0.004	52.9 ± 3.9 b	63.3 ± 2.1 a	56.7 ± 4.2 a	n	
Volume du tronc	m3	0.248	0.12 ± 0.02	0.08 ± 0.03	0.10 ± 0.05	n	0.310	0.12 ± 0.05	0.09 ± 0.04	0.09 ± 0.02	n	0.010	0.17 ± 0.02 a	0.12 ± 0.01 b	0.13 ± 0.03 b	n	

Influence de la position de la dérayure sur l'écart à la verticalité

Dans la parcelle d'arbres plantés perpendiculaire au vent, il n'y avait pas d'influence de la position de la dérayure sur l'écart à la verticalité entre les arbres dont la dérayure se situait au vent et les arbres dont la dérayure se situait sous le vent (Fig. 5). 53.9% des arbres étaient inclinés à plus de 15° pour les arbres dont la dérayure était située sous le vent et 36.7% des arbres inclinés à plus de 15° pour les arbres dont la dérayure était située au vent.

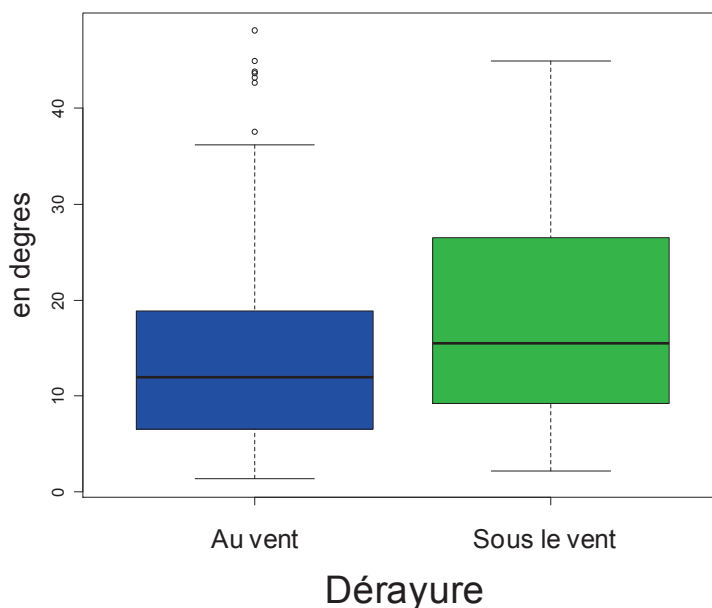


Fig. 5 Influence du positionnement de la dérayure sur l'écart à la verticalité (en degrés) sur la parcelle plantée perpendiculaire au vent (02.05). Test de Wilcoxon, *p-value* : 0.191. Effectif : 198 arbres inventoriés (78 sous le vent et 120 au vent) sur 5 lignes contigües.

Pour les parcelles perpendiculaires au vent, il n'y avait pas moins de CSA dans le quartier orienté vers la dérayure à 1.5 DHP ou 2.5 DHP (Tableau 4) lorsque la dérayure se situait sous le vent. Par contre, la répartition des CSA n'était pas homogène lorsque la dérayure se situait au vent. En effet pour les arbres droits et penchés, il y avait un renforcement au niveau de l'enrayure à 1.5 DHP, c'est-à-dire le quartier sous le vent. Il n'y avait pas de différence pour les arbres versés entre les différents secteurs.

Tableau. 4 Pourcentage de la somme des CSA pondérée dans chaque secteur orienté selon la position de la dérayure, à une distance radiale de 1.5 et 2.5 DHP. Les résultats sont donnés pour les 2 parcelles perpendiculaire au vent, position de la dérayure et classe d'inclinaison : droits et penchés (EVB<15°) et versés (EVB>15°). Effectifs entre parenthèses. La colonne *P* correspond aux résultats du test statistique comparant les différents secteurs. Une lettre "n" dans la colonne SW (test de Shapiro-Wilk) correspond à une distribution normale des résidus.

Parcelle	Position de la dérayure	Droits et Penchés					Versés								
		<i>P</i>	Dérayure	Sur la ligne	Enrayure	SW	<i>P</i>	Dérayure	Sur la ligne	Enrayure	SW				
Pourcentage de la somme des CSA pondérée à une distance radiale				(14)					(8)						
1.5 DBH	Semés et plantés, perpendiculaire au vent	sous le vent	0.630	23	25	27	n	0.250	30	22	27	n			
2.5 DBH		au vent	0.520	23	25	27	n	0.120	30	21	29	n			
				(16)					(5)						
1.5 DBH	Semés et plantés, perpendiculaire au vent	sous le vent	0.006	22	b	24	b	30	a	n	0.052	18	29	25	n
2.5 DBH		au vent	0.065	23	24	29	n	0.050	20	28	23	n			

Comparaison entre arbres penchés et arbres droits

Pour les 3 peuplements, les variables d'architecture liées directement à l'inclinaison du tronc n'étaient pas nombreuses : chez les arbres plantés uniquement, il y avait un volume relatif de racines horizontales à profondeur intermédiaire plus faible et un volume relatif de pivots hors ZRT plus élevé chez les arbres droits comparés aux arbres versés. Chez ces mêmes arbres, nous avons aussi observé un pourcentage du nombre de racines pivot ou oblique plus élevé sur les arbres droits que sur les arbres penchés. (Tableau 5).

Nous avons retrouvé l'importance de la verticalité du pivot lorsque l'on considérait tous les arbres avec une significativité de 0.026. En revanche, nous n'avons pas relevé de différence significative sur la profondeur maximale du pivot entre les différentes classes d'inclinaison du tronc. Les arbres versés avaient un volume relatif du pivot et une profondeur maximale du pivot similaires aux arbres droits (Fig. 6). L'arbre versé 60 avait un important volume du pivot.

Pour les autres caractéristiques du pivot, la rigidité en flexion du pivot ou du "taproot complex" ne permettait pas de distinguer les arbres droits des arbres versés.

Les arbres versés de la parcelle "parallèle au vent" avaient une taille de LABS significativement plus élevée ($82.7 \pm 19.9^\circ$) que les arbres penchés ($47.0 \pm 11.8^\circ$). Cette différence ne se retrouvait pas dans les autres parcelles (Tableau 6). De plus, il n'y avait pas non plus de différences entre les arbres versés et droits au niveau de la rigidité en flexion sous le vent (Tableau 6).

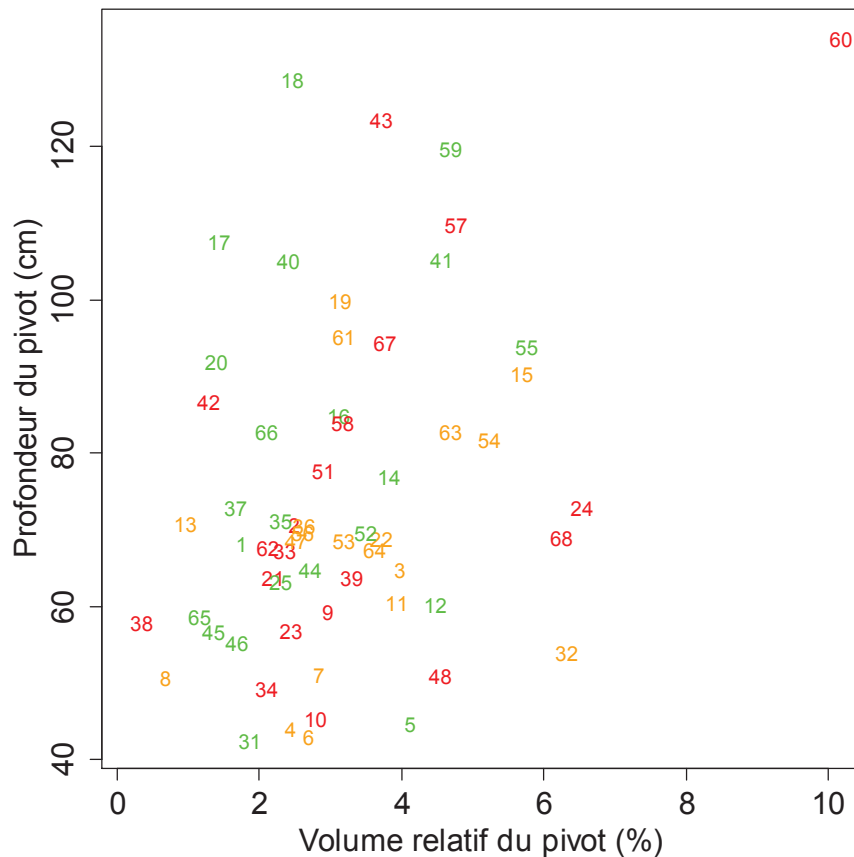


Fig. 6 Profondeur du pivot en fonction de son volume relatif pour chaque arbre. En vert, les arbres droits, en orange les arbres moyennement penchés et en rouge les arbres versés.

L'index développé dans le chapitre 2 permettait dans un premier temps de distinguer les arbres droits plantés des arbres versés et de façon générale les arbres droits des arbres versés (0.025 – Tableau 6). La valeur de l'index de ces arbres par rapport à l'inclinaison du tronc est représentée sur la Fig. 7.

Comparaison semis/plantation pour un labour en bande

Toutes classes d'inclinaison confondues, il y avait un volume relatif alloué aux racines traçantes (ZRT et hors-ZRT) plus important chez les arbres plantés que chez les arbres semés. Par contre, en ne considérant que les arbres droits, il n'y avait pas de différence de volume relatif alloué à un compartiment entre les arbres droits semés et plantés (Tableau 5). Ils avaient alloué en moyenne $6.9 \pm 2.0\%$ à la souche, $2.9 \pm 1.4\%$ au pivot, $5.0 \pm 1.9\%$ aux racines traçantes dans la ZRT, $5.1 \pm 1.9\%$ aux racines traçantes hors ZRT et $2.2 \pm 1.2\%$ aux pivots dans la ZRT de leur volume relatif par rapport au volume du tronc. Ils avaient un volume relatif total de $15.9 \pm 2.4\%$ sans la souche avec une profondeur maximale d'enracinement du pivot de 82.4 ± 24.3 cm.

Toutes classes d'inclinaison confondues, les arbres semés avaient un pivot plus profond que les plantés, la profondeur maximale atteinte par les plantés ne dépassant pas 90 cm. Leur pivot était également généralement plus vertical.

La rigidité en flexion et la charge maximale en traction relative à différentes profondeurs pour le pivot étaient équivalentes entre les 2 méthodes de régénération.

Les arbres droits semés avaient un nombre de pivots secondaires et de racines obliques en pourcentage des racines insérés sur la souche significativement non différent à celui des arbres droits plantés. Toutes classes d'inclinaison confondues, les arbres semés avaient un nombre relatif de pivots et d'obliques insérés sur la souche significativement plus faible (Tableau 5).

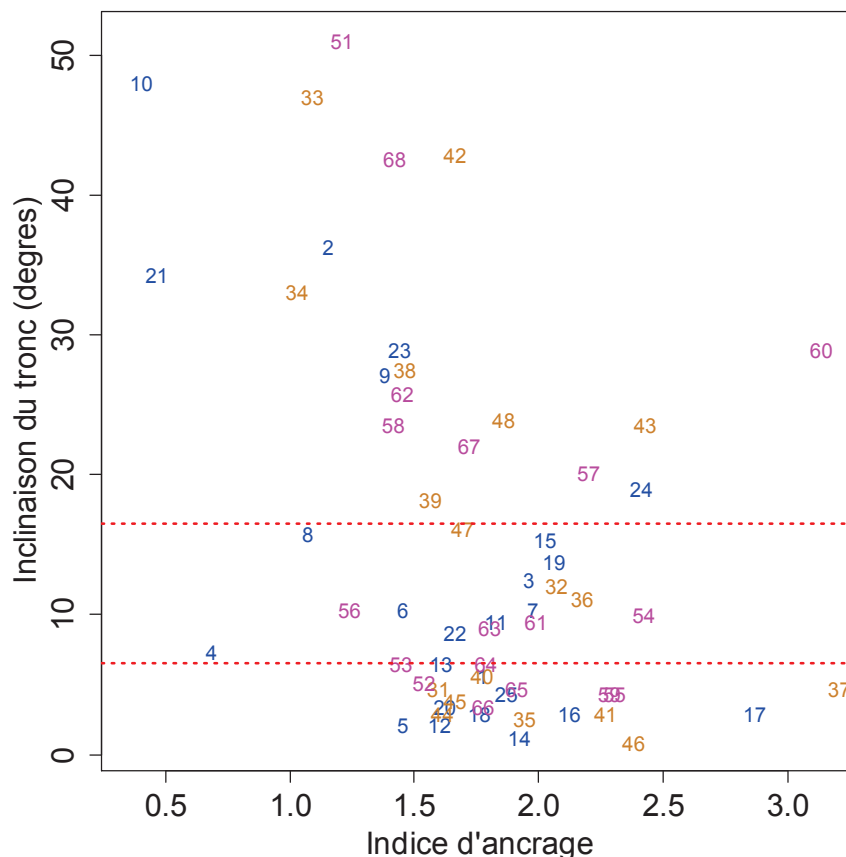


Fig. 7 Inclinaison du tronc en fonction de l'indice d'ancrage (composé de 6 variables). En rose, les arbres semés, en bleu les arbres plantés perpendiculairement au vent et en marron clair les arbres plantés parallèlement au vent. Les lignes rouges délimitent les 3 classes d'inclinaison.

Les arbres semés droits avaient une rigidité en flexion et une charge maximale en traction similaires aux arbres droits plantés (Tableau 6). La taille du secteur sans racines traçantes (LABS) au vent et sous le vent était également similaire. Alors que toutes classes d'inclinaison confondues, les semés avaient une charge maximale en traction et une rigidité en flexion des traçantes dans le vent inférieures à celles des arbres plantés perpendiculairement au vent.

Comparaison entre la plantation perpendiculaire au vent et la plantation parallèle au vent

Les volumes racinaires dans chaque compartiment étaient similaires entre les arbres droits des 2 parcelles plantées, excepté pour le volume des racinaires intermédiaires (respectivement 0.03% pour les arbres plantés perpendiculaire au vent contre 0.36% pour les arbres plantés parallèle au vent, non montré). Les volumes moyens relatifs dans les différents compartiments des arbres droits plantés étaient les suivants : $6.3 \pm 1.4\%$ à la souche, $2.4 \pm 1.1\%$ au pivot, $5.7 \pm 1.9\%$ aux racines traçantes dans la ZRT, $5.4 \pm 1.9\%$ aux racines traçantes hors ZRT et $2.4 \pm 1.3\%$ aux pivots dans la ZRT. Ils avaient un volume relatif de racines sans la souche de $16.8 \pm 3.5\%$.

Il n'y avait pas de différence entre les deux parcelles pour la profondeur maximale ou la déviation verticale du pivot. La profondeur maximale était en moyenne de 76.6 ± 24.2 cm pour les arbres droits plantés et la déviation verticale du pivot était de $4.1 \pm 5.4^\circ$ (Tableau 5).

Il n'y avait pas non plus de différence pour la rigidité en flexion du pivot ainsi que la charge maximale en traction entre les arbres droits des 2 parcelles plantées.

Le pourcentage du nombre de racines pivotantes et obliques insérées sur la souche pour les arbres droits plantés était de $26.0 \pm 22.6\%$ soit $\frac{1}{4}$ des racines insérées sur la souche pour une rigidité en flexion des pivots secondaires dans la ZRT et hors ZRT similaire. En considérant toutes les classes d'inclinaison, il n'y avait pas non plus de différence entre les deux parcelles pour le pourcentage du nombre de racines pivotantes et obliques insérées sur la souche (Tableau 5).

Pour la taille du plus grand secteur sans racines traçantes (LABS), il n'y avait pas de différence entre les deux parcelles. En ne considérant que les arbres droits plantés des deux parcelles, la taille moyenne du LABS sous le vent était de $81.0 \pm 33.9^\circ$ et au vent de $53.2 \pm 15.4^\circ$ avec 6-7 racines prises en compte pour chaque LABS (Tableau 6).

La rigidité relative pondérée en flexion et la charge maximale relative pondérée en traction des traçantes au vent et sous le vent était équivalente entre les arbres droits des 2 parcelles plantées.

Tableau. 5 Variables de volume relatif dans chaque compartiment racinaire et caractéristiques architecturales du pivot. Colonnes "P ANOVA 2 facteurs": valeurs des *p*-value pour les facteurs "inclinaison" (L class), "méthode de régénération" (R class), "orientation des lignes" (O class) et interaction entre les 2 facteurs. Les colonnes suivantes correspondent aux résultats d'un test statistique à un facteur comparant les différentes classes d'inclinaison par peuplement. *P*-value, moyenne et écart-type. Le nombre d'arbres par classe est entre parenthèses. Une lettre "n" dans la colonne SW (test de Shapiro-Wilk) correspond à une distribution normale des résidus, si ce n'était pas le cas, un test de Kruskal Wallis a été utilisé. Des lettres différentes indiquent des différences significatives en utilisant des tests de comparaisons multiples. Le chiffre ¹ signifie qu'un test de Kruskal-Wallis a été utilisé pour chaque facteur lorsque que nous n'avons pas trouvé une transformation nous permettant d'obtenir une distribution normale des résidus.

Variables	Unité	<i>P</i> ANOVA 2 facteurs S/P			<i>P</i> ANOVA 2 facteurs Perp/Para			Arbres semés				Arbres plantés sur labour en bande perpendiculaire au vent				Arbres plantés sur labour en bande parallèle au vent								
		L class	R class	L x R	L class	O class	L x R	<i>P</i>	Droits (5)	Penchés (6)	Versés (7)	SW	<i>P</i>	Droits (9)	Penchés (10)	Versés (6)	SW	<i>P</i>	Droits (8)	Penchés (3)	Versés (7)	SW		
Volume relatif dans chaque compartiment	%																							
(1) Souche		0.832	0.182	0.623	0.188	0.189	0.849	0.987	7.04 ± 3.15	6.36 ± 0.95	6.52 ± 1.41		0.324	6.80 ± 1.16	7.72 ± 2.11	8.13 ± 3.67	n	0.200	5.75 ± 1.49	7.33 ± 0.84	7.06 ± 1.80	n		
(2) Pivot		0.450	0.088	0.878	0.529	0.559	0.427	0.530	3.28 ± 1.86	3.60 ± 1.00	4.58 ± 2.75	n	0.803	2.62 ± 1.17	2.88 ± 1.46	3.11 ± 1.63	n	0.300	2.16 ± 1.01	3.66 ± 2.17	2.36 ± 1.45	n		
(3) Traçantes dans la ZRT		0.789	0.030	0.897	0.526	0.240	0.822	0.585	4.47 ± 1.68	4.05 ± 1.24	3.93 ± 0.17	n	0.830	5.30 ± 2.06	4.87 ± 1.29	5.21 ± 1.18	n	0.441	6.19 ± 1.74	5.32 ± 1.22	5.43 ± 0.48	n		
(4) Traçantes hors ZRT		0.708	0.034	0.542	0.739	0.789	0.578	0.439	4.75 ± 2.98	4.14 ± 1.53	3.25 ± 1.44	n	0.982	5.34 ± 1.25	5.30 ± 1.67	5.48 ± 2.72	n	0.523	5.54 ± 2.59	5.78 ± 3.37	4.34 ± 1.09	n		
(7) Intermédiaires		0.819 ¹	0.107 ¹		>0.001¹	0.151 ¹		0.863	0.48 ± 0.60	0.70 ± 1.16	0.23 ± 0.50		0.900	0.03 ± 0.07	0.06 ± 0.12	0.21 ± 0.50		0.447	0.36 ± 0.42	0.16 ± 0.27	0.49 ± 0.33	n		
(5) Pivot dans la ZRT		0.118	0.561	0.262	0.279	0.091	0.390	0.124	2.16 ± 0.89	0.88 ± 0.55	1.76 ± 1.33	n	0.096	2.24 ± 1.42	1.73 ± 0.86	1.21 ± 1.19		0.724	2.49 ± 1.27	1.94 ± 1.11	2.23 ± 0.62	n		
(6) Pivots hors ZRT		0.285 ¹	0.687 ¹		0.047	0.885	0.763	0.780	0.09 ± 0.18	0.10 ± 0.15	0.07 ± 0.11		0.141	0.11 ± 0.10	0.06 ± 0.11	0.01 ± 0.02		0.287	0.08 ± 0.08	0.07 ± 0.09	0.02 ± 0.05	n		
(9) Obliques		0.170	0.844	0.534	0.437	0.178	0.296	0.437	0.34 ± 0.20	0.34 ± 0.31	0.57 ± 0.45	n	0.215	0.18 ± 0.26	0.54 ± 0.70	0.81 ± 0.68		0.646	0.69 ± 0.81	1.12 ± 1.46	0.54 ± 0.59	n		
(8) Profondes		0.753 ¹	0.274 ¹		0.941 ¹	0.868 ¹		0.598	0.12 ± 0.18	0.09 ± 0.10	0.05 ± 0.06	n	0.891	0.15 ± 0.14	0.18 ± 0.28	0.12 ± 0.17		0.681	0.14 ± 0.18	0.58 ± 0.81	0.25 ± 0.44	n		
Total sans la souche		0.743	0.199	0.781	0.686	0.201	0.399	0.683	15.7 ± 2.9	13.9 ± 4.0	14.4 ± 3.2	n	0.927	15.9 ± 2.3	15.6 ± 2.5	16.2 ± 3.9	n	0.385	17.6 ± 4.5	18.6 ± 3.0	15.7 ± 1.7	n		
Total		0.905	0.115	0.557	0.835	0.786	0.526	0.583	22.7 ± 2.7	20.2 ± 4.8	21.0 ± 3.9	n	0.818	22.7 ± 3.0	23.3 ± 4.0	24.3 ± 7.0	n	0.490	23.4 ± 4.8	25.9 ± 2.4	22.7 ± 2.9	n		
Nombre de racines traçantes insérées sur la souche	n	0.149	0.322	0.229	0.733	0.061	0.011	0.610	14.4 ± 3.3	12.5 ± 2.0	13.7 ± 3.9	n	0.080	13.3 ± 1.9	13.4 ± 2.9	16.5 ± 2.5		0.191	16.3 ± 2.4	17.3 ± 3.1	14.4 ± 2.2	n		
Racines obliques et pivots secondaires insérés sur la souche	%	0.217	0.025	0.410	0.015	0.088	0.296	0.825	13.0 ± 10.5	10.2 ± 12.9	13.0 ± 19.9		0.037	27.3 ± 31.4	25.8 ± 15.5	8.7 ± 5.6		0.431	24.4 ± 6.4	23.6 ± 4.4	19.5 ± 9.0	n		
Profondeur maximale d'enracinement du pivot	cm	0.226	0.014	0.307	0.281	0.930	0.527	0.518	85.2 ± 23.6	77.8 ± 10.9	91.2 ± 24.0	n	0.141	80.9 ± 25.9	64.6 ± 19.0	61.7 ± 10.0	n	0.888	71.8 ± 22.8	64.6 ± 9.1	71.5 ± 26.2	n		
Deviation verticale du pivot	deg.	0.052	0.039	0.832	0.030	0.318	0.864	0.203	2.2 ± 3.4	2.5 ± 3.2	7.0 ± 7.0	n	0.157	4.7 ± 6.1	8.9 ± 11.0	19.3 ± 17.1		0.166	3.4 ± 4.8	6.8 ± 6.0	10.8 ± 9.5	n		
Charge en traction maximale relative du "Taproot complex"	Pa.m-1																							
à 30 cm de profondeur		0.262	0.382	0.324	0.084	0.591	0.348	0.980	556.9 ± 429.6	536.1 ± 146.2	526.5 ± 166.6	n	0.134	495.0 ± 198.4	580.6 ± 210.1	346.6 ± 250.3	n	0.242	373.9 ± 92.2	544.1 ± 46.7	431.9 ± 201.1	n		
à 40 cm de profondeur		0.687	0.400	0.568	0.103	0.612	0.936	0.984	408.7 ± 318.5	387.8 ± 118.7	411.1 ± 268.8	n	0.320	353.1 ± 155.5	410.8 ± 196.9	260.1 ± 218.0	n	0.212	358.0 ± 79.0	453.6 ± 42.4	304.0 ± 162.8	n		
à 50 cm de profondeur		0.986	0.328	0.740	0.407	0.591	0.821	0.902	285.3 ± 260.6	271.1 ± 90.5	327.3 ± 248.4		0.822	231.7 ± 144.8	260.0 ± 217.4	200.0 ± 182.8	n	0.277	295.2 ± 87.9	283.9 ± 206.2	186.6 ± 140.3	n		
à 55 cm de profondeur		0.955	0.123	0.779	0.402	0.590	0.862	0.940	250.0 ± 232.6	221.3 ± 85.3	282.4 ± 227.5		0.808	191.8 ± 139.7	213.4 ± 202.4	154.0 ± 175.4	n	0.355	248.8 ± 109.9	240.4 ± 219.5	145.4 ± 138.7	n		
Rigidité en flexion relative du pivot principal	kPa.m																							
à 30 cm de profondeur		0.375	0.153	0.608	0.138	0.641	0.746	0.998	907.2 ± 1079.9	861.2 ± 669.6	794.0 ± 774.9		0.182	429.5 ± 304.6	864.8 ± 755.1	401.2 ± 797.1		0.418	375.0 ± 247.9	589.9 ± 291.5	725.0 ± 1324.0			
à 40 cm de profondeur		0.498	0.178	0.804	0.200	0.457	0.981	0.944	487.7 ± 554.8	474.8 ± 392.3	473.5 ± 671.4		0.220	191.2 ± 164.7	416.6 ± 411.2	252.6 ± 520.3		0.365	259.2 ± 195.1	360.8 ± 140.8	267.9 ± 385.9			
à 50 cm de profondeur		0.658	0.198	0.877	0.432	0.743	0.475	0.865	262.7 ± 394.0	243.1 ± 205.9	334.7 ± 558.3		0.538	73.9 ± 62.9	246.2 ± 292.6	162.4 ± 317.4		0.325	167.0 ± 157.1	123.4 ± 111.0	93.2 ± 147.3			
à 55 cm de profondeur		0.734	0.152	0.819	0.446	0.767	0.591	0.865	208.3 ± 316.1	167.8 ± 144.5	260.2 ± 456.1		0.711	51.2 ± 44.5	189.4 ± 244.5	116.2 ± 246.4		0.435	124.2 ± 145.6	98.4 ± 107.9	66.9 ± 113.7			
Rigidité en flexion relative du "Taproot complex"	kPa.m																							
à 30 cm de profondeur		0.422	0.212	0.633	0.161	0.346	0.563	0.974	937.5 ± 1115.3	862.6 ± 668.7	801.2 ± 770.7		0.215	481.2 ± 334.7	892.7 ± 768.2	426.6 ± 787.6		0.323	413.6 ± 241.3	655.8 ± 243.9	766.5 ± 1304.1			
à 40 cm de profondeur		0.603	0.238	0.824	0.236	0.345	0.978	0.944	506.4 ± 575.7	476.9 ± 390.0	494.6 ± 684.8		0.316	233.1 ± 192.7	439.1 ± 425.2	271.4 ± 513.7		0.215	331.8 ± 192.7	410.6 ± 98.2	295.5 ± 393.1			
à 50 cm de profondeur		0.783	0.259	0.903	0.495	0.534	0.459	0.835	274.1 ± 403.5	244.1 ± 204.9	347.3 ± 568.1		0.715	104.6 ± 113.5	258.1 ± 298.9	176.5 ± 314.5		0.352	228.8 ± 171.7	164.1 ± 143.4	114.6 ± 159.2			
à 55 cm de profondeur		0.862	0.213	0.858	0.507	0.558	0.573	0.914	216.2 ± 323.0	168.5 ± 144.0	269.6 ± 464.1		0.882	77.7 ± 94.8	198.0 ± 248.4	128.6 ± 243.8		0.350	180.8 ± 170.8	133.0 ± 133.6	85.1 ± 125.0			

Tableau. 6 Variables de distribution circulaire des racines traçantes et des pivots secondaires. Colonnes "P ANOVA 2 facteurs": valeurs des *p-value* pour les facteurs "inclinaison" (L class), "méthode de régénération" (R class), "orientation des lignes" (O class) et interaction entre les 2 facteurs. Les colonnes suivantes correspondent aux résultats d'un test statistique à un facteur comparant les différentes classes d'inclinaison par peuplement. *P-value*, moyenne et écart-type. Le nombre d'arbres par classe est entre parenthèses. LW, quartier sous le vent pondéré; WW, quartier au vent pondéré; PP/2, quartier perpendiculaire au vent pondéré. Une lettre "n" dans la colonne SW (test de Shapiro-Wilk) correspond à une distribution normale des résidus, si ce n'était pas le cas, un test de Kruskal Wallis a été utilisé. Des lettres différentes indiquent des différences significatives en utilisant des tests de comparaisons multiples. Le chiffre ¹ signifie qu'un test de Kruskal-Wallis a été utilisé pour chaque facteur lorsque que nous n'avons pas trouvé une transformation nous permettant d'obtenir une distribution normale des résidus.

Variables	Unité	P ANOVA 2 facteurs S/P			P ANOVA 2 facteurs Perp/Para			Arbres semés					Arbres plantés sur labour en bande perpendiculaire au vent				Arbres plantés sur labour en bande parallèle au vent								
		L class	R class	L x R	L class	O class	L x R	P	Droits (5)	Penchés (6)	Versés (7)	SW	P	Droits (9)	Penchés (10)	Versés (6)	SW	P	Droits (8)	Penchés (3)	Versés (7)	SW			
Racines traçantes																									
LABS																									
Taille LABS LW	deg.	0.268	0.928	0.246	0.493	0.319	0.027	0.356	61.9 ± 10.6	103.7 ± 70.9	76.6 ± 56.1	0.201	92.3 ± 41.5	79.4 ± 33.5	58.8 ± 18.8	n	0.035	68.3 ± 17.6	ab	47.0 ± 11.8	b	82.7 ± 19.9	a	n	
Taille du LABS WW	deg.	0.096	0.125	0.651	0.532	0.583	0.301	0.202	53.6 ± 15.2	79.5 ± 30.0	85.9 ± 37.0	n	0.461	52.0 ± 17.0	61.3 ± 28.5	67.4 ± 24.2	n	0.197	54.5 ± 14.5		66.7 ± 10.8		49.4 ± 12.1	n	
LABSnr LW		0.439	0.295	0.624	0.787	0.216	0.016	0.911	5.2 ± 1.8	4.8 ± 2.0	5.3 ± 2.0	n	0.344	5.1 ± 2.7	5.5 ± 2.0	6.8 ± 1.8	n	0.017	7.1 ± 1.6	a	8.0 ± 1.7	a	4.9 ± 1.7	b	n
LABSnr WW		0.511	0.349	0.515	0.376	0.054	0.691	0.483	6.4 ± 1.1	4.7 ± 2.6	4.9 ± 3.1	n	0.579	6.0 ± 1.2	5.4 ± 2.4	6.7 ± 3.4	n	0.380	8.0 ± 1.8		6.3 ± 1.5		7.4 ± 1.7	n	
Charge en traction maximale pondérée à une distance radiale																									
Pa.m ⁻¹																									
1.5 DBH LW		0.714	0.157	0.909	0.624	0.995	0.633	0.959	155.5 ± 28.8	160.9 ± 111.0	148.5 ± 64.8	n	0.846	181.2 ± 104.9	216.2 ± 113.5	187.1 ± 30.5	n	0.421	201.6 ± 102.4		203.6 ± 72.0		153.1 ± 22.4	n	
2.5 DBH LW		0.427	0.067	0.948	0.541	0.756	0.486	0.602	80.5 ± 29.1	101.0 ± 69.0	75.3 ± 30.6	n	0.628	107.4 ± 58.3	136.4 ± 84.3	117.2 ± 29.6	n	0.332	120.9 ± 68.8		129.5 ± 58.9		82.4 ± 31.4	n	
1.5 DBH WW		0.937	0.012	0.454	0.987	0.892	0.645	0.507	126.3 ± 50.8	136.6 ± 77.3	99.0 ± 44.3	n	0.827	169.8 ± 50.5	163.4 ± 60.9	183.1 ± 77.1	n	0.746	166.8 ± 53.9		188.7 ± 32.8		161.5 ± 53.6	n	
2.5 DBH WW		0.894	0.012	0.358	0.830	0.480	0.354	0.687	82.3 ± 48.0	84.1 ± 51.5	65.4 ± 27.0	n	0.470	112.5 ± 34.9	100.4 ± 37.0	127.9 ± 60.1	n	0.640	107.9 ± 45.4		116.6 ± 30.7		94.4 ± 25.9	n	
1.5 DBH PP/2		0.820	0.013	0.540	0.989	0.213	0.679	0.427	142.3 ± 58.1	158.8 ± 48.6	121.5 ± 45.8	n	0.888	181.4 ± 35.6	187.5 ± 73.5	197.3 ± 72.2	n	0.703	173.5 ± 49.2		167.2 ± 57.8		152.3 ± 44.4	n	
2.5 DBH PP/2		0.734	0.010	0.398	0.974	0.219	0.775	0.224	92.3 ± 42.1	93.4 ± 33.8	62.8 ± 28.1	n	0.900	112.8 ± 27.8	118.3 ± 53.4	123.9 ± 53.3	n	0.812	103.3 ± 39.7		107.2 ± 41.1		93.1 ± 31.0	n	
Rigidité en flexion relative pondérée à une distance radiale																									
kPa.m																									
1.5 DBH LW		0.858	0.528	0.952	0.908 ¹	0.087 ¹		0.862	51.0 ± 32.2	60.3 ± 66.3	50.5 ± 70.1		0.927	81.5 ± 119.6	74.2 ± 69.3	43.7 ± 13.6		0.866	129.6 ± 178.7		55.5 ± 29.7		73.6 ± 21.2		
2.5 DBH LW		0.662	0.191	0.997	0.934 ¹	0.534 ¹		0.961	13.0 ± 13.9	20.4 ± 21.0	9.5 ± 5.0	n	0.997	23.0 ± 23.8	27.8 ± 28.8	16.1 ± 8.6		0.938	43.2 ± 57.8		19.7 ± 17.4		20.0 ± 11.9		
1.5 DBH WW		0.096	0.011	0.981	0.165	0.272	0.957	0.329	32.3 ± 33.8	23.8 ± 20.7	11.6 ± 8.8		0.360	45.6 ± 16.2	45.0 ± 36.0	28.7 ± 16.5	n	0.358	59.8 ± 49.2		56.5 ± 23.9		37.7 ± 27.8		
2.5 DBH WW		0.195	0.009	0.910	0.093	0.532	0.532	0.834	13.1 ± 18.0	8.1 ± 6.9	4.3 ± 1.6		0.555	19.2 ± 10.1	13.7 ± 8.8	14.2 ± 11.8	n	0.076	24.1 ± 23.2		21.8 ± 10.9		10.2 ± 4.8		
1.5 DBH PP/2		0.644	0.072	0.951	0.210	0.688	0.830	0.929	42.0 ± 36.0	33.3 ± 22.8	35.4 ± 34.9		0.715	64.2 ± 47.7	50.2 ± 27.0	47.2 ± 32.5		0.188	75.9 ± 41.9		44.0 ± 21.4		47.2 ± 20.5	n	
2.5 DBH PP/2		0.250	0.031	0.884	0.311	0.669	0.928	0.606	17.9 ± 16.7	10.7 ± 7.0	7.4 ± 5.2	n	0.673	21.9 ± 11.9	19.3 ± 13.4	16.7 ± 12.8		0.397	27.5 ± 20.5		18.2 ± 11.1		16.6 ± 9.1	n	
Pivots secondaires ZRT																									
Rigidité en flexion relative pondérée																									
kPa.m																									
LW		0.766 ¹	0.168 ¹		0.458 ¹	0.225 ¹		0.823	5.6 ± 12.4	2E-02 ± 4E-02	3.0 ± 5.5		0.485	0.1 ± 0.2	0.2 ± 0.6	0.0 ± 0.0		0.417	2E-02 ± 0.1		0.0 ± 0.0		4.0 ± 10.1		
WW		0.178 ¹	0.608 ¹		0.203 ¹	0.226 ¹		0.407	0.1 ± 0.3	3E-02 ± 0.1	0.5 ± 0.8		0.362	0.1 ± 0.2	6E-03 ± 2E-02	0.3 ± 0.6		0.396	4E-02 ± 0.1		1.2 ± 2.1		0.5 ± 0.7		
PP/2		0.618 ¹	0.316 ¹		0.553 ¹	0.266 ¹		0.762	4.1 ± 9.1	0.1 ± 0.1	0.7 ± 1.1		0.726	0.4 ± 1.0	3E-02 ± 0.1	0.1 ± 0.3		0.868	0.2 ± 0.3		0.7 ± 1.3		0.5 ± 1.0		
Pivots secondaires hors ZRT																									
Rigidité en flexion relative pondérée																									
kPa.m																									
LW		0.713 ¹	0.232 ¹		0.102 ¹	0.626 ¹		0.399	0.0 ± 0.0	5E-06 ± 9E-06	2E-02 ± 0.1		0.249	0.1 ± 0.1	1E-02 ± 3E-02	2E-03 ± 6E-03		0.451	4E-02 ± 0.1		3E-03 ± 5E-03		9E-06 ± 3E-05		
WW		0.069 ¹	0.868 ¹		0.311 ¹	0.291 ¹		0.658	0.2 ± 0.2	9E-04 ± 2E-03	1E-04 ± 3E-04		0.078	3E-02 ± 5E-02	0.1 ± 0.2	0.0 ± 0.0		0.788	0.2 ± 0.5		0.1 ± 0.1		5E-03 ± 9E-03		
PP/2		0.287 ¹	1.000 ¹		0.055 ¹	0.488 ¹		0.987	5E-02 ± 0.1	8E-04 ± 2E-03	2E-02 ± 3E-02		0.114	2E-02 ± 3E-02	2E-02 ± 4E-02	9E-04 ± 2E-03		0.249	4E-02 ± 0.1		3E-02 ± 4E-02		2E-03 ± 5E-03		
Index		0.057	0.087	0.287	0.015	0.104	0.839	0.814	1.92 ± 0.33	1.74 ± 0.42	1.75 ± 0.67	n	0.066	1.85 ± 0.41	1.60 ± 0.45	1.17 ± 0.74	n	0.199	2.01 ± 0.55		1.93 ± 0.25		1.54 ± 0.48	n	

Discussion

Méthodologie raciporteur

Pour acquérir des informations sur les systèmes racinaires, il existe différentes méthodes qualitatives ou quantitatives. Des méthodes de plus en plus précises ont émergé, le principal facteur limitant étant la durée des mesures et le niveau de détail souhaité et/ou la disponibilité de matériel de mesure.

Afin de caractériser les systèmes racinaires simplement, des méthodes qualitatives telles que des indices portant sur la distribution des racines traçantes et du pivot ont été développés tels que les indices de Menziés (Chavasse 1978; Mason 1985).

Des méthodes quantitatives prenant en compte la "topologie" (dichotomique vs. en arrête de poisson - Fitter 1987), la répartition du volume racinaire (Drexhage et al. 1999) ou à la fois la géométrie et la topologie (Henderson et al. 1983; Danjon et al. 1999a) sont apparues.

La répartition du volume racinaire était quantifiée en mesurant la surface en sections des racines à différentes distances radiales (Cross Sectional Area – CSA) sur les racines traçantes d'arbres à enracinement superficiel (Coutts 1983) ou à enracinement profond, en mesurant la surface en section à différentes profondeurs (Drexhage et al. 1999). Cela permettait d'acquérir simplement le volume et l'azimut de ces racines.

La méthode du "fractal branching analysis" consistait à mesurer les diamètres avant et après chaque ramification et la distance entre ces points de façon à reconstituer des systèmes racinaires entiers à partir d'un échantillonnage d'arborescences. La structure en type de racine et la géométrie ne sont généralement prises en compte (Soethe et al. 2007).

L'architecture 3D peut s'acquérir de différentes manières : soit manuellement à l'aide d'un mètre ruban, d'un pied à coulisse et d'un rapporteur (Dupuy et al. 2007, Henderson et al. 1983), soit en utilisant un numériseur 3D générant un champ magnétique autour de l'arbre, un stylet et un logiciel de mesures (par exemple PiafDigit, Donès et al. 2006), adapté pour les systèmes racinaires (Danjon et al. 1999b).

La numérisation 3D permet à la fois de quantifier la géométrie et la topologie qui peuvent être codées dans un fichier MTG (Multiscale Tree Graph, fichier de données architecturales Godin et al. 1999). L'architecture 3D obtenue manuellement peut être codée en fichier MTG (Danjon et al. 2013).

Le raciporteur est adapté aux arbres de 16 cm de DHP mais peut convenir à des arbres d'autres dimensions en adaptant les dimensions de la roue. Il permet d'obtenir des mesures transformables en format MTG qui ensuite peuvent être exploitées sous AMAPmod puis R avec le code existant. De plus, comme nous n'avons pas défini de quartiers lors des mesures, les volumes racinaires pouvaient être répartis selon la direction du vent, la dérayure ou autre.

Son utilité est de mesurer les systèmes racinaires directement sur le terrain sans avoir besoin de les rapatrier au laboratoire, sans matériel coûteux et sensible aux intempéries, sans avoir à positionner et fixer fermement le système racinaire et cela dans un temps raisonnable. Au contraire, les arbres qui sont numérisés ne doivent pas bouger car chaque point représente les coordonnées dans un espace défini.

Par rapport à la technique existante des CSA (Drexhage et al. 1999), le raciporteur ne nécessite pas le positionnement du système racinaire à l'envers sur un disque, et est sans doute plus précis et plus rapide. En effet, le type racinaire et la ramification

sont également pris en compte. De plus, il permet de mesurer convenablement les volumes et la distribution des racines traçantes. Nous avons essayé de mettre en place un indice plus détaillé que celui de Menziés en divisant les racines traçantes en différents quartiers pour obtenir un nombre de racines (avec 2 classes de diamètres) et un angle sans racines par quartier. Une estimation à l'œil de la taille du pivot et de son inclinaison était faite. Mais les indices ne permettent pas de quantifier précisément l'inclinaison, le nombre, la répartition, l'orientation des racines ou le volume racinaire. Ils dépendent également de la personne qui fait les mesures. Le fait que les mesures du raciporteur n'obligent par exemple pas à classer les traçantes dans des secteurs prédéfinis, permet également d'obtenir un nombre de racine ou un volume avec des quartiers mobiles selon le Nord, l'orientation des lignes ou la direction du vent dominant.

Néanmoins, contrairement à notre objectif, les mesures au raciporteur se sont avérées finalement aussi longues à effectuer que la numérisation 3D (en moyenne un arbre par heure en comptant l'installation et les mesures), pour une précision et un détail moindre (139 ± 34 segments par arbre contre 221 ± 100 segments pour la numérisation). Bien évidemment, il ne permet pas d'obtenir une architecture racinaire aussi détaillée (voir le niveau de détail de la fig. 4 a). Par exemple, le peu de points sur l'ordre 1 (en moyenne 6 points) amène à une mauvaise évaluation du volume de ce dernier. Augmenter le niveau de détail dans la prise de mesures correspondrait à augmenter le temps passé sur chaque système racinaire. Cependant, augmenter le nombre de points sur le pivot permettrait avec un temps supplémentaire raisonnable d'obtenir une précision plus importante pour le volume de celui-ci.

Comparaison entre classes d'inclinaison

Par rapport aux composantes importantes liées au bon ancrage des arbres du chapitre 2, la déviation à la verticalité du pivot est également significativement plus grande chez les arbres versés comparés aux arbres droits. Si nous prenons indépendamment chaque autre composante, ce n'est pas le cas de la profondeur maximale d'enracinement du pivot, ni de la rigidité en flexion du pivot à 50 cm. On ne retrouve pas non plus de différence pour le volume des racines profondes ni pour la rigidité en flexion des racines traçantes (Tableau 7).

Dans le chapitre 2, un volume relatif du pivot de 3% ou plus permettait pourtant de différencier une grande partie des arbres droits des arbres versés.

L'indice développé dans le chapitre précédent et basé sur la profondeur du pivot, sa rigidité en flexion à 50 cm de profondeur, sa déviation verticale, le volume relatif de racines profondes, la rigidité en flexion sous le vent à 1.5 DHP et au vent à 2.5 DHP des racines traçantes permet de différencier les arbres droits des arbres versés dans ces peuplements labourés en bande. La stabilité semble donc encore plus multifactorielle dans ces trois nouveaux peuplements que dans les 4 peuplements de Nezer.

Tableau. 7 Récapitulatif des différences des principaux paramètres racinaires entre les modalités d'inclinaison du tronc (arbres droits et versés), du mode de régénération (arbres semés ou plantés), de l'orientation des lignes de plantation par rapport à la direction du vent (perpendiculaire ou parallèle). DHP : Diamètre à hauteur de poitrine.

Paramètres racinaires	Arbres droits		Arbres versés		Arbres semés		Arbres plantés		Arbres plantés	Arbres plantés
							perpendiculairement au vent	parallèlement au vent		
<u>Pivot</u>										
Profondeur maximum	=	=	=	=	+	-	=	=	=	=
Verticalité du pivot	+	-	+	-	+	-	=	=	=	=
Rigidité en flexion à 50 cm de profondeur	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=
Charge en traction maximale à 50 cm de profondeur	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=
Volume relatif des racines profondes	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=
<u>Racines traçantes</u>										
Volume des racines horizontales	=	=	=	=	-	+	=	=	=	=
Taille du plus grand secteur sans racines traçantes	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=
Rigidité relative en flexion au vent des racines traçantes à 2.5 DHP	=	=	=	=	-	+	=	=	=	=
Rigidité relative en flexion sous le vent des racines traçantes à 1.5 DHP	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=
Charge en traction maximale au vent des racines traçantes à 2.5 DHP	=	=	=	=	-	+	=	=	=	=
Charge en traction maximale sous le vent des racines traçantes à 1.5 DHP	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=
Indice de stabilité	+	-	+	-	=	=	=	=	=	=

Comparaison entre semés et plantés

Les arbres plantés ne se différenciaient pas des arbres semés par leur nombre de racines insérées sur la souche ou par un autre caractère morphologique important (Tableau 7). Généralement, peu de caractères morphologiques permettent de différencier les arbres semés des arbres plantés. La plus grande différence relevée par Harrington et al. (1989), pour des pins taeda (*Pinus taeda* L.) et pins echinata (*P. echinata* Mill.) de 3 à 9 ans semés et plantés, était la profondeur de la première racine latérale.

D'une manière générale, les arbres de cette étude avaient développé un pivot principal représentant 3 % du volume du tronc et ils avaient une quinzaine de racines traçantes insérées sur la souche, ce qui semble être un nombre stable pour le pin maritime sur podzols (voir chapitre 5 pour des arbres de 3 à 5 ans).

Contrairement aux arbres du chapitre 2, le plus grand secteur sans racines traçantes n'était pas plus grand chez les arbres semés que chez les arbres plantés.

La profondeur maximale du pivot était plus élevée chez les semés que pour les plantés, ce qui n'était pas le cas entre les semés et les plantés du chapitre 2. Cela peut s'expliquer par le fait que le profil pédologique varie dans les sols landais et la profondeur d'enracinement est principalement déterminée par la profondeur de la nappe phréatique qui peut varier d'une parcelle à l'autre. Ainsi, la profondeur maximale du pivot ne serait pas liée à la méthode de régénération mais plus aux caractéristiques du sol et à la hauteur de la nappe dans les conditions des Landes de Gascogne. Le volume du pivot était similaire entre les 3 peuplements ainsi que la rigidité en flexion du pivot à différentes profondeurs.

Influence de la position de la dérayure

Dans la littérature, la comparaison des différentes techniques d'installation et de préparation du sol sur différents types de sols se fait majoritairement grâce à la mesure de la croissance des arbres à plus ou moins long terme ainsi que par comptage de la mortalité (e.g. Sutton 1983; Mason and Cullen 1986; Mason et al. 1988). Quelques auteurs se sont intéressés à l'influence du type de sol ou à la profondeur du labour sur le développement racinaire ou à la répartition racinaire à travers des indices (Menziés : Mason 1985; Gautam et al. 1999; Toral et al. 2011) en les reliant à une qualité d'ancrage, c'est à dire en comparant des arbres penchés et des arbres droits. Le sous-solage décompacte le sol en profondeur. Il permet aux racines une meilleure exploitation de la profondeur dans des sols caillouteux, ou avec un horizon induré ou un horizon imperméable. Toral et al. (2011) notent que le sous-solage augmente la qualité du pivot et diminue la probabilité à l'arbre d'être penché quel que soit le type de sol. Alors que Mason (1985) note que le sous-solage peut augmenter la croissance des parties aériennes au détriment de la stabilité.

La position de la dérayure orientée au vent ou sous le vent

La position de la dérayure orientée au vent ou sous le vent ne semble pas affecter pas directement la stabilité des arbres. Mais cet effet n'a pu être testé que dans une parcelle au niveau d'une lisière en biseau par rapport aux lignes (Fig. 2b). Cucchi et collaborateurs ont montré que les arbres en lisière de parcelles sont plus résistants au déracinement (Cucchi et al., 2004) que les arbres à l'intérieur des peuplements. Ce résultat est donc à prendre avec précautions.

Toutefois elle affecte la répartition de la CSA autour de l'arbre, les arbres droits et penchés ont un renforcement de la CSA sous le vent quand la dérayure est située au le vent.

A ce stade intermédiaire où la plaque sol-racines n'est pas encore effective (voir chapitre 2), les zones concernées par la dérayure au vent ou sous le vent, qui emprisonneront logiquement moins de sol, n'ont pas d'influence sur la stabilité. Si la plaque sol-racines, pouvant peser plusieurs tonnes, perd une vingtaine de centimètre au niveau de la dérayure, alors même que la profondeur du sol disponible est de l'ordre de 70 cm, cela pourrait affecter la stabilité de ces arbres une fois matures (Danjon et al. 2005).

La position de la dérayure perpendiculaire ou parallèle au vent

Il est mentionné que la répartition des racines traçantes devrait être modifiée par les cales de labour (Savill 1976, Wilson and Pyatt 1984), et que les cales de labour induisaient un développement asymétrique des racines de structure traçantes (avec une stabilité réduite à l'âge adulte) (Coutts et al. 1999). La taille du plus grand secteur sans racines (LABS) aurait dû être plus importante dans les peuplements labourés perpendiculairement au vent. Or, les arbres issus de la parcelle dont le labour était perpendiculaire au vent ont le même LABS au vent et sous le vent que les arbres issus de la parcelle labourée parallèlement au vent. Il en est de même pour la rigidité en flexion et la charge de traction qui ne se distinguent pas d'un peuplement à un autre (Tableau 7). Cependant, l'étude de Savill (1976) a été faite sur un sol à gley alors que celle de Wilson and Pyatt (1984), sur un podzol induré et régulièrement engorgé, les racines traçantes ne pouvaient pas passer sous la cale de labour. Nous l'avons vu, les sols sableux landais permettent aux racines du pin maritime de passer sous la dérayure sans modifier leur diamètre, ni leur trajectoire

ainsi la distribution des racines traçantes au vent et sous le vent est maintenue et l'influence de la cale de labour n'affecte pas la distribution circulaire de ces racines.

Les racines traçantes suivent le niveau du sol (Coutts and Nicoll 1991), elles descendent donc sous la dérayure puis remontent en suivant le niveau du sol (voir chapitre 4). Les racines traçantes ont donc différents angles d'inclinaison et cela n'affecte pas le pourcentage moyen d'inclinaison des troncs selon la position de la dérayure. Cela ne doit pas jouer sur la rigidité en flexion des racines au vent, une des composantes importantes de la stabilité d'arbres de ces dimensions (voir chapitre 2).

Conclusions

Nous n'avons pu distinguer les arbres droits des arbres penchés et des arbres versés pratiquement que grâce à l'inclinaison du pivot et à l'indice d'ancrage, ce qui ne confirme qu'en partie les conclusions du chapitre 2 (Fig. 8).

L'une des raisons de cette différence de résultats est que dans le chapitre 2, les arbres versés sélectionnés avaient tous un EVB supérieur à 24 degrés, alors que dans le travail présenté dans ce chapitre, la moitié des arbres versés présente un EVB entre 15 et 24, catégorie non échantillonnée au chapitre 2. L'indice d'ancrage de ces derniers était proche de l'indice moyen des arbres moyennement penchés. Dans ce chapitre, la dimension des arbres échantillonnés était également très variable (le DHP variait entre 10.3 et 23.0 cm), alors que dans le chapitre 2 la variabilité de dimension était faible. De plus, pour l'étude du présent chapitre, il s'était écoulé un an de plus depuis la tempête au moment de l'arrachage que pour les arbres du chapitre 2. La croissance racinaire post-tempête par acclimatation a pu davantage renforcer les racines traçantes des arbres penchés que celles des arbres droits, car ils doivent alors en permanence supporter le poids du houppier (Alméras and Fournier 2009). Enfin, la précision de mesure était moindre pour les arbres de Solférino que pour les arbres de Nezer, en particulier pour le volume de racines profondes et les caractéristiques du pivot, alors que le nombre d'arbres mesurés était plus élevé. Cette précision est suffisante pour voir l'influence de la cale de labour (dérayure) et de son orientation sur la stabilité des arbres. Pour d'autres caractéristiques, les différences d'architecture racinaire entre les différentes classes d'inclinaisons étaient plus ténues. A Solférino, en cumulant plusieurs sources d'imprécisions, et en gardant la même grille d'analyse que pour les parcelles de Nezer, nous n'avons pas pu mettre en évidence certaines des différences entre classes d'inclinaisons, même si globalement, l'étude sur Solférino confirme le caractère multifactoriel de la résistance à la verse et les caractéristiques impliquées.

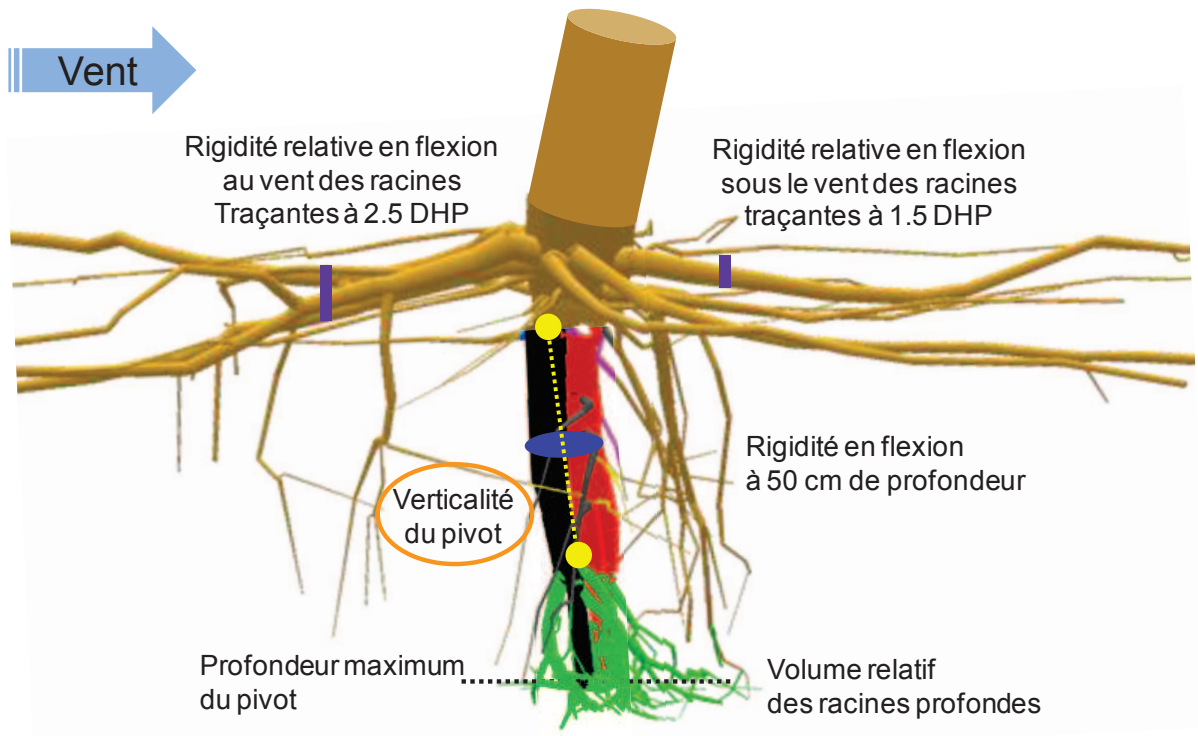


Fig. 8 Reconstruction 3D d'un système racinaire, représentant les composantes importantes pour la stabilité d'arbres de 8-m de haut, orienté au vent. Sont entourées en orange les composantes significatives de cette étude.

Bibliographie

- Alméras T, Fournier M (2009) Biomechanical design and long-term stability of trees: morphological and wood traits involved in the balance between weight increase and the gravitropic reaction. *J Theor Biol* 256:370–81. doi: 10.1016/j.jtbi.2008.10.011
- Balneaves J, Mare PD La (1989) Root patterns of *Pinus radiata* on five ripping treatments in a Canterbury forest. *New Zeal J For Sci* 19:29–40.
- Chavasse CGR (1978) The root form and stability of planted trees, with special reference to nursery and establishment practice. Proc. Symp. “Root Form Plant. Trees.” British Columbia Ministry of Forests/Canadian Forest Service Department Report No.8, pp 54–64
- Coutts MP (1986) Components of Tree Stability in Sitka Spruce on Peaty Gley Soil. *Forestry* 59:173–197. doi: 10.1093/forestry/59.2.173
- Coutts MP (1983) Development of the Structural Root System of Sitka Spruce. *Forestry* 56:1–16. doi: 10.1093/forestry/56.1.1
- Coutts MP, Nicoll BC (1991) Orientation of the Lateral Roots of Trees .1. Upward Growth of Surface Roots and Deflection Near the Soil Surface. *New Phytol* 119:227–234. doi: 10.1111/j.1469-8137.1991.tb01025.x
- Coutts MP, Nielsen CCN, Nicoll BC (1999) The development of symmetry, rigidity and anchorage in the structural root system of conifers. *Plant Soil* 217:1–15. doi: 10.1023/A:1004578032481
- Coutts MP, Walker C, Burnand AC (1990) Effects of establishment method on root form of lodgepole pine and sitka spruce and on the production of adventitious roots. *Forestry* 63:143–159. doi: 10.1093/forestry/63.2.143
- Cucchi V, Meredieu C, Stokes A, et al. (2004) Root anchorage of inner and edge trees in stands of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) growing in different podzolic soil conditions. *Trees-Structure Funct* 18:460–466. doi: 10.1007/s00468-004-0330-2
- Danjon F, Bert D, Godin C, Trichet P (1999a) Structural root architecture of 5-year-old *Pinus pinaster* measured by 3D digitising and analysed with AMAPmod. *Plant Soil* 217:49–63. doi: 10.1023/A:1004686119796
- Danjon F, Sinoquet H, Godin C, et al. (1999b) Characterisation of structural tree root architecture using 3D digitising and AMAPmod software. *Plant Soil* 211:241–258. doi: 10.1023/A:1004680824612
- Danjon F, Fourcaud T, Bert D (2005) Root architecture and wind-firmness of mature *Pinus pinaster*. *New Phytol* 168:387–400. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01497.x
- Danjon F, Khuder H, Stokes A (2013) Deep phenotyping of coarse root architecture in *R. pseudoacacia* reveals that tree root system plasticity is confined within its architectural model. *PLoS One* 8:e83548. doi: 10.1371/journal.pone.0083548
- Danjon F, Reubens B (2008) Assessing and analyzing 3D architecture of woody root systems, a review of methods and applications in tree and soil stability, resource acquisition and allocation. *Plant Soil* 303:1–34. doi: 10.1007/s11104-007-9470-7
- Deans JD (1981) Dynamics of Coarse Root Production in a Young Plantation of *Picea sitchensis*. *Forestry* 54:139–155. doi: 10.1093/forestry/54.2.139

- Direction Territoriale Sud-Ouest - Agence Landes Nord-Aquitaine (2013) Itinéraires techniques de travaux sylvicoles - Plateau landais, pin maritime des landes. 137 p.
- Donès N, Adam B, Sinoquet H (2006) PiafDigit - software to drive a Polhemus Fastrak 3 SPACE 3D digitiser and for the acquisition of plant architecture. Version 1.0.
- Drexhage M, Chauvière M, Colin F, Nielsen CNN (1999) Development of structural root architecture and allometry of *Quercus petraea*. Can J For Res 29:600–608. doi: 10.1139/cjfr-29-5-600
- Dupuy LX, Fourcaud T, Lac P, Stokes A (2007) A generic 3D finite element model of tree anchorage integrating soil mechanics and real root system architecture. Am J Bot 94:1506–1514. doi: 10.3732/ajb.94.9.1506
- Eis S (1974) Root system morphology of western hemlock, western red cedar, and douglas-fir. Can J For Res 4:28–38.
- Fitter A (1987) An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems. New Phytol 106:61–77.
- Gautam M, Mead DJ, Frampton C, Chang SX (1999) Coarse root system characteristics and toppling of clonal and seedling trees of *Pinus radiata* on Canterbury Plains. New Zeal J For 44:15–18.
- Godin C, Costes E, Caraglio Y (1997) Exploring plant topological structure with the AMAPmod software: an outline. Silva Fenn 31:357–368. doi: 10.14214/sf.a8533
- Godin C, Costes E, Sinoquet H (1999) A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. Ann Bot 84:343–357.
- Harrington C, Brissette J, Carlson W (1989) Root System Structure in Planted and Seeded Loblolly and Shortleaf Pine. For Sci 35:469–480.
- Heineman J., Bedford L, Sword D (1999) Root system development of 12-year-old white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) on a mounded subhygric-mesic site in northern interior British Columbia. For Ecol Manage 123:167–177. doi: 10.1016/S0378-1127(99)00022-5
- Henderson R, Ford ED, Renshaw E, Deans JD (1983) Morphology of the Structural Root System of Sitka Spruce 1. Analysis and Quantitative Description. Forestry 56:121–135. doi: 10.1093/forestry/56.2.121
- Hendrick E (1989) The Effect of Cultivation Method on the Growth and Root Anchorage of Sitka Spruce. Irish For 46:19–28.
- Ihaka R, Gentleman R (1996) R: A language for data analysis and graphics. J Comput Graph Stat 5:299–314.
- James KR, Haritos N, Ades PK (2006) Mechanical stability of trees under dynamic loads. Am J Bot 93:1522–1530.
- Krause C, Lemay A, Tremblay S, et al. (2014) How does the root system inhibit windthrow in thinned black spruce sites in the boreal forest? Trees 28:1723–1735. doi: 10.1007/s00468-014-1080-4
- Mason EG (1985) Causes of juvenile instability of *Pinus radiata* in New Zealand. New Zeal J For Sci 15:263–280.
- Mason EG, Cullen AWJ (1986) Growth of *Pinus radiata* on ripped and unripped Taupo pumice soil. New Zeal J For Sci 16:3–18.

- Mason EG, Cullen AWJ, Rijkse WC (1988) Growth of two *Pinus radiata* stock types on ripped and ripped/bedded plots at Karioi forest. *New Zeal J For Sci* 18:287–296.
- Mickovski SB, Ennos a. R (2002) A morphological and mechanical study of the root systems of suppressed crown Scots pine *Pinus sylvestris*. *Trees* 16:274–280. doi: 10.1007/s00468-002-0177-3
- Moore JR, Tombleson JD, Turner J a., van der Colff M (2008) Wind effects on juvenile trees: a review with special reference to toppling of radiata pine growing in New Zealand. *Forestry* 81:377–387. doi: 10.1093/forestry/cpn023
- Nicoll BC, Gardiner BA, Rayner B, Peace AJ (2006) Anchorage of coniferous trees in relation to species, soil type, and rooting depth. *Can J For Res Can Rech For* 36:1871–1883. doi: 10.1139/X06-072
- Quine CP, Burnand AC, Coutts MP, Reynard BR (1991) Effect of mounds and stumps on the root architecture of Sitka spruce on a peaty gley restocking site. *Forestry* 64:385–401.
- Ruel JC (1995) Understanding windthrow: Silvicultural implications. *For Chron* 71:434–445.
- Savill PS (1976) The Effects of Drainage and Ploughing of Surface Water Gleys on Rooting and Windthrow of Sitka Spruce in. *Forestry* 49:133–141.
- Soethe N, Lehmann J, Engels C (2007) Root tapering between branching points should be included in fractal root system analysis. *Ecol Modell* 207:363–366. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2007.05.007
- Stokes A (1994) Responses of young trees to wind: effects on root architecture and anchorage strength. PhD thesis, University of York, UK.
- Sutton RF (1983) Root growth capacity: relationship with field root growth and performance in outplanted jack pine and black spruce. *Plant Soil* 71:111–122. doi: 10.1007/BF02182646
- Toral M, Bown HE, Manon A, et al. (2011) Wind-induced leaning (toppling) in young *Pinus radiata* plantations in Chile. *Cienc E Investig Agrar* 38:405–414.
- Trichet P, Jolivet C, Arrouays D, et al. (1999) Le maintien de la fertilité des sols forestiers landais dans le cadre de la sylviculture intensive du pin maritime *Revue bibliographique et identification des pistes de recherches. Etud Gest Sols* 6:197–214.
- Wilson K, Pyatt D (1984) An experiment in intensive cultivation of an upland heath. *Forestry* 57:117–141.

IV. Influence de la microtopographie sur la profondeur, le développement et la branchaison des racines

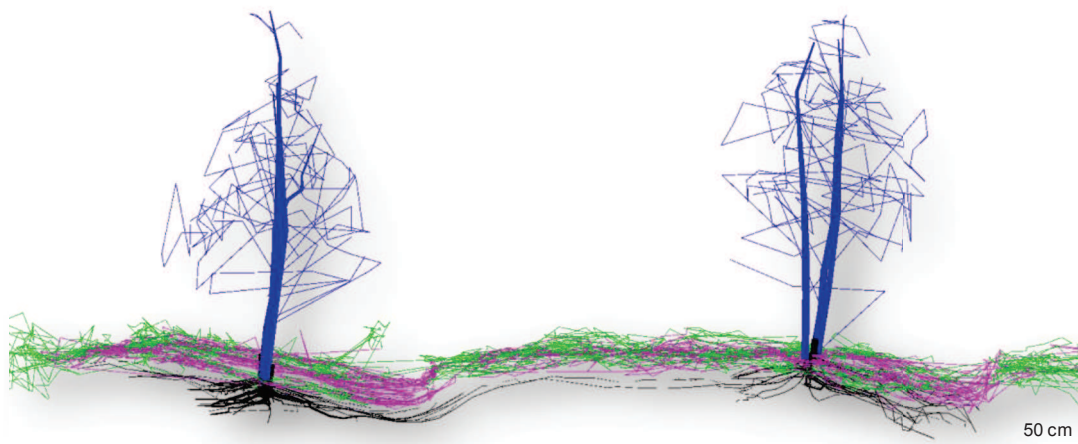


Image 3D de la localisation du sol nu (en rose), de la molinie (en vert) et des racines traçantes (en noir) de pins maritimes de 5 ans sur une parcelle labourée en bande à St Jean d'Ilac (Gironde) ainsi que du tronc et de l'enveloppe du houppier (en bleu), 2 pins sont superposés de chaque côté.

Introduction

Le système racinaire des arbres est constitué d'axes plus ou moins ramifiés comme les parties aériennes. L'architecture racinaire est sous l'influence du patrimoine génétique.

En zone tempérée, la majorité des espèces émettent un pivot et une couronne de racines traçantes insérées sur la souche (Burbidge 1936). Sur ces racines traçantes peuvent se développer des pivots secondaires.

L'angle de croissance des racines latérales d'ordre II de nombreuses espèces ligneuses peut être influencé par l'humidité, l'aération, la température et l'impédance mécanique du sol (Coutts 1989). De plus, Coutts and Nicoll (1991) montrent que ces racines traçantes suivent la surface du sol et peuvent donc aller vers le haut ou le bas lorsque les arbres poussent sur une pente. Néanmoins, l'angle d'inclinaison des racines de surface dépendrait davantage du type de sol (limoneux ou argileux) et de leur niveau d'insertion sur la souche que de l'inclinaison du sol. (Di Iorio et al. 2008).

Les arbres matures possèdent une plaque sol-racines qui emprisonne du sol et qui peut peser plusieurs tonnes. La rigidité de la plaque sol-racines dépend à la fois du pivot, de la ZRT des racines traçantes et des pivots secondaires insérés sur celles-ci (Danjon et al. 2005). La ZRT (Zone of Rapide Taper : zone de défilement rapide) est définie comme la partie proximale des traçantes, qui est mécaniquement renforcée (Wilson 1975). Crook and Ennos (1996) notent que pour des *Larix europea x japonica* de tailles intermédiaires, les pivots secondaires situés au vent ont une influence importante sur la stabilité. Sur des *Pinus radiata* de 2-3 ans, un facteur significatif lié à la stabilité était également le nombre de pivots secondaires (Mason 1985).

L'architecture racinaire d'un arbre est liée à sa ramification. En plus de la ramification latérale qui apparaît au cours du développement des racines sur les parties les plus jeunes trois autres type de ramifications peuvent apparaître chez les arbres (1) la mise en place de réitérations spontanées (Atger 1992), (2) la formation de nouvelles racines sur le pivot et les racines existantes par développement retardé (Atger and Edelin 1994a) et (3) les racines adventives (Krause and Morin 2005; Zobel and Waisel 2010).

Une racine ramifiée du même type que la racine porteuse peut être définie comme une réitération (Collet et al. 2006), un ou plusieurs nouveaux axes pouvant se former à partir de cette racine porteuse (Atger and Edelin 1994a). Les racines issues de réitérations ont souvent un angle faible par rapport à la direction de la racine porteuse (Wilson 1970; Lyford 1980), elles conservent donc une direction similaire (Deans and Ford 1983). Cet angle peut permettre de différencier une réitération de la racine porteuse (Henderson et al. 1983) d'une ramification classique. La formation et la multiplication des axes par réitération peuvent avoir un impact important sur l'édification du système racinaire (Atger and Edelin 1995; Vercambre et al. 2003; Doussan et al. 2003). Ces réitérations peuvent avoir différentes origines. Elles peuvent se former dans le cadre du schéma architectural non perturbé de la plante (Atger 1992). *Picea sitchensis* va ainsi produire naturellement et systématiquement des réitérations sur ses racines traçantes (Henderson et al. 1983). Certaines

espèces forment régulièrement de nouvelles racines à partir de la souche comme *Platanus hybrida* ou *Prunus* (Atger and Edelin 1994a; Vercambre et al. 2003)

Mais les réitérations peuvent également se former suite à un traumatisme : la mort d'un apex dû au froid (Collet et al. 2006), d'une herbivorie ou d'une blessure par un outil (Atger and Edelin 1994a). La texture du sol peut aussi en induire la formation. Ainsi de nombreuses réitérations ont été observées sur des pivots à une profondeur de 50 cm dans un sable grossier (Burbidge 1936). *Pinus pinaster* ne réitère spontanément que rarement sur sol sableux, sauf au contact d'une nappe phréatique (Danjon et al. 1999). Dans les sols landais, sur de jeunes arbres de *P. pinaster*, le nombre de réitérations est en moyenne de 3 contre 50 pour des arbres matures (Danjon et al. 1999; Danjon et al. 2005).

Les réitérations réduisent la résistance en flexion des racines (Coutts 1983; Danjon et al. 2005). Coutts (1983) note que la résistance totale est divisée par deux entre une racine et deux racines avec la même somme des surfaces en section (CSA = "cross sectionnal area"). Mais d'un autre côté, Dupuy et al. (2005) ont montré par simulation que les réitérations pouvaient également augmenter la résistance à l'arrachage des arbres en augmentant les interactions sol/racines. Les réitérations permettent une meilleure exploration de l'espace à partir d'un nombre de racines d'ordre 2 plus faibles et/ou réparties de façon non uniforme (Atger and Edelin 1994b).

Lors de la vie d'un peuplement, différents travaux sylvicoles sont effectués. Un document de référence pour les travaux effectués sur les peuplements de pin maritime du massif landais a été établi par L'Office National des Forêt (ONF) : "Itinéraires Techniques de Travaux Sylvicoles" - ITTS (Direction Territoriale Sud-Ouest - Agence Landes Nord-Aquitaine 2013). Le pin maritime dans les landes de Gascogne est généralement conduit en futaie monospécifique et équienne, avec une coupe rase en fin de révolution. L'établissement d'un nouveau peuplement se fait généralement après un labour, principalement destiné à détruire la végétation adventice et à préparer un lit de semence/plantation. Deux types de labours sont pratiqués, le labour en bande et le labour en plein qui sont ensuite nivelés et tassés par le passage de rouleaux. Un entretien des interlignes a lieu généralement dans les 2 ou 3 premières années qui suivent la plantation. L'ONF conseille que les interlignes des plantations soient entretenues au moins une fois avant que les plants n'aient atteint 3 m. Ces entretiens sont faits le plus souvent dans le massif landais par le passage d'un rouleau débroussailleur appelé "la landaise" constitué de deux rouleaux armés de lames coupantes qui sectionnent les végétaux du sous-bois couchés par son passage dans les interlignes. Les landaises sont utilisées pour différents travaux sylvicoles : les landaises lourdes de 4 tonnes sont utilisées pour le nettoyage en plein des parcelles avant reboisement et ne sont pas adaptées pour l'entretien des interlignes. Pour les entretiens, le passage d'une landaise légère en tonnage (moins de 700 kg) et à fût d'au moins 7 lames (pression de moins de 9 kg/cm) est conseillé.

Ainsi un premier objectif était d'étudier sur des pins maritimes installés en sols sableux l'influence de la microtopographie créée par le labour sur la trajectoire des racines traçantes et sur l'émission de pivots secondaires sur ces traçantes. En effet, la distribution des pivots secondaires devrait jouer un rôle important dans la stabilité

de l'arbre. Un autre objectif était de quantifier l'incidence du passage du rouleau landais sur les racines traçantes.

Matériel et méthodes

Les données utilisées dans ce chapitre ont été collectées sur des arbres de 13-14 ans à Nezer (Chapitre 2), sur des arbres de 11-13 ans à Solférino (chapitre 3) ainsi que sur un peuplement plus jeune (5 ans) à Saint-Jean-d'Ilac (voir Tableau 1).

La précision des mesures n'a pas été la même, le niveau de détail était plus faible pour les parcelles de Solférino et plus exhaustif pour la parcelle de Saint-Jean-d'Ilac (le sol a été numérisé en 3D, les arbres ont été numérisés in-situ et tous les pivots quelque soit leur diamètre ont été comptabilisés). Ainsi certains résultats n'utilisent pas toutes les données de ces 3 études.

Tableau 1. Caractéristiques générales des parcelles de l'étude. Effectifs entre parenthèses, moyenne et écart-type pour le Diamètre à hauteur de poitrine (DHP) et l'écart à la verticalité basale (EVB).

Unité	Nezer				Solférino			Saint-Jean-d'Ilac	
	Semés		Plantés		Semés	Plantés		Plantés	
	Labour en plein	Labour en plein	Labour charue rotative	Labour en bande	Labour en bande perpendiculaire au vent	Labour en bande perpendiculaire au vent	Labour en bande parallèle au vent	Labour en bande	
	(376)	(243)	(202)	(443)	(320)	(200)	(399)	(12)	
Age	13	13	14	13	11	12	13	5	
DHP	cm	14.1 ± 3.0	15.8 ± 3.4	15.9 ± 3.2	16.8 ± 3.3	15.3 ± 2.9	15.8 ± 3.3	17.6 ± 2.9	3.4 ± 1.1
Ecart à la Verticalité Basale	degrés	10.0 ± 8.0	13.4 ± 12.4	14.9 ± 12.9	13.8 ± 10.6	13.4 ± 10.1	16.1 ± 11.1	10.9 ± 9.1	/
	(376)	(243)	(202)	(443)	(314)	(195)	(216)		
Arbres droits	%	35	37	23	22	18	35.5	/	
Arbres penchés	%	47	33	39	45	35	26	28.5	/
Arbres versés	%	18	30	38	33	43	56	36	/

Cette partie complète les parties traitant du "matériel et des méthodes" des chapitres 2 et 3.

Sur les arbres du chapitre 2 (Nezer), un premier passage du rouleau débroussailleur "la landaise" avait été effectué vers l'âge de 5-6 ans puis celui-ci a été repassé quelques mois avant l'arrachage des parcelles "labour charrue rotative" et "labour en bande". Nous avons ainsi pu enregistrer dans le fichier de numérisation 3D la position des blessures (trace d'entaille par une lame du rouleau landais) ou coupes de racines, qui donnent en général naissance à une réitération.

Sur les arbres du chapitre 3 (Solférino) :

- pour les arbres semés, les passages de rouleau landais ont eu lieu à l'âge d'1, de 4 et de 5 ans.
- pour les arbres plantés perpendiculairement au vent, le rouleau landais a été passé à 6 ans et à 10 ans (fin 2009).
- pour les arbres plantés parallèlement au vent, le rouleau a été passé quand les arbres avaient 2 et 5 ans.

Pour les arbres des chapitres 2 et 3, nous avons utilisé un outil pour mesurer l'altitude du sol par rapport au collet de chaque arbre tous les 20 cm sur 200 cm de

long, perpendiculairement à la ligne de plantation et de chaque côté de l'arbre (appelé peigne à microtopographie sur le modèle de l'aspérimètre développé par Thiébeau et al. 2011) (Fig.1). Les cannes coulissantes graduées au centimètre permettent une mesure rapide de l'altitude du sol, le collet servant de référence zéro. En utilisant la base de données de numérisation 3D des systèmes racinaires, nous avons évalué l'altitude des racines traçantes : au Nord ou à l'Ouest, sur un secteur de 45° centré perpendiculairement à la ligne de plantation, nous avons calculé, tous les 20 cm de distance radiale par rapport au centre de la souche, l'altitude maximale et moyenne des racines traçantes de ce secteur jusqu'à une distance de 200 cm du centre de la souche.

Puis grâce aux mesures de niveau de sol effectuées tous les 20 cm perpendiculairement à la ligne de plantation, et aux données de numérisation 3D des racines nous avons calculé la différence entre le niveau du sol et l'altitude maximale des racines du secteur. L'extraction et la numérisation des arbres ayant été plus précises sur les parcelles de Nezer, seulement les courbes de ces parcelles seront présentées.



Fig. 1 Peigne à microtopographie utilisé sur une interligne de la parcelle labourée en bande de Nezer perpendiculairement à la ligne de plantation. Le peigne est positionné au pied de l'arbre et est constitué d'un tube fixe et de 14 tubes gradués et coulissants espacés de 20 cm. Une mise à niveau de la règle horizontale est faite avec le dernier tube qui est équipé d'un dispositif de serrage.

La parcelle de Saint-Jean-d'Illac a été plantée en automne 2007 après un labour en bandes suite à une coupe rase. Cette parcelle se trouve sur une lande mésophile. Sur cette parcelle, aucun rouleau débroussailleur "la landaise" n'est passé dans les interlignes. La distance entre les arbres était de 1.8 x 4 m soit 1390 tiges.ha⁻¹. Deux placeaux de 6 arbres (3 arbres sur 2 lignes) ont été échantillonnés. Les mesures suivantes ont été faites sur ces arbres : la hauteur du tronc, le diamètre à 1.30 m (DHP), le diamètre au collet, l'écart à la verticalité, et la surface du houppier. La

distance entre le collet et le point le plus profond de la dérayure a également été mesurée. La hauteur moyenne des arbres était de 241 ± 29 cm pour un DHP de 3.4 ± 1.1 cm. Une vis a été enfoncée au nord et au collet des arbres échantillonnés.

La microtopographie a été mesurée en utilisant le numériseur 3D directement sur le terrain sur une surface de 50 m^2 centrée sur chaque plateau. Un balayage manuel a été effectué en cliquant avec le stylus au ras du sol selon une grille ayant approximativement 20 cm de maille. Nous avons par exemple suivi la crête de la cale de labour (Fig. 2). A chaque clic est associée une caractéristique : présence de molinie ou sol nu (Fig. 3). L'architecture aérienne a été numérisée en mesurant la position et le diamètre avant et après chaque verticille de branche, nous avons aussi mesuré la position de toutes les extrémités des branches, déterminant une enveloppe de houppier. La position d'anciennes souches a été notée.



Fig. 2 Numérisation in situ du niveau du sol, de l'altitude des racines traçantes et des pivots secondaires. Second plateau des arbres de 5 ans de St Jean d'Ilac. La partie superficielle du sol a été enlevée à la lance à air.

La végétation ainsi que les racines traçantes ont été déterrées à la lance à air et avec des outils à main en suivant les racines traçantes.

Les racines traçantes ont été déterrées le plus loin possible, mais rarement jusqu'à l'apex. Donc plus on s'éloigne de l'arbre, plus la probabilité de perte de racines augmente. D'autant que lorsque l'on arrive dans la partie non-travaillée du sol, il est difficile de déterrer les racines sans les casser en raison de la présence de touffes de molinie anciennes. La diminution du nombre de pivots secondaires au-delà de 60 cm de distance radiale est en partie due au fait que les racines traçantes se sont cassées.

Une première numérisation des systèmes racinaires, et en particulier des racines traçantes, a été effectuée sur le terrain dans le sens horaire par rapport au Nord. La localisation des pivots secondaires a été notée avec un numéro. Puis les systèmes racinaires ont été déterrés en totalité avec des outils à main. Une seconde numérisation a alors été effectuée au laboratoire pour le pivot principal, les pivots secondaires et les racines profondes. Les deux fichiers de mesures, in situ et ex-situ ont alors été assemblés manuellement.

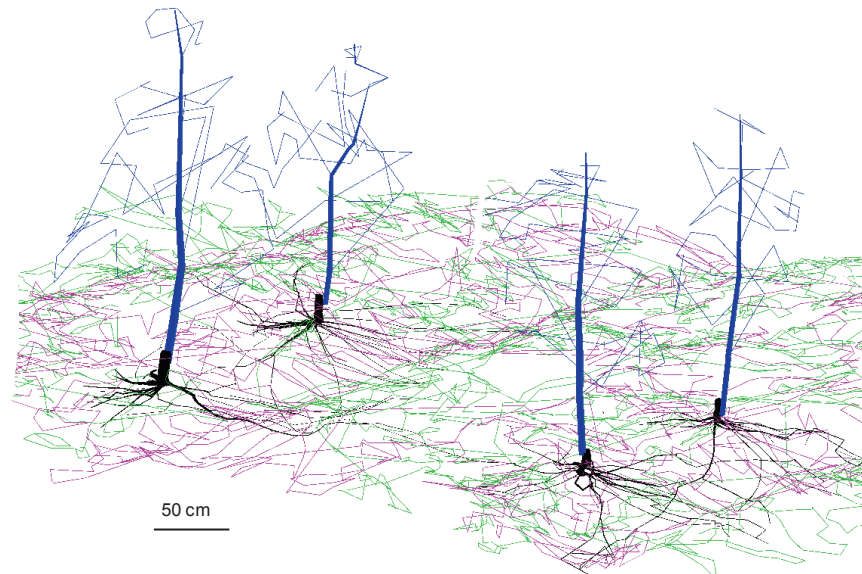


Fig. 3 Image 3D de la localisation du sol nu (en rose), de la molinie (en vert), des racines traçantes de quatre pins maritimes (en noir) ainsi que la forme de leur architecture aérienne (en bleu). Second plateau des arbres de 5 ans de St Jean d'Ilac.

En cas de numérisation ex-situ, plus on s'éloigne de l'arbre, moins la mesure de la position des racines est précise, les racines étant plus souples, elles ploient sous l'effet de la gravité quand elles sont encore "vertes" (vivantes). De plus la mesure des arbres de 13 ans s'est échelonnée sur plusieurs semaines et, avec la gravité, les racines ont pu se déformer vers le bas et garder cette forme en séchant. Lorsque la numérisation a été effectuée in situ (parcelle Saint-Jean-d'Ilac - Fig. 6) le sol est dégagé de façon à garder l'altitude de la racine, la précision de la mesure des coordonnées des segments dépend néanmoins de la distance à l'émetteur du numériseur. Cette précision devient insuffisante à une distance de 4-5 m de l'émetteur.

Le nombre et la localisation des réitérations et des blessures autour des arbres ainsi que le diamètre des racines juste avant ces réitérations ou blessures ont été extraits de la base de données d'architecture (voir Fig. 4).

Le nombre et la position des pivots secondaires autour des arbres ont également été extraits de la base de données d'architecture.

Un nombre moyen de réitérations et de pivots secondaires par arbre et par parcelle tous les 20 cm perpendiculaire à la ligne de plantation a été calculé pour toutes les parcelles.

Pour les parcelles de Nezer et de Solférino, la distance radiale au centre de la souche des réitérations autour de l'arbre a également été calculée afin de savoir si celles-ci se trouvaient dans le système racinaire central formé par le pivot, les racines traçantes dans la ZRT et les pivots secondaires insérés sur celles-ci.

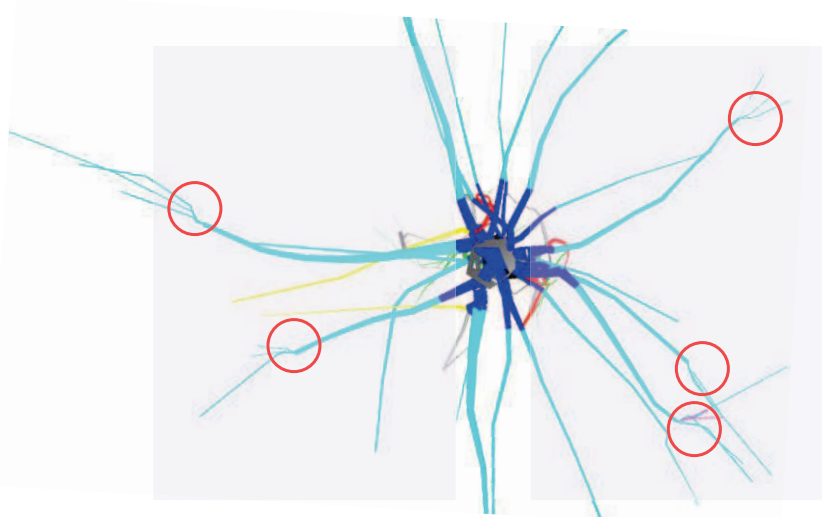


Fig. 4 Position des réitérations perpendiculairement à la ligne de plantation. Les ronds rouges entourent des réitérations traumatiques. Le système racinaire est représenté vu du dessus. En gris la souche, en bleu foncé les racines traçantes dans la ZRT, en bleu clair les racines traçantes hors ZRT, en jaune les racines à profondeur intermédiaire et en rouge les pivots dans la ZRT.

La perte de la somme des surfaces en section des racines (CSA = "cross sectionnal area") des racines traçantes a été calculée au niveau de chaque réitération, avant et après les réitérations en divisant la somme des surfaces en sections des racines issues de la réitération par la surface en section terminale de la racine portant la réitération. La perte de la rigidité en flexion a également été calculée selon le même principe.

Le nombre de réitérations intra et inter-parcelle par étude a été analysé avec une ANOVA à un facteur (soit par rapport à l'inclinaison des arbres, soit entre parcelles) après vérification de la normalité des résidus. Si l'ANOVA était significative, nous avons utilisé la procédure de comparaisons multiples de Tukey. Sinon, nous avons utilisé les tests de Kruskal Wallis et de Wilcoxon avec correction de Bonferroni.

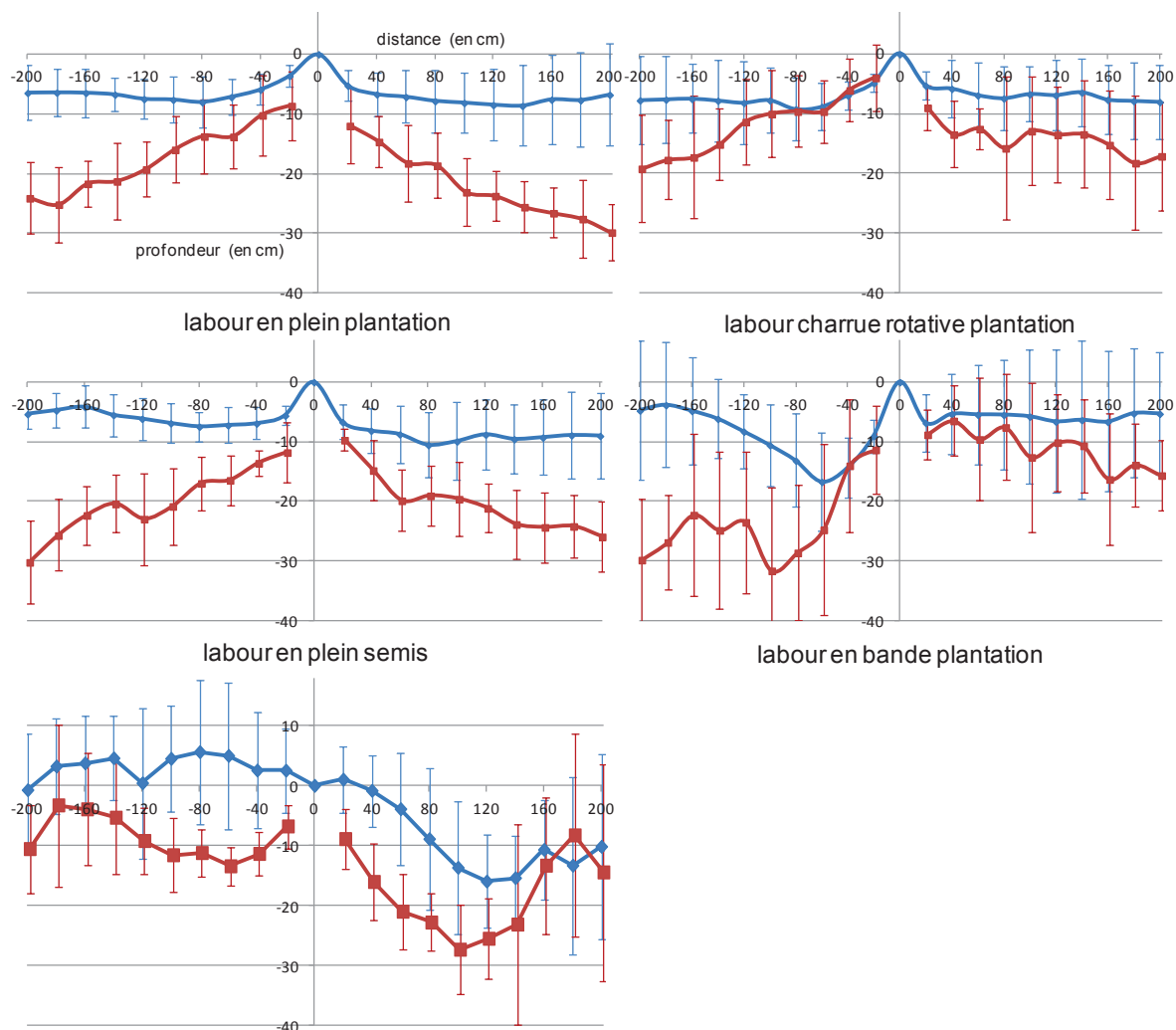
Résultats

Niveau du sol et altitude des racines de surface

Pour les parcelles de Nezer, toutes parcelles confondues, l'écart moyen entre le niveau du sol et la racine la plus haute perpendiculairement à la ligne de plantation était de 6.7 ± 6.8 cm entre 20 et 100 cm et de 13.7 ± 7.2 cm entre 120 et 200 cm de l'arbre (Fig. 5). Les racines pouvaient donc être très proches du niveau du sol.

Deux moyennes de l'écart entre le sol et la racine traçante la moins profonde ont été calculées par arbre (entre 20 et 100 cm de l'arbre et entre 120 et 200 cm). Il n'y avait pas de différence par classe d'inclinaison par peuplement. Il n'y avait pas de différence de 20 à 100 cm inter-peuplements mais les arbres du labour par charrue rotative avaient un écart significativement plus faible (7.4 cm) que les parcelles de labour en plein (semis comme plantation, respectivement 17.8 et 16.1 cm) entre 120 et 200 cm. Le niveau du sol autour de l'arbre variait plus fortement sur le labour en bande.

La variance plus importante du niveau du sol est également visible sur le labour en bande de la parcelle de Saint-Jean-d'Ilac où la dérayure se situait à l'Ouest (à droite). Les racines traçantes remontent après être passées sous le fond de la dérayure (aux alentours de 120 à 140 cm). Pour cette parcelle, l'écart moyen entre le niveau du sol et la racine la plus haute perpendiculairement à l'arbre était de 14.6 ± 10.8 cm entre 20 et 100 cm et de 12.1 ± 9.4 cm entre 120 et 200 cm de l'arbre.



Plantation 5 ans – Labour en bande

Fig. 5 Moyenne et écart-type du niveau du sol (en bleu) et de la profondeur minimum des racines traçantes perpendiculaires à la ligne de plantation (en rouge) pour les 4 parcelles de Nezer et la parcelle de St-Jean-d'Ilac. Effectifs : 9 arbres par parcelle pour Nezer et 12 arbres pour St-Jean-d'Ilac. Après 100 cm, la précision de la mesure de la profondeur des racines traçantes est moindre pour les 4 premières parcelles.

Le comportement des racines traçantes des arbres de Saint-Jean-d'Ilac par rapport à la microtopographie est illustré Fig. 6. Ces racines remontent très légèrement côté enrayure (à gauche de l'image). Coté dérayure, elles suivent le relief en descendant jusqu'au fond de la cale de labour puis remontent au niveau de la paroi externe de la cale de labour. La longueur maximum de 4 racines traçantes excavées atteignait pratiquement 6 m sans que nous puissions atteindre le méristème. Nous supposons donc que les traçantes les plus vigoureuses peuvent faire des élongations annuelles de 1.5m dans les premières années du peuplement.

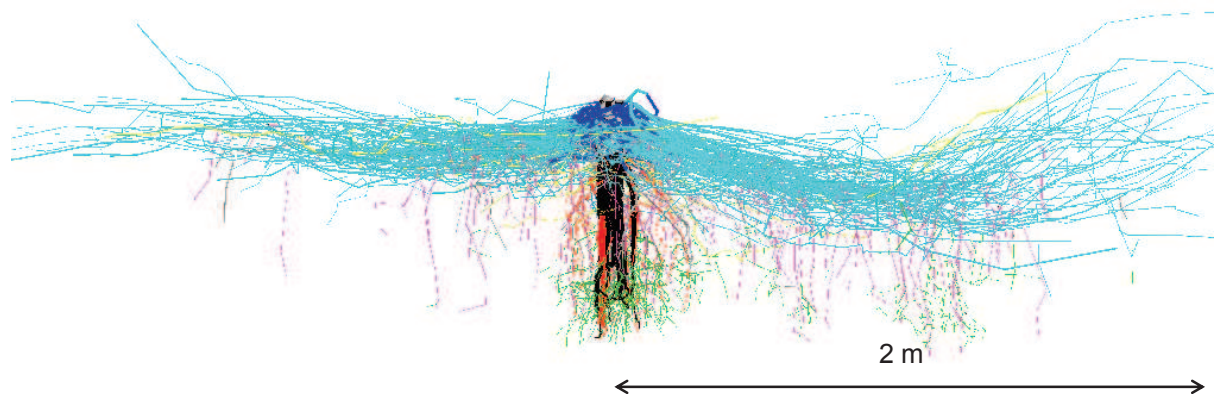


Fig. 6 Image du système racinaire des 12 arbres de 5 ans de Saint-Jean-d'Ilac superposés, racines traçantes numérisées in situ après évacuation de la terre au dessus. En gris la souche, en noir le pivot principal, en bleu foncé les racines traçantes dans la ZRT (Zone of Rapid Taper), en bleu clair les racines traçantes hors ZRT, en rouge les pivots dans la ZRT, en violet les pivots hors ZRT, en jaune les racines de profondeur intermédiaire et en vert les racines profondes. La cale de labour est située à droite.

Réitérations et blessures

Pour les parcelles de Nezer, les réitérations des racines traçantes les plus superficielles sont les conséquences des endommagements par le rouleau landais. Les arbres du labour en bande avaient plus de blessures et de réitérations que les autres parcelles (Tableau 2). Les arbres du labour par charrue rotative avaient un nombre moyen de blessures et de réitérations équivalent aux arbres plantés issus du labour en plein.

Pour les parcelles de Solférino, le nombre moyen de réitérations sur les racines traçantes par arbre n'était pas différent entre les classes d'inclinaison d'une même parcelle sauf pour la parcelle dont les arbres ont été plantés perpendiculaire au vent. Sur celle-ci, les arbres versés avaient plus de réitérations (Tableau 2). Il y a significativement plus de réitérations sur les racines traçantes des arbres de la parcelle plantée parallèle au vent que sur ceux des deux autres parcelles (5.8 réitérations contre 3.2 réitérations en moyenne par arbre - Tableau 2).

Les arbres de Saint-Jean-d'Ilac avaient peu de réitérations avec en moyenne 2 réitérations par arbre.

Tableau 2. Nombre moyen de réitérations et de blessures sur les racines traçantes par arbre par parcelle. Les effectifs sont entre parenthèses. Les parcelles qui n'ont pas la même lettre diffèrent significativement (test d'anova/Tukey inter-peuplements en lettres minuscules et intra-peuplements en lettres majuscules).

		Nb	Nombre moyen de réitérations et de blessures par arbre	
<i>Nezer</i>				
Semis Labour en plein		(9)	5.8 ± 3.1	c
Plantés Labour en plein		(9)	7.4 ± 4.9	bc
Plantés Labour charrue rotative		(9)	12.2 ± 8.4	b
Plantés Labour en bande		(9)	21.3 ± 6.9	a
<i>Solférino</i>				
	Selec.	(18)	3.2 ± 2.1	b
Semis Labour en bande perpendiculaire au vent	Droits	(5)	4.2 ± 2.7	
	Penchés	(6)	3.2 ± 2.6	
	Versés	(7)	2.6 ± 1.0	
Plantés Labour en bande perpendiculaire au vent	Selec.	(25)	3.2 ± 1.7	b
	Droits	(9)	2.0 ± 0.9	B
	Penchés	(10)	3.6 ± 1.5	AB
	Versés	(6)	4.3 ± 2.1	A
Plantés Labour en bande parallèle au vent	Selec.	(18)	5.8 ± 2.7	a
	Droits	(8)	5.8 ± 3.0	
	Penchés	(3)	7.0 ± 1.7	
	Versés	(7)	5.4 ± 2.9	
<i>St-Jean-d'Ilac</i>				
Plantés Labour en bande	Selec.	(12)	1.9 ± 2.9	

Le nombre moyen de réitérations est plus important dans les 60 premiers centimètres de distance radiale, de chaque côté de l'arbre pour les différents types de labours (Fig. 7). Toutefois le nombre moyen de réitérations et blessures présentes sur le labour en bande de Nezer est plus important que pour les autres types de labour et s'étale dans les 60 premiers centimètres de chaque côté de l'arbre au niveau de la dérayure et de l'enrayure.

Il est à noter que 21 % des arbres inventoriés de la parcelle de labour en bande présentaient des blessures à la base du tronc, au dernier passage du rouleau landais.

Nous retrouvons pour les 3 autres parcelles de labour en bande un nombre de réitérations plus important proche de la souche (Fig. 7). Ces 3 parcelles présentent toutefois un nombre moyen de réitérations plus faible que sur les quatre premiers labours.

Le faible nombre de réitérations de la parcelle de Saint-Jean-d'Ilac est également regroupé entre 0 et 50 cm de distance radiale.

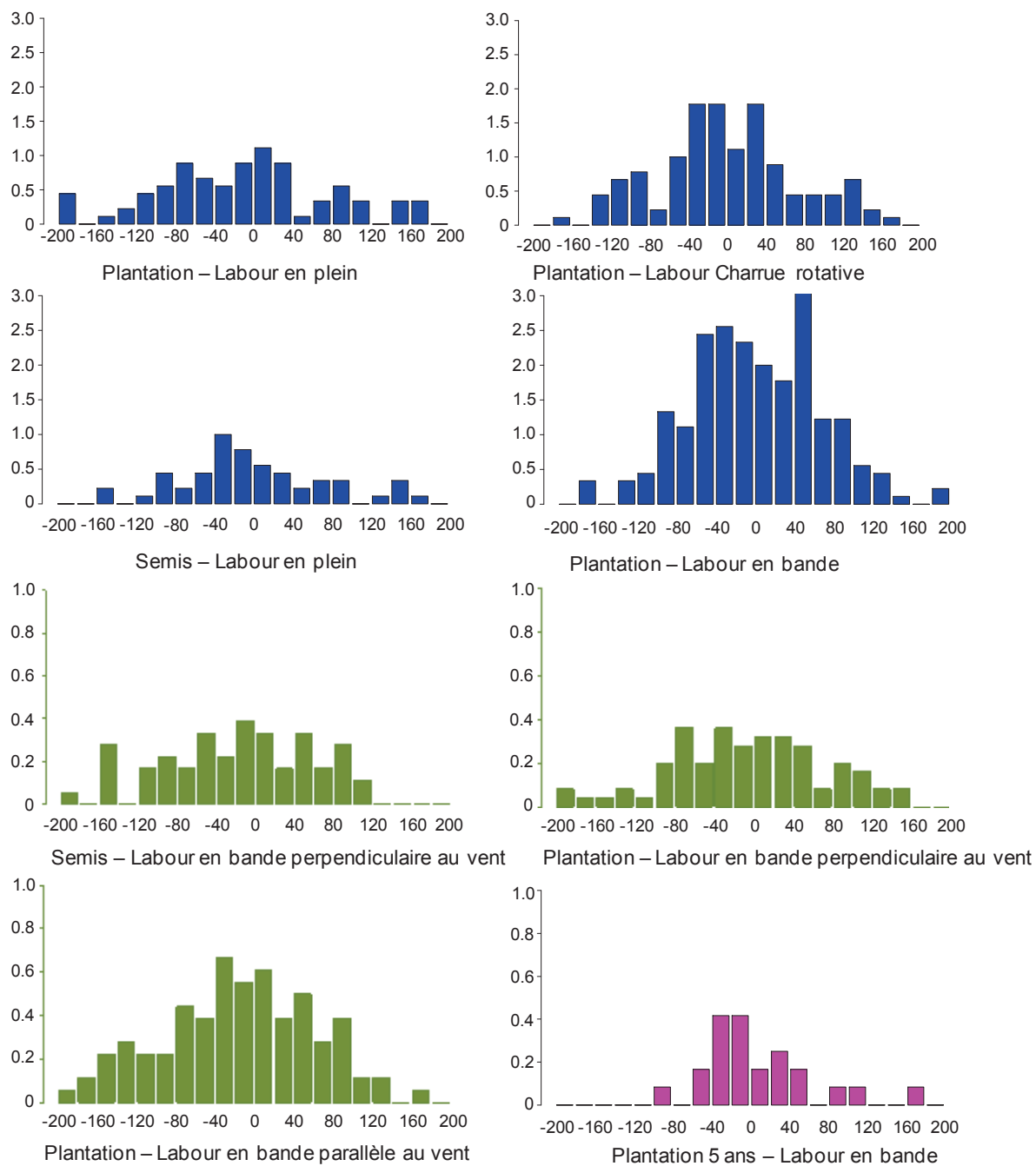


Fig. 7 Distribution spatiale du nombre moyen par arbre des réitérations et blessures sur les racines traçantes sur l'axe perpendiculaire à la ligne de plantation par parcelle. L'axe des abscisses représente la distance à l'arbre (en cm), chaque barre, le nombre de réitérations et blessures tous les 20 cm. En bleu : parcelles de Nezer, en vert : parcelles de Solférino, en rose : parcelle de Saint-Jean-d'Ilac.

Les blessures et réitérations sur les labours en bandes et le labour par charrue rotative sont localisées principalement entre 20 et 100 cm parallèlement à la ligne de plantation (Fig. 8). Pour les trois parcelles de Solférino, elles sont situées de chaque côté, la dérayure pouvant se trouver de chaque côté de l'arbre.

Pour les arbres de Saint-Jean-d'Ilac, sans le passage du rouleau landais, il y a en moyenne 2 réitérations par arbre qui ne sont pas distribuées de façon particulière.

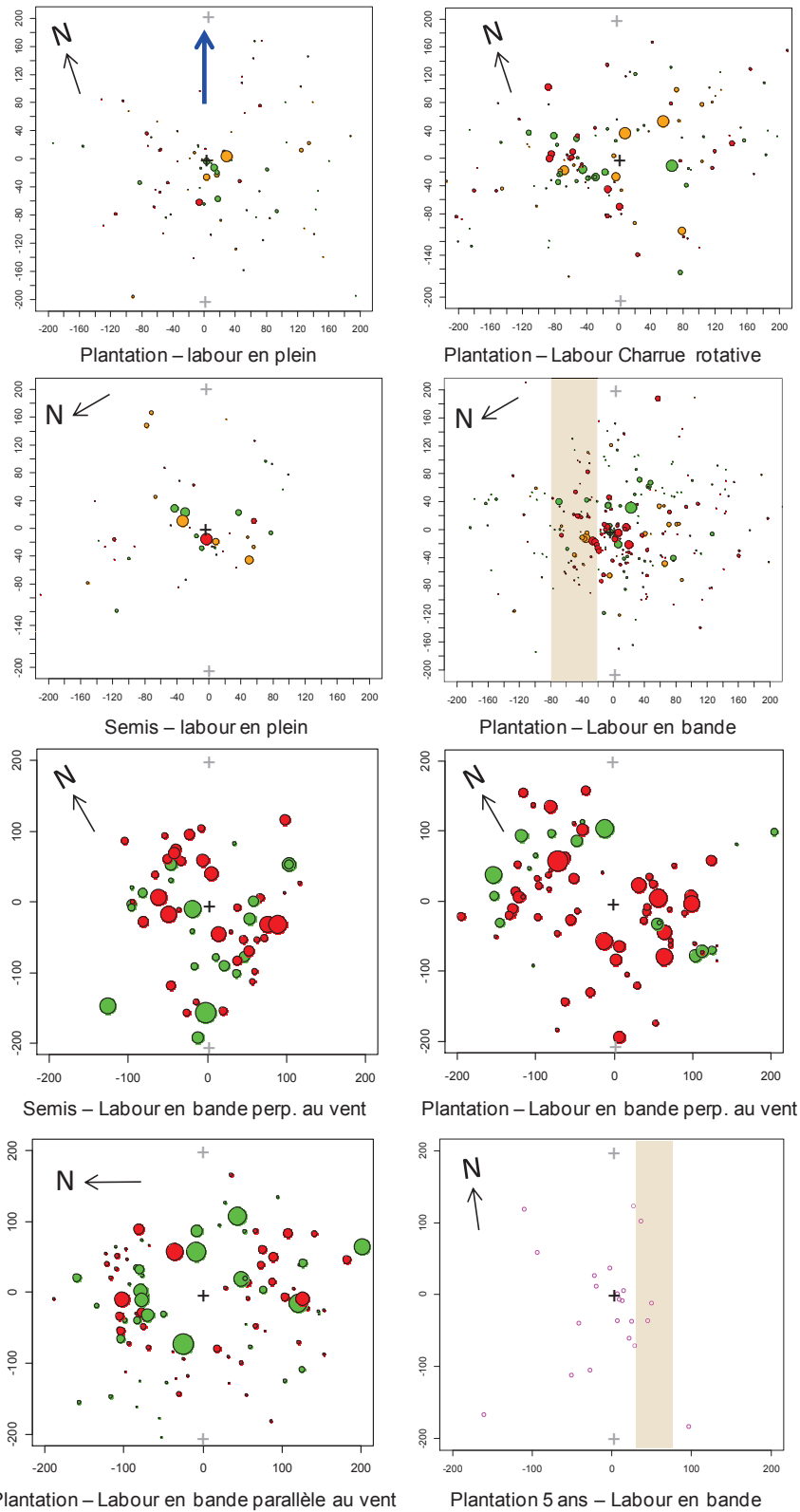


Fig. 8 Localisation 2D des réitérations et blessures par parcelle. La flèche bleue correspond à la direction des lignes, qui est orientée verticalement dans les 8 graphiques, la taille des cercles dépend du diamètre de la racine porteuse et est proportionnelle à la dimension des racines pour chaque parcelle, la distance est en cm par rapport au centre du collet de l'arbre, la croix noire au centre correspond à l'arbre et les 2 autres en gris clair aux arbres encadrants, la dérayure est représentée en marron clair. Pour les parcelles de Solférino, la dérayure n'est pas représentée car elle était localisée des 2 côtés. Les réitérations ou blessures appartenant à des arbres droits sont en vert, à des arbres penchés en orange et à des arbres versés en rouge. Effectif : 9 arbres pour les 4 premiers labours et 18, 25 et 18 arbres respectivement pour les 3 suivants et 12 arbres pour la parcelle de Saint-Jean-d'Illac.

Distance radiale des réitérations et blessures autour des arbres

La plupart des endommagements des racines traçantes semble localisé entre 50 cm et 1.5 m de distance radiale. Il semble y avoir plus d'endommagements vers 100 cm pour les parcelles labourées en bande de Solférino (Fig. 9), le nombre moyen d'endommagements étant plus faible.

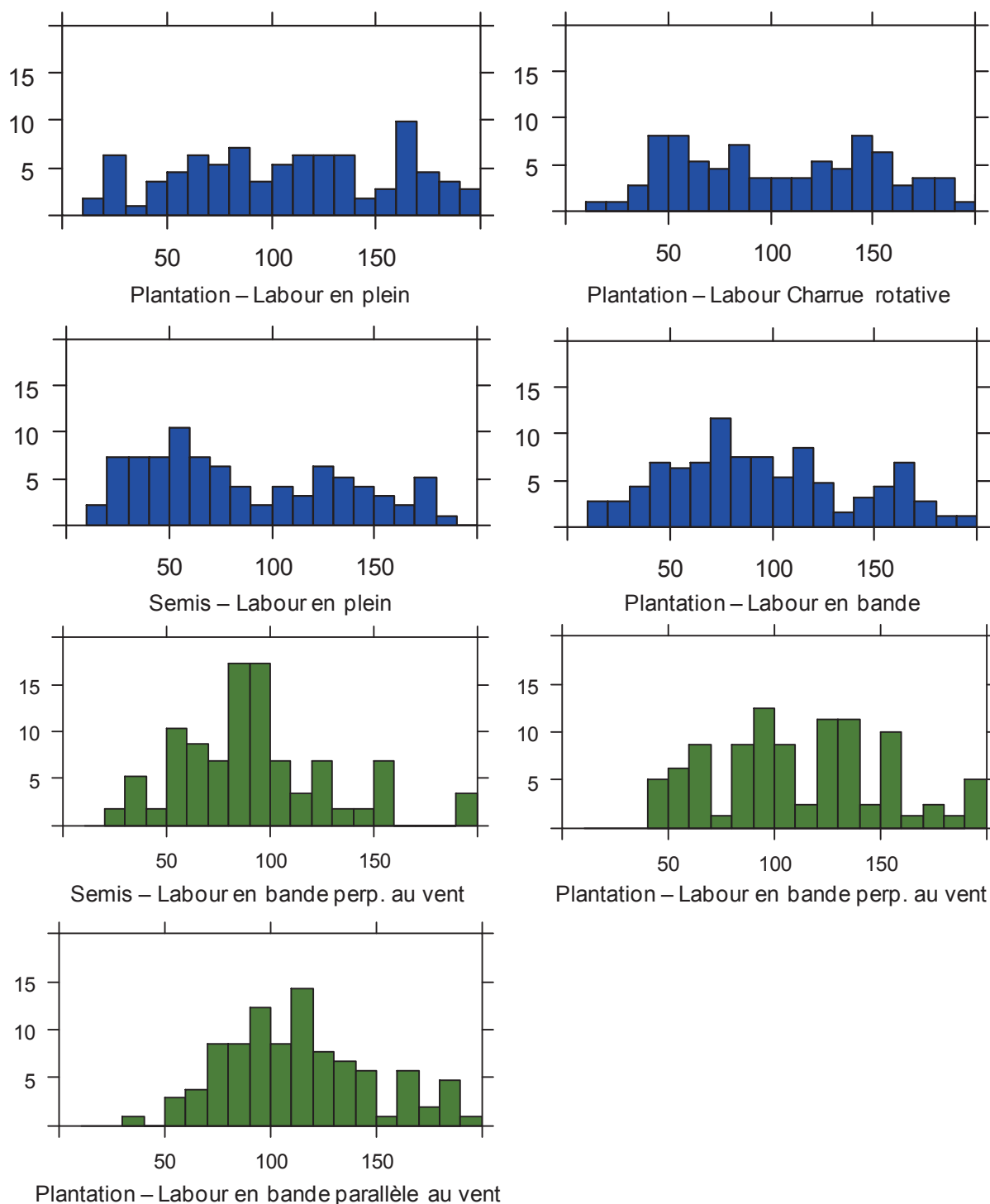


Fig. 9 Pourcentage du nombre de réitérations et blessures autour des arbres selon leur distance radiale au centre de l'arbre. En bleu : parcelles de Nezer, en vert : parcelles de Solférino.

Nombre moyen de racines issu de réitérations et perte de CSA et de rigidité en flexion à la suite de ces réitérations

Le nombre de racines, y compris les racines fines, après une réitération, était de l'ordre de 2 pour 41% des réitérations et 3 pour 18% des réitérations pour des arbres de 12-13 ans (Fig. 10).

La perte de surface en section (CSA) des traçantes dues à une réitération a été calculée pour deux classes de diamètre. Pour des racines dont le diamètre avant la réitération était inférieure à 1.5 cm, le mode de la perte de CSA était de 6% alors que pour des racines dont le diamètre avant la réitération était supérieure à 1.5 cm, le mode de la perte de CSA était de 14%. Pour la rigidité en flexion, pour des racines dont le diamètre avant la réitération était inférieure à 1.5 cm, le mode de la perte de rigidité était de 81% et pour des racines dont le diamètre avant la réitération était supérieure à 1.5 cm, le mode de la perte de rigidité était de 68%.

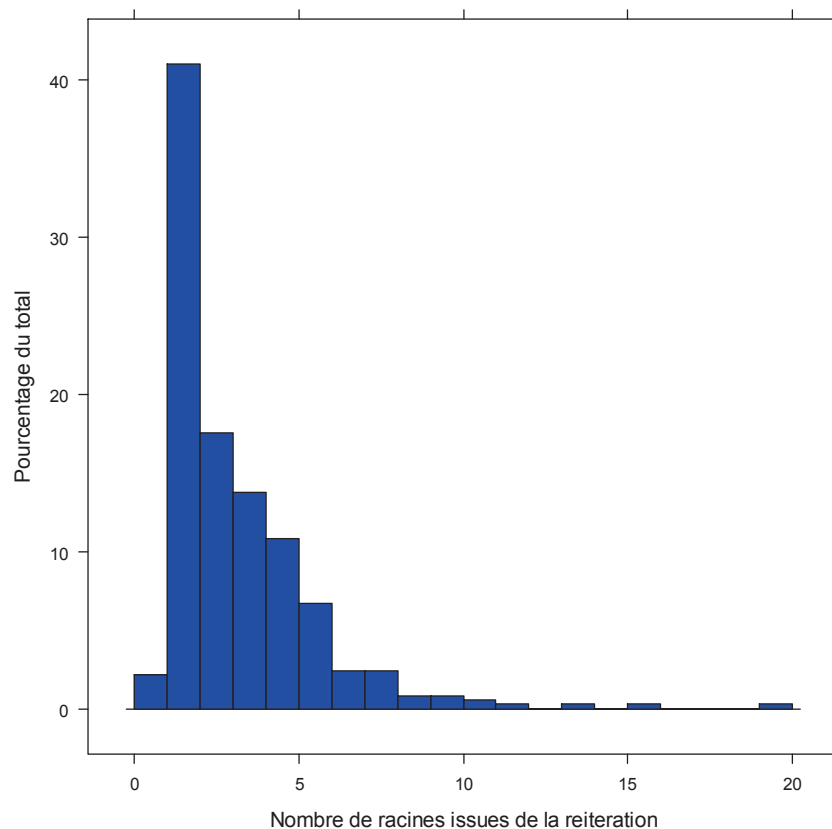


Fig. 10 Nombre de racines qui régénèrent à la suite d'une réitération (%). 371 réitérations sur les racines traçantes des 48 arbres de Nezer.

Nombre et localisation des pivots secondaires

La plupart des pivots secondaires mesurés se situaient entre 0 et 60 cm de chaque côté de l'arbre avec un nombre moyen de 2 pivots secondaires tous les 20 cm. Les 3 parcelles de labour en bandes avaient plutôt en moyenne un pivot secondaire tous

les 20 cm quelle que soit la parcelle, mais seulement les gros pivots y ont été mesurés (Fig. 11). Les pivots étaient répartis tout autour et proche de l'arbre, alignés sur les racines traçantes pour tous les labours (Fig. 12).

Dans les quarante premiers centimètres de la plantation de 5 ans, il y avait moitié moins de pivots secondaires dans la descente vers la cale de labour (à droite - Fig. 11) que coté enrayure. Aucun véritable agencement en fonction de la microtopographie n'a l'air visible, la dérayure se situant sur la droite du graphique (Fig. 12).

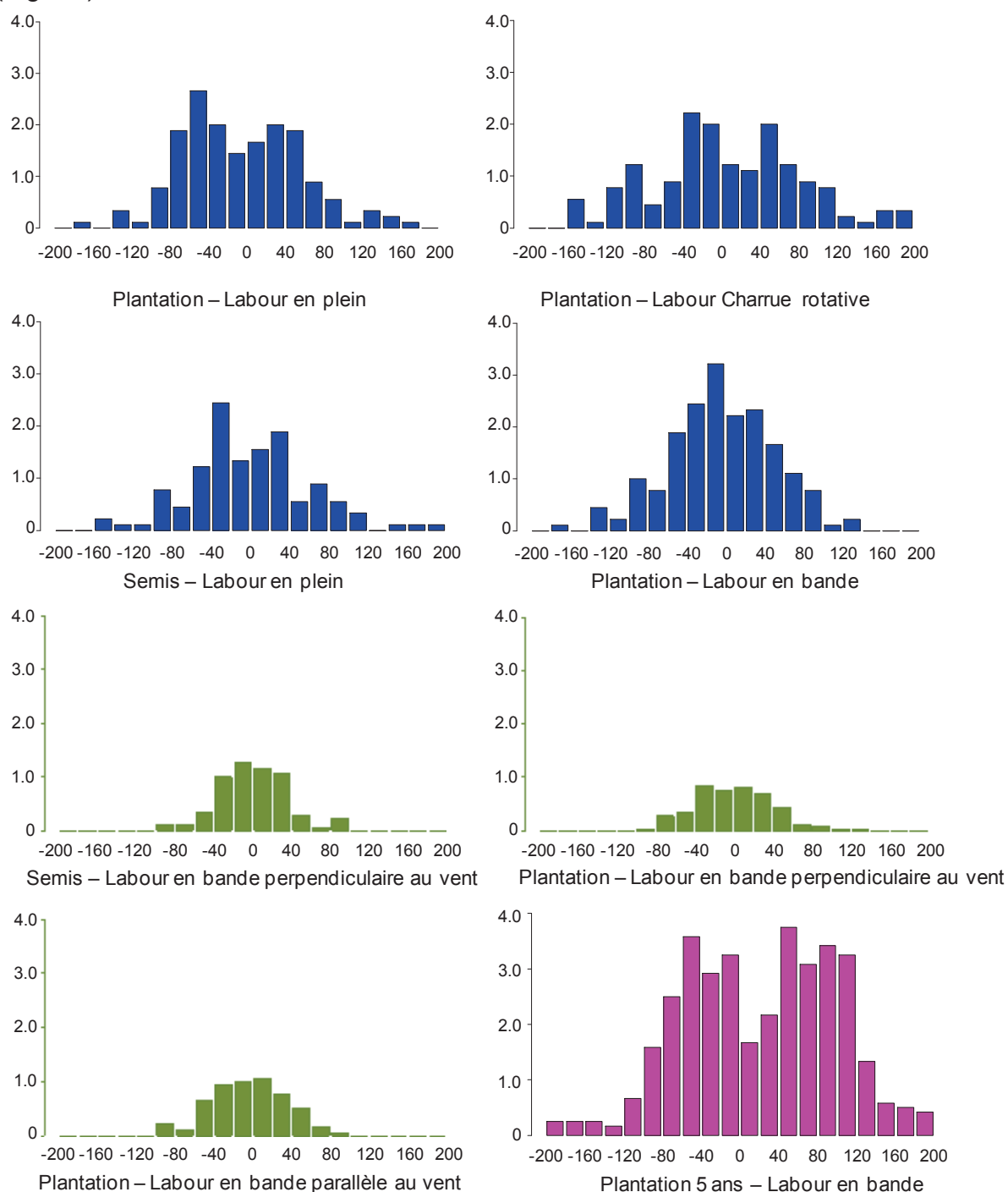


Fig. 11 Répartition des pivots secondaires sur les racines traçantes sur l'axe perpendiculaire à la ligne de plantation par parcelle : nombre moyen par arbre. L'axe des abscisses représente la distance à l'arbre (en cm), chaque barre, le nombre de pivots secondaires tous les 20 cm. En bleu : parcelles de Nezer, en vert : parcelles

de Solférino, en rose : parcelle de St Jean d'Ilac.

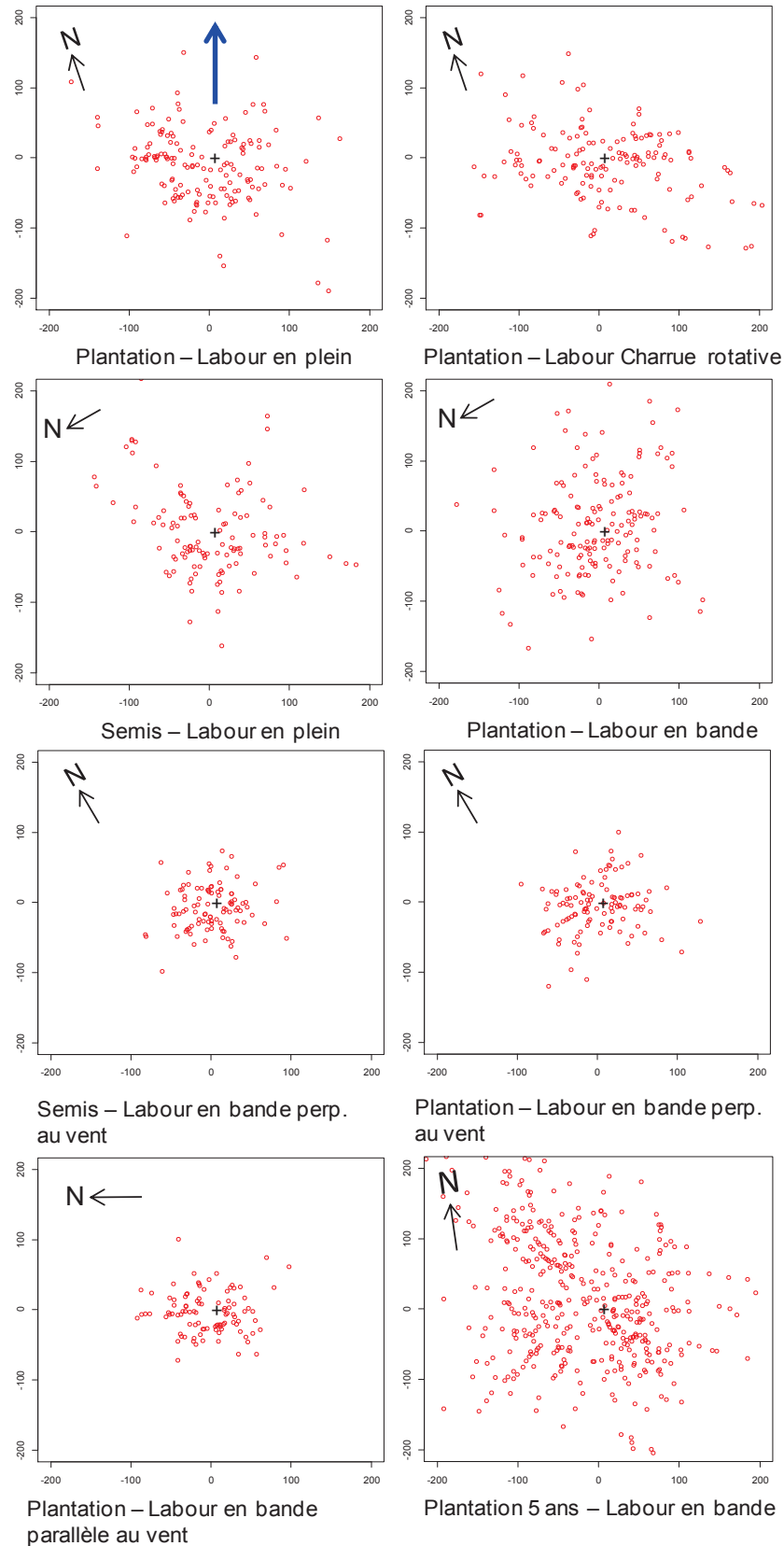


Fig. 12 Localisation 2D des pivots secondaires sur les racines traçantes par parcelle. La flèche bleue correspond à la direction des lignes. Axes X et Y : distance en cm par rapport à l'arbre, la croix noire au centre correspond au centre du collet de l'arbre. Effectif : 9 arbres pour les 4 premiers labours et 18, 25 et 18 arbres respectivement pour les 3 suivants et 12 arbres pour la parcelle de Saint-Jean-d'Ilac.

Discussion

Quel que soit le mode de travail du sol, lorsque les pins ont atteint une dizaine de mètres de haut, la souche se trouve sur un petit monticule de 40 cm de large et 5 cm de haut. Ceci est dû à l'apport de bois de racines dans le sol par la croissance des racines et au tassement du sol dans l'interligne par le passage des engins. Si l'on ne tient pas compte de ce petit monticule, dans le labour en bande, la dérayure a une profondeur moyenne de 12 cm. Le comblement naturel et celui dû à la "reprise" par le rouleau landais sont donc relativement efficaces puisque, à l'origine, la dérayure peut atteindre 40 cm de profondeur. Il est à noter qu'à Nezer la variabilité de la hauteur du sol est deux fois supérieure pour le labour en bande comparée aux deux autres méthodes de travail du sol. Ceci est dû en partie à la présence de quelques petites lagunes dans ce labour en bande.

Les racines traçantes ont une élongation extrêmement rapide (1,5 m/an) et suivent le niveau du sol à environ 8 cm de profondeur, quelle que soit la microtopographie observée. Pour le labour en bandes, le niveau du sol autour de l'arbre varie fortement. Dans ce cas, après avoir franchi la cale de labour, les racines remontent et se retrouvent en moyenne à 20 cm de profondeur avant de retrouver la même profondeur que les autres labours. Si l'on se base sur les résultats de Saint-Jean-d'Illac, il y a une forte variabilité du positionnement de cette remontée, elle peut être très rapide ou beaucoup plus lente. L'angle de remontée observé par Coutts and Nicoll (1991) dans des plantes en pot est proche de 30°, mais dans cette expérience les racines traçantes avaient tendance à pousser à moins d'1 cm de la surface du sol. Le microrelief, la variabilité de compaction du sol et de distribution de la végétation adventive, créés par le travail du sol ne semblent avoir aucun impact sur l'architecture racinaire du pin maritime, à part la variation d'altitude pour les racines traçantes. Le principal tropisme déterminant la direction de croissance de ces racines semble être de suivre la surface du sol à quelques centimètres de profondeur.

Le nombre de réitérations pour les arbres de la parcelle où la "landaise" n'est pas passée (parcelle Saint-Jean-d'Illac de 5 ans) confirme l'influence de cet outil sur le nombre de blessures et de réitérations par rapport à une situation sans perturbation due aux entretiens (Danjon et al. 1999) : 2 réitérations par arbre et pas de distribution particulière de ces réitérations. Les réitérations n'apparaissent donc pratiquement pas spontanément chez le pin maritime dans le massif Landais, quand elles sont nombreuses, elles sont clairement liées au passage du rouleau landais. La variation du niveau d'endommagement dans le cas du labour en bande atteint un facteur 10. Il est sans doute lié à la fréquence du passage du rouleau, à l'âge de passage mais aussi au chargement du rouleau, indication que nous n'avons pas pu obtenir des gestionnaires.

Les endommagements de racines sont surtout situés au niveau de la dérayure et de l'enrayure de l'autre côté à une distance comprise entre 60 et 100 cm du centre du collet de l'arbre. Le terrain n'est pas homogène, la "landaise" écrase à dessein le microrelief, et les lames de l'outil pénètrent donc sans doute plus profondément par endroits. Ces différentes parcelles permettent de voir qu'une partie de ces blessures

sont localisées au pied de l'arbre. La "landaise" est donc moins facilement maniable au vu de ces nombreuses blessures au niveau du collet des arbres du labour en bande de Nezer. Ce nombre impressionnant de blessures peut être un cas isolé (problème de maniement du tracteur au moment du passage, rouleaux trop lourds) car les parcelles issues de labour en bande de Solférino sur lesquelles la landaise est passée de 2 à 3 fois selon la parcelle ne présentaient pas de blessures directement sur le tronc et de façon générale présentent un nombre de réitérations bien inférieur au labour en bande de Nezer. Les systèmes racinaires issus des labours en plein présentent quand même également des blessures et réitérations. Dans ces types de labour, la microtopographie peut être chahutée par endroits, notamment s'il y a une présence de souche ou d'autres obstacles.

Juste après un labour en bandes, la cale de labour atteint une profondeur de l'ordre de 40 cm. Treize ans après, elle a été largement comblée, sa profondeur n'est plus que d'une douzaine de centimètres. L'une des fonctions attribuées au rouleau landais est la "reprise", du labour, c'est à dire un nivellement. Au vu de la vitesse de croissance longitudinale des racines traçantes, même une reprise après une saison de végétation est susceptible de sectionner des racines. Le manuel de l'ONF (2013) recommande justement de ne pas pratiquer de "reprise". Les passages ultérieurs d'engins sont cependant gênés si la dérayure n'est pas rebouchée, ou si elle reste trop profonde. Pour éviter les réitérations, il faudrait donc sans doute prévoir un passage avant la deuxième année suivant la plantation. Les entretiens ultérieurs seraient réalisés avec des rouleaux moins lourds. Un outil, plus coûteux, est maintenant recommandé par l'ONF pour les entretiens. Il s'agit d'un broyeur (gyrobroyeur ou rotobroyeur) ne broyant que les parties aériennes (Direction Territoriale Sud-Ouest - Agence Landes Nord-Aquitaine 2013). Néanmoins, la repousse de la végétation herbacée est plus rapide avec cette dernière méthode. Au vu de la variabilité des endommagements dus au rouleau landais dans les 7 parcelles de 13 ans étudiées, il semblerait possible de passer le rouleau landais en endommageant peu les racines, ce qui est intéressant d'un point de vue économique, car le rouleau landais est un outil peu coûteux en utilisation et très polyvalent.

Le passage d'une landaise légère en tonnage (moins de 700 kg) conseillé par la Direction Territoriale Sud-Ouest de l'ONF - Agence Landes Nord-Aquitaine (2013) pourrait être une alternative. En effet, le nombre de réitérations dues au rouleau landais dans notre échantillonnage était très variable. Mais nous n'avons pas d'indication précise sur le chargement des rouleaux et sur leur pénétration dans le sol au moment de chaque passage.

D'après le constructeur, les rouleaux landais utilisés dans les landes ont pour rôle de couper la végétation (tige et une partie des racines) et d'"aérer le sol" à une profondeur constante avec la possibilité de faire varier le poids du rouleau landais (de 1000 à 8000 kg – www.menard-darriet-cullerier.com). Ainsi en aérant le sol, le rouleau landais s'enfonce et doit couper inévitablement et à différentes profondeurs selon le tonnage les racines de surface des pins.

A la suite de la majorité des réitérations observées, 2 racines se sont formées. La force maximale en traction, proportionnelle à la somme des CSA n'a été diminuée de 1/10 alors que la rigidité en flexion était réduite de 3/5. Coutts (1983) notait que la résistance totale était divisée par deux. Si les réitérations sont proches de l'arbre

comme c'est le cas pour le labour en bande de Nezer et si ces réitérations sont situées sous le vent, la rigidité en flexion des racines traçantes dans la ZRT sera fortement réduite, avec des conséquences importantes pour la stabilité, en particulier si le pivot des arbres est peu développé, ou à un stade de développement ultérieur quand la rigidité de la cage de racines devient un élément prépondérant de l'ancrage. Ainsi, afin de limiter les risques de perte de rigidité des racines traçantes à la suite de réitérations, il faudrait privilégier une plantation parallèle au vent. Si des réitérations endommagent les racines traçantes, elles endommageront les racines perpendiculaires au vent qui sont moins sollicitées lors de vents violents (Coutts, 1986 ; Danjon et al. 2005).

La localisation des pivots secondaires et leur nombre n'ont pas l'air d'être influencés par la cale de labour et la distribution des pivots secondaires qui formeront la future cage racinaire semble homogène autour des arbres. Il y aurait peut-être un peu moins de pivots secondaires émis lors de la descente des racines traçantes vers la cale de labour.

Le nombre de pivots secondaires plus important sur la parcelle de 5 ans est dû au fait que l'on a compté tous les pivots quelle que soit leur taille alors que seuls les pivots secondaires ayant acquis un certain diamètre ont été pris en compte sur les autres parcelles pour ne comptabiliser que les pivots secondaires qui permettront la formation de la future cage emprisonnant le sol. A cinq ans, nous ne pouvions pas les distinguer.

A part l'expérimentation de Saint-Jean d'Illac, les autres expérimentations n'étaient pas prévues dans le but d'examiner la trajectoire des racines traçantes en fonction de la microtopographie. Ce genre d'étude ne peut être fait avec précision que par une numérisation des racines in situ. Nos observations ont été effectuées sur des parcelles de gestion, sans que des informations précises sur les entretiens (poids du rouleau, taille des lames...) soient disponibles. Cette étude nous a donné de premiers éléments sur l'effet de la microtopographie sur la croissance des racines et l'effet du rouleau landais sur l'architecture des systèmes racinaire. Une étude plus précise sur ces sujets ne pourra être réalisée que par des expérimentations contrôlées dédiées à ces sujets.

Bibliographie

- Atger C (1992) Essai sur l'architecture des arbres. 287 pp.
- Atger C, Edelin C (1994a) Premières données sur l'architecture comparée des systèmes racinaires et caulinaires. *Can J Bot* 72:963–975.
- Atger C, Edelin C (1995) A case of sympodial branching based on-ground endogenous determinism in root-system - *Plantanus hybrida* Brot. *Acta Bot Gall* 142:23–30.
- Atger C, Edelin C (1994b) Stratégie d'occupation du milieu souterrain par les systèmes racinaires des arbres. *Rev d'Ecologie (Terre vie)* 49:343–356.
- Burbidge NT (1936) Root development in *Pinus pinaster* and the seasonal variation of its mycorrhizae. *Aust For* 10:32–40.
- Collet C, Löff M, Pagès L (2006) Root System Development of Oak Seedlings Analysed using an Architectural Model. Effects of Competition with Grass. *Plant Soil* 279:367–383. doi: 10.1007/s11104-005-2419-9
- Coutts MP (1983) Development of the Structural Root System of Sitka Spruce. *Forestry* 56:1–16. doi: 10.1093/forestry/56.1.1
- Coutts MP (1986) Components of tree stability in sitka spruce on peaty gley soil. *Forestry* 59:173–197.
- Coutts MP (1989) Factors affecting the direction of growth of tree roots. *Ann des Sci For* 46:277s–287s. doi: 10.1051/forest:19890565
- Coutts MP, Nicoll BC (1991) Orientation of the lateral roots of trees. I. Upward growth of surface roots and deflection near the soil surface. *New Phytol* 119:227–234. doi: 10.1111/j.1469-8137.1991.tb01025.x
- Crook MJ, Ennos AR (1996) The anchorage mechanics of deep rooted larch, *Larix europea* x *L-japonica*. *J Exp Bot* 47:1509–1517.
- Danjon F, Bert D, Godin C, Trichet P (1999) Structural root architecture of 5-year-old *Pinus pinaster* measured by 3D digitising and analysed with AMAPmod. *Plant Soil* 217:49–63. doi: 10.1023/A:1004686119796
- Danjon F, Fourcaud T, Bert D (2005) Root architecture and wind-firmness of mature *Pinus pinaster*. *New Phytol* 168:387–400. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01497.x
- Deans JD, Ford ED (1983) Modeling Root Structure and Stability. *Plant Soil* 71:189–195. doi: 10.1007/BF02182654
- Direction Territoriale Sud-Ouest - Agence Landes Nord-Aquitaine (2013) Itinéraires techniques de travaux sylvicoles - Plateau landais, pin maritime des landes. 137 p.
- Doussan C, Pagès L, Pierret A (2003) Soil exploration and resource acquisition by plant roots: an architectural and modelling point of view. *Agronomie* 23:419–431. doi: 10.1051/agro:2003027
- Dupuy L, Fourcaud T, Stokes a. (2005) A numerical investigation into factors affecting the anchorage of roots in tension. *Eur J Soil Sci* 56:319–327. doi: 10.1111/j.1365-2389.2004.00666.x
- Henderson R, Ford ED, Renshaw E, Deans JD (1983) Morphology of the Structural Root System of Sitka Spruce 1. Analysis and Quantitative Description. *Forestry* 56:121–135. doi: 10.1093/forestry/56.2.121

- Di Iorio A, Lasserre B, Petrozzi L, et al. (2008) Adaptive longitudinal growth of first-order lateral roots of a woody species (*Spartium junceum*) to slope and different soil conditions—upward growth of surface roots. *Environ Exp Bot* 63:207–215. doi: 10.1016/j.envexpbot.2007.10.022
- Krause C, Morin H (2005) Adventive-root development in mature black spruce and balsam fir in the boreal forests of Quebec, Canada. *Can J For Res* 35:2642–2654. doi: 10.1139/x05-171
- Lyford W (1980) Development of the root system of northern red oak (*Quercus rubra* L.). *Harvard For Pap* 21:1–31.
- Mason EG (1985) Causes of juvenile instability of *Pinus radiata* in New Zealand. *New Zeal J For Sci* 15:263–280.
- Thiébeau P, Millon F, Beaudoin N (2011) Conception d'un aspérimètre pour mesures aux champs. *Cah Tech Inra* 72:37–58.
- Vercambre G, Pagès L, Doussan C, Habib R (2003) Architectural analysis and synthesis of the plum tree root system in an orchard using a quantitative modelling approach. *Plant Soil* 251:1–11. doi: 10.1023/A:1022961513239
- Wilson BF (1975) Distribution of secondary thickening in tree root systems. In: Torry JG, Clarkson DT (eds) *Dev. Funct. Roots*. Academic Press, London, pp 197–219
- Wilson BF (1970) Evidence for injury as a cause of tree root branching. *Can J Bot* 48:1497–1498. doi: 10.1139/b70-225
- Zobel RW, Waisel Y (2010) A plant root system architectural taxonomy: A framework for root nomenclature. *Plant Biosyst* 144:507–512. doi: 10.1080/11263501003764483

Chapitre 5

V. Root system structure in planted maritime pine and resilience to disturbances

Antoine Danquechin Dorval¹², Céline Meredieu¹², Frédéric Danjon¹²

¹ INRA, UMR1202 BIOGECO, F-33610 Cestas, France

² Univ. Bordeaux, BIOGECO, UMR 1202, F-33615 Pessac, France

(Draft to be submitted)



3-year-old P. pinaster saplings in a full ploughing stand
Picture taken in February 2013 by Antoine Danquechin Dorval

Abstract

(1) The research conducted, including the rationale

Container plantation is a widespread propagation technique for woody plants. Container-grown seedling and plantation can heavily perturb root architecture and thus modify anchorage. However no extensive study of this phenomenon is available.

(2) Methods

We measured 3D coarse root architecture of 300 3-5-year-old planted or seeded *P. pinaster* saplings. We set up and used an original architectural analysis to determine if root deformations result from container growth or planting procedures and to examine the relationships between root deformations, root architecture and potential stability.

(3) Key results

Deformations due to planting are located within 5.5 cm radial distance from the first order root. 20% of taproot loose gravitropism when maintained in horizontal position, 50% of shallow roots loose plagiogravitropism when maintained in a vertical position. Despite large deformations, shallow roots circular distribution was only influenced by the percentage of shallow roots growing as oblique roots or sinkers.

(4) The main conclusion, including key points of discussion.

Trees could generally regenerate a long vertical taproot thanks to a strong gravitropism. Root deformations did not cluster the shallow roots. Tropism control was much stronger in the taproot than in laterals. Proportion of trees with a desirable architecture in relation to stability varied from 30 to 60% from one stand to another but could not be related to planting quality, understorey or tillage type.

Introduction

The main functions of root systems are anchorage to the ground, absorption of water and nutrients, storage of nutrients, vegetative reproduction and interface with symbionts. Plant root systems are largely structured in root types with specific tropisms, growth rates, branching patterns and tapering (e.g. Lynch 1995; Collet et al. 2006; Danjon et al. 2013a). This large differentiation allows plant root system to fulfil the main functions with a minimum allocation of biomass, within the limits set by the architectural model of the species, physical properties of the soil and the distribution of water and nutrients (Malamy 2005).

Around the world, many plants grown for food or raw materials production or for ornamental or ecosystem services are grown in nurseries before planting in fields. Transportation to the field and planting can only be performed with root systems of small size (Harrington et al. 1989). As the cost of tree plantation has to be necessarily low, seedlings or cuttings have to be heavily constrained in small containers, and young plants in containers or bare root have to be heavily pruned before leaving the nursery. Accordingly, the planting hole can be small and can be open with a planting gun. These processes can largely alter root architecture (Harrington and Howell 1998). Moreover, the geometric positioning of roots resulting from plantation could be an additional heavy perturbation of root architecture. However, the root systems of forest trees should have an appropriate architecture to ensure their primary function throughout their life: anchorage. Trees have a high probability to be faced to a major storm once in their life, while trees are often grown in poor and shallow soils. Storms are the main cause of wood loss from biotic or abiotic factors in European forests and anchorage failure is there the main mode of failure due to wind (Schelhaas 2008).

An asymmetrical structure of shallow roots or a poorly developed or non-vertical taproot can significantly reduce tree stability (Coutts et al. 1999; Danjon et al. 1999b; Krause et al. 2014). Many studies have described different root deformations on the taproot and on the roots branching from the stump in seedlings grown in container such as coiled/spiraled roots, J- or L-shaped roots or seedlings without a taproot (Greene 1978; McMinn 1978; Sutton 1978; Burdett et al. 1986; Sundström and Keane 1999; Ortega et al. 2006; Robert and Lindgren 2006). This led to a shallow root distribution neither circular nor homogeneous (Halter et al. 1993; Lindström and Rune 1999). Former containers were designed as closed wall cylinders and induced heavy spiralling along the walls, resulting in bad taproot development and a heterogeneous shallow root distribution (Halter et al. 1993; Ortega et al. 2006). Spiralling cannot take place the more and more used turf plugs or vertically grooved and gridded containers where roots are either air-pruned or pruned before planting (Ortega et al. 2006). However, in vertically grooved containers, the growth of shallow horizontal roots can be deflected downwards.

According to Burdett et al. (1986), Harrington et al. (1989), Lindström and Rune (1999) and Plourde et al. (2009), seeded or natural regenerated trees had lower deformation rates and a more homogeneous shallow root circular distribution than planted trees.

The growth direction of roots depends from different tropism (e.g. gravitropism, hydrotropism, phototropism...) and environmental factors (Riedacker 1978;

Nakamoto 1994; Riedacker et al. 1982; Coutts 1989). Orthogravitropism of tap root is difficult to alter; other tropisms may be lost more easily (Riedacker et al. 1982). A *Populus* horizontal or oblique root deviated by an obstacle will get back to its primitive trajectory if the obstacle was smaller than 6 cm (Riedacker 1978).

Above-mentioned comparisons between root systems from several regeneration methods were generally made using qualitative assessments through indexes. Chavasse (1978) and Robert and Lindgren (2006) used deformation indexes for specific types of deformation (taproot, J-root, spiral root...). Mason (1985), Gautam et al. (1999) and Toral et al. (2011) used indexes for taproot morphology and shallow root distribution. We could not find any study providing an in-depth description of root deformations and relationship with resulting root architecture. Methods to perform a complete 3D digitizing of root system architecture and an architectural analysis assessing characteristics and distribution by root type are now available (Danjon et al. 2005; Danjon et al. 2013a).

The Landes de Gascogne forest is an intensively managed *Pinus pinaster* Ait. forest that covers around 1 million hectares in South-West France. Reforestation were made after a clear cut followed by a strip or a full ploughing and then by plantation with genetically improved seedlings (90% reforestation of Landes de Gascogne forest; 44 millions of seedling planted in 2013 - Bulletin officiel du ministère de l'Agriculture DGPAAT/SDFB/2014-189). The two types of ploughing result in different soil microtopography and do not provide the same understorey control and thus could impact the development of root systems. Pines do not produce or regenerate spontaneously new structural roots on the framework of original roots (Atger and Edelin 1994). Therefore, the framework of coarse roots grown in the first years in the field will form the central part of the root system of the mature tree, only changed by secondary growth and by mortality.

Architectural pattern of root systems of *P. pinaster* is stable, developing a sinker root system even when grown from cuttings (Khuder et al. 2007). Provenances from dry places grow a smaller taproot and provenances from windy locations generally grow a strong and unique taproot (Danjon et al. 2009).

The objectives of this study were to characterize at a larger scale planting practices, root deformations and altered root end positioning which could occur in the nursery or at plantation in *P. pinaster* and to examine the resulting root architecture. We hypothesized that container growth and planting altered the tropism of a substantial proportion of roots and that root deformations resulted in an uneven circular distribution of shallow roots.

Material and Methods

In march 2013, we sampled 15 stands aged 3-5 years old from the seed, regenerated by planting on former *P. pinaster* stands clearcuts in the property of “Caisse des Dépôts et Consignations” in the central part of the Landes de Gascogne forest (Table 1). Mean annual rainfall is 950 mm and mean annual temperature is 13.8°C (Météo France – 1981-2010). Prevailing winds are from the West (Stokes 1999). The last major storm hit the forest in january 2009. The soil is a hydromorphic or medium-humid humic spodosol that has developed on a Quaternary Era aeolian sandy deposit. In these soils, no stones are found, however a discontinuous hard pan layer is found at 40-100 cm depth. The water table can reach the soil level in wet winters and sinks around 2 m deep in late summer. Tillage was made either by full ploughing or by 1.2 m large strip ploughing, leaving a 35 cm deep and 35 cm wide ditch approximately 1 m from the tree line. Working depth was approximately 35 cm. On sandy soil, tillage is not used to loosen the soil but to control vegetation and to be able to push easily the planting stick into the soil. The ploughed zone was packed on the tree line with a roller fitted with perpendicular 10 cm wide cutters (“rouleau landais”). Saplings were planted manually using a planting stick as 1-year old seedling grown in 110 cm³ gridded, vertically grooved containers, whose size is 10 cm high and 4 cm width (“Forelite” 110cm³ produced by CAFSA – Fig. 1). The statutory height of seedling is comprised between 6 cm and 3 times the container height (JORF n°0289 du 12 décembre 2012 page 19407). All seeds were from genetically improved seed orchards, after plus tree selection in the local population and two generation of population improvement based on height and stem straightness measurement at 10 years in progeny tests (Alazard and Raffin 2002). The furrow of two strip stands (14 and 15) was filled up with a disk during ploughing. However, their furrow depth was not different from the depth of the other strip ploughed stands and these stands were therefore pooled to the strip ploughing stands.

As control treatment for root deformations due to regeneration methods, some variables were computed in three additional seeded stands (Table 1 and Fig. 1):

- two naturally regenerated stands (stands 17 and 19) grown in partly windthrow stands with many woody debris resulting in a perturbed microtopography and weeded with a “rouleau landais”. Genetic level is unimproved local provenance.
- 1-year-old trees from a direct seeded stand (stand 20) with the same genetic level than the planted trees.

Table 1. Characteristics of the eighteen stands. Different letters indicate significant differences using multiple comparison procedures. Stem length was tested among stands of the same age. The symbol * shows differences among plots within the stand, “\” when not available. strip fill.: filled up furrow.

Code Stand	Ploughing	Planting Season	Age	Inventoried trees	Stem length (cm)	Mortality (%)	Stem leaning (degrees)
Planted trees							
4	full	spring	3	75	96.0 ± 25.2 de	0.0	3.1 ± 5.1 efg
7	full	spring	3	75	122.6 ± 38.8 a	5.3	4.4 ± 6.2 def
8	full	spring	3	75	122.2 ± 29.6 ab	1.3	10.3 ± 8.0 ab
13	full	spring	3	75	88.2 ± 29.6 e	2.7	4.9 ± 8.9 ef
12	full	late spring	3	75	104.0 ± 49.2 bc	13.3	3.3 ± 7.0 fg
18	full	fall	3	75	91.9 ± 35.4 de	13.3	10.8 ± 15.1 cd
9	strip	spring	3	75	88.6 ± 28.7 e	5.3	5.1 ± 7.9 def
2	strip	fall	3	21	103.1 ± 29.1 cd	\	11.9 ± 12.9 a
3	strip	fall	3	75	100.7 ± 35.6 cd *	9.3	4.0 ± 5.2 def
10	strip	spring	4	75	134.7 ± 62.9 a	12.0	6.8 ± 9.9 cde
5	strip	late spring	4	75	127.9 ± 33.3 b *	9.3	4.0 ± 5.6 def
6	strip	winter	4	75	149.4 ± 43.3 a	5.3	5.7 ± 7.1 cde
1	strip	spring	5	21	156.9 ± 49.4 b	\	5.6 ± 4.9 bc
14	strip fill.	spring	5	75	179.5 ± 62.6 a *	6.7	2.9 ± 6.3 fg
15	strip fill.	spring	5	75	196.0 ± 56.7 a	1.3	1.9 ± 6.7 g
Seeded trees							
17	no	\	≈ 3	15	109.7 ± 34.6 c	\	0
19	no	\	≈ 5	14	182.9 ± 33.0 b	\	0
20	no	\	1	35	31.3 ± 8.9	\	0

In each stand, we selected randomly 3 plots, 5 lines x 5 trees wide, and located at more than 50 m from the edge of the stand. On 25 tree planting positions, we recorded tree status, stem length (cm), butt angle of lean between collar and the middle of the stem (BAL, in degrees, estimated by eye). On each line, we randomly selected one living tree for destructive measurements, in order to measure a total of 15 trees. In two stands (1 and 2 in Table 1), 21 trees were directly selected without measuring any other trees of the stand.

Bare soil surface and understorey species cover for 5 species or groups of species were assessed visually on a 4 x 4 m surface centred on each selected tree. The vegetation included *Molinia coerulea*, *Pteridium aquilinum*, *Phytolacca Americana*, *Ulex europaeus*, *Ericacea* spp and others. Additionally, in a 30 x 30 cm square centred on the tree, we assigned a *M. coerulea* coverage score ranging between 1 and 10.

We measured soil altitude from the collar perpendicular to the row each 20 cm on 2 m on each side of each selected tree. We measured collar diameter and diameter at the middle of the stem (because some trees were not 1.30 m high), to compute the stem volume. We placed a screw directed northward on each tree at the soil level to define the limit between shoots and roots.

The natural regenerations were grown under protection of older trees of the stand, and direct seeded trees were only one year old, therefore only deformation variables of naturally regenerated and direct seeded were used in this work.

We removed vegetation around sampled trees. Then, we uprooted the trees using hand tools including draining spades, trying to get all the shallow roots at least 50 cm radial distance from the stump and all the proximal vertical roots around the taproot. We brought the trees to the lab and performed a 3D digitizing of root system architecture according to Danjon et al. (1999) and Danjon and Reubens (2008). Each root axis was subdivided into segments defined as the root part between two measurement points chosen so as to describe direction or diameter changes. The assessment of root deformations required close measurements of root trajectories, therefore, when the root diameter seemed stable, it was not measured and was computed during analysis by linear interpolation. The architectural database comprised 12 000 root axes and 70 000 segments.

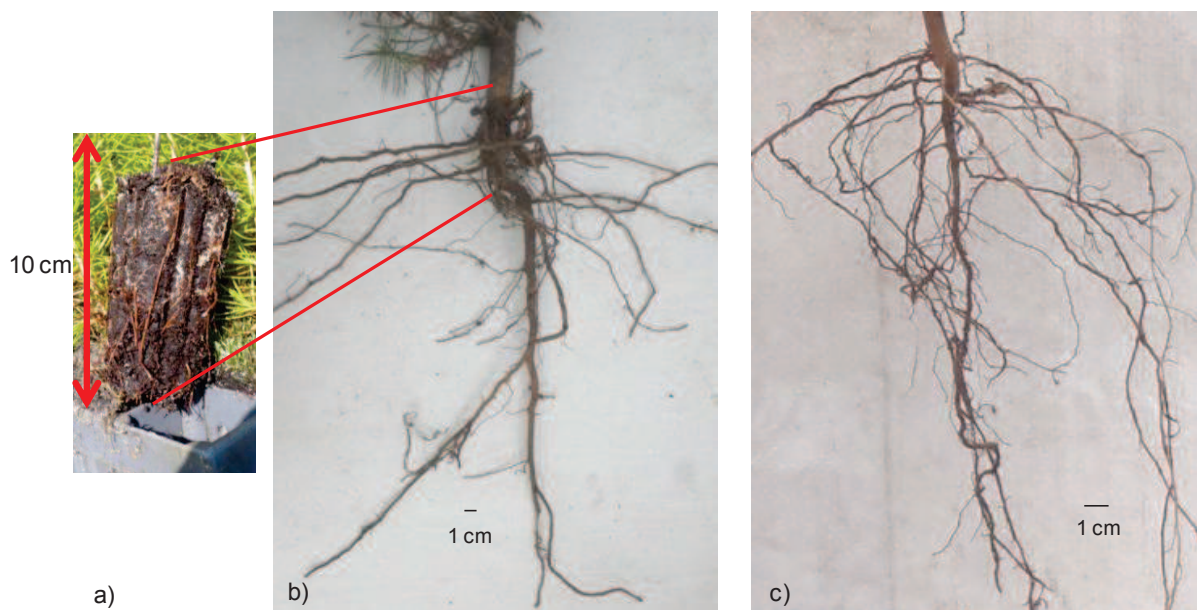


Fig. 1 a) Root system in the container b) Root system of a 3 year old planted tree c) Root system of a 2 year old seeded tree.

In the planted trees, after 3D digitizing, we divided each tree into four components: stem + stem needles; branches + needles; stump + taproot; other roots. All components were weighted fresh. In a subsample of four typical trees per stand, the components were oven-dried at 65° until obtaining a dry stable weight. Dry weights by component for all trees were computed from the fresh weight and from the mean water content of the 4 trees of the sub-sample. Root dry weight for each root segment class was then estimated from their relative volume in the corresponding component. An estimation of root volume loss for each root class was made according to Danjon et al. (2013a) and was added to the volume got by uprooting. Biomass loss was estimated from root density. To link potential resistance of roots to the force they have to withstand, we divided root biomass by aerial biomass. All in situ and ex-situ measurements for one stand required typically 6 men/day.

We performed a quantitative architectural analysis according to Danjon et al. (2005) and Danjon et al. (2013a), using AMAPmod (Godin et al. 1999) and R software (Ihaka and Gentleman 1996). We classified all axes and root segments into eight

classes (Fig. 2a, see Fig. 3 for root system variability). Root systems of *P. pinaster* saplings are mainly composed of a tap root and shallow roots branching from the stump. We considered stump and taproot segments as order 1 root (O1). This first order axis branched into second order roots and so on. The stump was defined as the thicker upper part of the first order root from which most of the second order roots branched. The taproot was defined as the largest root extending from the bottom of the stump. The ZRT is the shallow root section located within 2.5 x the collar diameter radial distance from the centre of the central axis of the first order root. Sinker roots were branched from shallow roots as third order roots or from stump and/or taproot as second order roots. We set the limits between horizontal, oblique and vertical roots to 30° and 60° towards the soil surface, respectively. Shallow roots were roots from arborescence branching from the stump. Deep roots are branching below 50 cm depth. Our uprooting method mainly catches the central part of the root system and not the distal part of the shallow roots nor the distal secondary sinkers which are thin and fragile. We therefore mainly studied the deformation and architecture of (1) the first order root axis, and of (2) the second order root axes branching from the stump and their reiterations, i.e. third order roots originating from injuries. The digitizing data gave us the root volume of each segment and root axis.

We assessed the planting depth of the plugs through the depth of the first root branching from the stump.

The first order root was divided in four sections according to their position after planting (Fig. 2a):

- (1) the above plug zone, between the actual soil surface and the first branching point
- (2) the plug zone; i.e. 7 cm length on the 1st order after the first branching point. We consider that this zone was straight and vertical in the nursery.
- (3) the below plug zone between 7 and 11 cm length from the first branching point. It is likely to correspond to the part of the first order root which was outside the plug at planting and which often was positioned in a non vertical position by planting
- (4) the distal zone, after 11 cm, which is likely to have grown after planting

Root deformations on the first and second order root axes were assessed by three types of variables (Fig. 2b):

- (1) tortuosity defined as the ratio between the root length between two points of a root divided by the direct distance between the two points.
- (2) directional deviation for second order roots only: absolute value of the directional deviation between the base of the root and the same root at a fixed radial distance [0-180°] (Nicoll et al. 2006). Sum of the absolute values of directional deviations of the corresponding segments [0°, no limit].
- (3) vertical deviation angle: for the first order root, it corresponds to the angle to the vertical direction and for second order roots it is defined by the angle to the soil surface between the root base and a given radial distance.

To assess shallow root deformations as a function of radial distance, two variables were computed above 20 cm depth in 1 cm long sections of all second order roots branching from the stump: (1) angle to soil surface (2) radial deviation, i.e. the absolute angle between azimuth of the position of the section and azimuth of the direction of the section. The second variable is zero when a segment has a radial

growth. The spatial distribution of post-traumatic reiteration was also studied.

Due to the secondary growth of the stump, the root deformations of laterals roots branching from the plug were progressively included in the stump. Root deformations due to container wall were included as soon as the collar diameter reached 4 cm which was the case for most 4 and 5 years old trees. The correlation between stump size and tortuosity reached - 0.49 (Supplementary Data 1). Therefore, only the 3-year-old trees were used for the deformations computations of second order roots. Lindström and Rune (1999) also observed that there were less deformations and root distribution differences between planted and seeded *Pinus sylvestris* trees at an intermediate stage than at the seedling stage.

We computed the percentage of roots branching from the stump which had a tortuosity greater than 30% and the percentage of these roots which had a radial deviation greater than 90°. We computed also the percentage of sinker and oblique roots branching from the stump. Finally, we computed the percentage of roots branching from the stump showing either a tortuosity greater than 30%, a directional deviation greater than 90° or classified as sinker or oblique roots.

Two mechanical parameters, maximum tensile load and flexural stiffness were calculated (1) for shallow roots at a given radial distance according to wind oriented sectors and (2) for the taproot complex (defined as the taproot and the sinkers around the taproot) at 10 cm depth, according to the second chapter. These parameters were examined as relative value, by dividing these values by the stem volume.

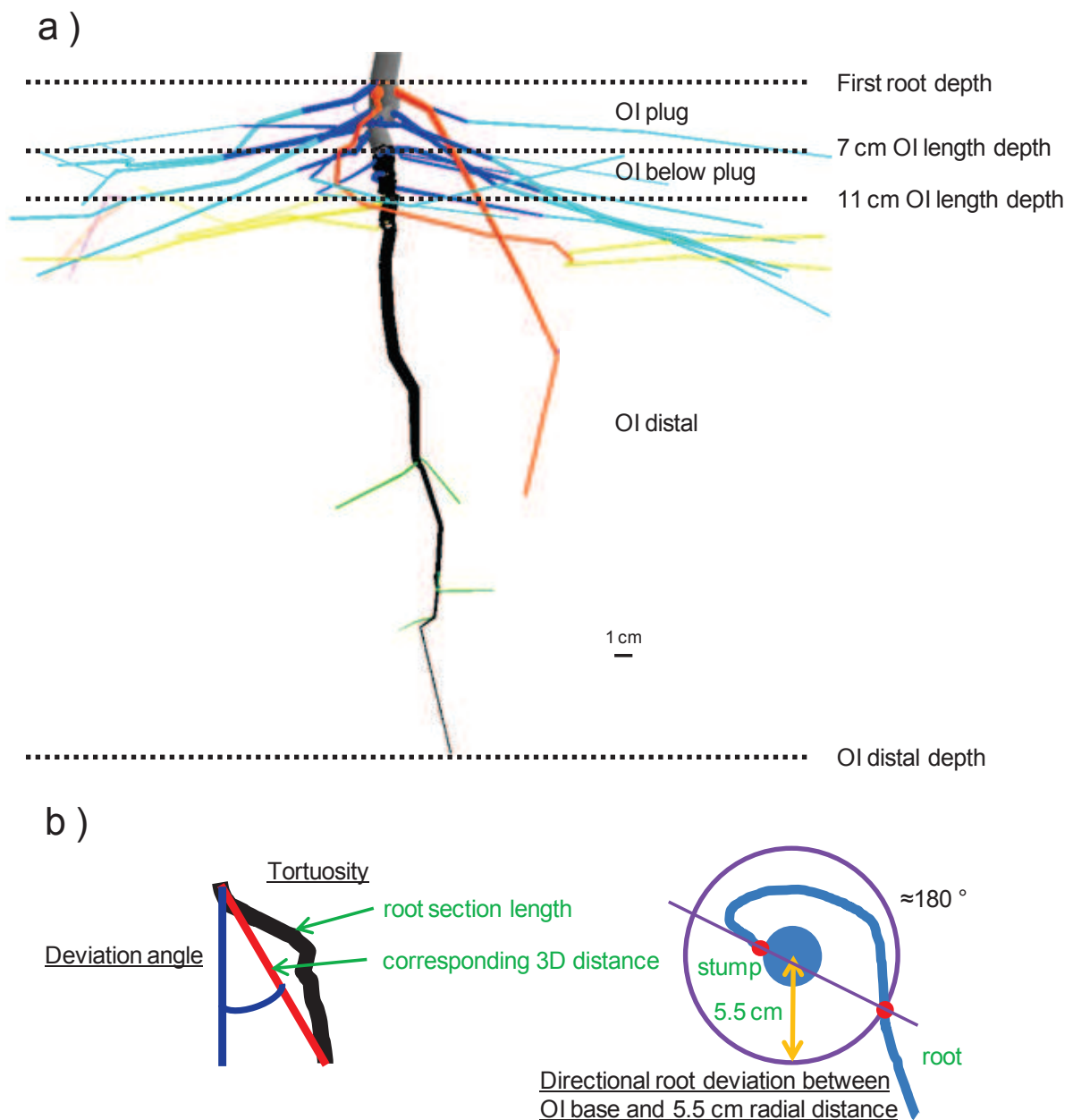


Fig. 2 a) Scheme of the eight compartments and spatial limits used to determine OI plug, below plug and distal zone. Segments were coloured according to their compartment: (1) stump in grey, (2) taproot in black, (3) zone of rapid taper (ZRT) of shallow roots in dark blue, (4) horizontal shallow roots beyond the ZRT in light blue, (5) sinkers in red, (6) intermediate depth horizontal roots in yellow, (7) deep roots in green, (8) oblique roots in orange. b) Deformation variables: tortuosity, deviation angle, directional root deviation between OI base and 5.5 cm radial distance.

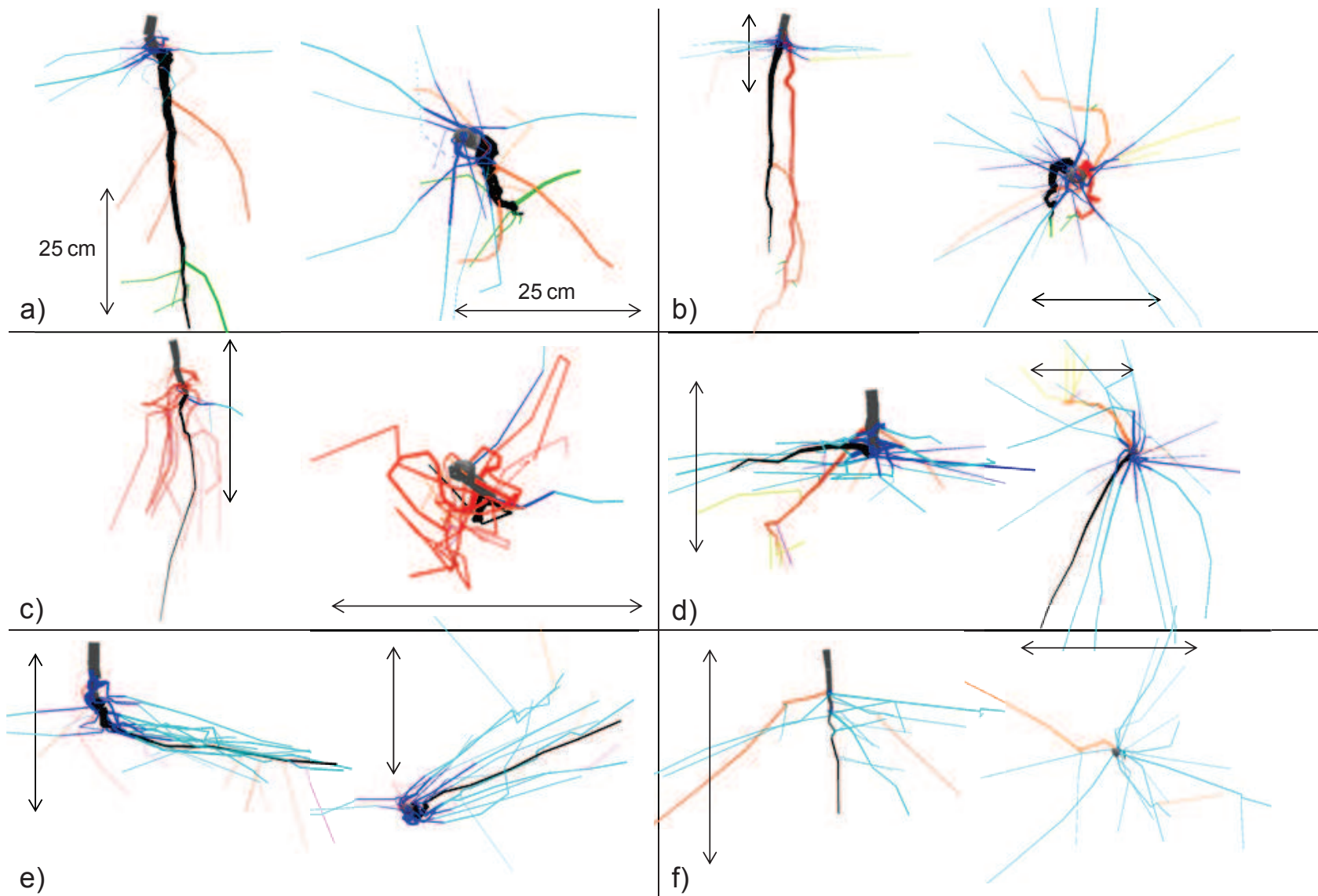


Fig. 3 3D reconstruction of 6 uncommon root systems. a) planted tree of stand 7, b) planted tree of stand 5, c) planted tree of stand 9, d) planted tree of stand 8, e) planted tree of stand 12, f) seeded tree. On the left: profile view and on the right: top view. Segments were coloured according to their compartment as in figure 2. Length of the arrow: 25 cm.

The largest angle between order II shallow roots (LABS) both windward and leeward was assessed at a 5.5 cm radial distance. The mean horizontal distance between the shallow roots branching from the stump at a radial of 10 cm was divided by the mean distance between shallow roots if regularly spaced. This theoretical distance was depended on the number of shallow roots per tree.

In the architectural scheme of *P. pinaster*, the first order root is positively gravitropic, and therefore grows straight vertically (Burbidge, 1936). Gravitropism loss of the 1st order root was assessed as the percentage of distal root with a vertical deviation larger than 30°. The difference between OI below plug vertical deviation and OI distal vertical deviation was also assessed. Shallow roots branching from the stump extend horizontally (Burbidge 1936). Orthogravitropism loss was assessed in the second order roots branching from the stump as the proportion of oblique or vertical root in the roots with a non horizontal growth direction for their first four cm.

A percentage of final crop trees (available for the final clear cut) was defined by a combination of different components for each tree (Table. 2):

- a LABS smaller than 120° (Nielsen, 1990),
- a relative taproot volume greater than 4% (see chapter 2)
- a deviation from vertical of the taproot smaller than 30° (oblique root was defined with an angle of 30°, Danjon et al. 2005)

It was also calculated for naturally regenerated and direct seeded trees (with an underestimated volume).

A nested anova was performed to test the tillage type effect and to assess a stand effect: linear model(variable ~ tillage/stand). Then, a one way anova per tillage type was computed with regeneration method as factor. We used the Tukey multiple comparison test to assess differences between planted stands. In the case of non-normal residuals, we transformed variables to obtain a normal distribution.

We carried out a principal component analysis (PCA) with 140 trees including only 3-year-old stands whether from strip and full ploughing. Six variables were used for the PCA: distal part vertical deviation (VertTap), relative volume of the taproot (RVTap), size of the largest angle between shallow roots (LABS), mean tortuosity between shallow order II roots (OIITort), mean below plug tortuosity (BelowPlugTort) and percentage of sinker and oblique roots branching from stump (PerSinkOblique).

Results

Inventory variables and biomass allocations

For 3-year-old saplings, full ploughing stands had greater proportion of bare soil than strip ploughing stands ($60 \pm 14\%$ vs. $42 \pm 19\%$, respectively).

They had less percentage of *M. coerulea* than strip ploughing stands ($17 \pm 16\%$ vs. $39 \pm 17\%$, respectively). *M. coerulea* coverage score was greater in strip ploughing stands than in full ploughing stands ($4.3 \pm 3.2\%$ vs. $2.5 \pm 3.2\%$, respectively, not shown).

Mean mortality was always lower than 14%, whatever the season of planting (Table 1). No correlations were found between the planting season and the mortality

at stand level (not shown). Two stands (12 and 18) showed a mortality larger than 10%. Most of the stems were straight, 3 stands had a mean stem leaning greater than 10° (2, 8 and 18).

30% of the planted trees showed a stem leaning exceeding 15° from the vertical, and could therefore be considered as toppled (Mason 1985). The 3-year-old trees on full ploughing stands 7 and 8 were taller than the other stands (122 cm) (Table 1).

A significant difference between plots intra-stand was found in three stands (3, 5 and 14) for stem length and aerial dry weight (not shown). No differences for biomass allocation between trees of different ages were found between stands of the same tillage treatment (Table 2 for the root: shoot ratio). Thus we have grouped stands by tillage treatment. Full ploughing stands had greater relative biomass on stump and shallow beyond ZRT compartments (10.9 and 7.8 vs. 9.8 and 6.7% respectively) but less relative biomass in ZRT and sinkers compartments than strip ploughing stands (3.2 and 1.5 vs. 3.7 and 1.9% respectively, Table. 3).

Table 2. Characteristics of the selected trees of the eighteen stands. Different letters indicate significant differences using multiple comparison procedures, “/” when not available. strip fill.: filled up furrow. Root: shoot ratio was computed including estimation of root lost per root segment class.

Code Stand	Ploughing	Age	Selected trees	Root:shoot ratio (%)	% of final crop trees
Planted trees					
4	full	3	15	24.0 ± 1.2 cd	0
7	full	3	15	30.3 ± 2.3 bc	66.7
8	full	3	15	21.7 ± 1.3 d	0
13	full	3	15	38.3 ± 1.8 a	53.3
12	full	3	15	27.1 ± 1.5 bcd	46.7
18	full	3	15	28.7 ± 1.8 bc	40.0
9	strip	3	15	24.3 ± 1.5 bcd	13.3
2	strip	3	21	28.7 ± 1.7 bc	38.1
3	strip	3	15	29.1 ± 0.9 bc	66.7
10	strip	4	15	28.9 ± 1.3 bc	53.3
5	strip	4	15	30.6 ± 1.4 bc	73.3
6	strip	4	15	28.1 ± 1.2 bcd	53.3
1	strip	5	21	21.4 ± 0.7 d	47.6
14	strip fill.	5	15	29.6 ± 1.3 bc	60.0
15	strip fill.	5	15	31.1 ± 1.1 b	73.3
Seeded trees					
17	no	≈ 3	15	/	46.7
19	no	≈ 5	14	/	42.9
20	no	1	35	/	67.8

Table 3. Root systems of sampled planted trees: statistical analyses of relative biomass i.e. root segment class dry weight divided by aerial dry weight (including estimation of lost roots) for each tillage in each compartment. Treatment mean \pm standard deviation. *P*-value columns contain the results of separate one-way stand nested ANOVA with the following factors: ploughing and stand nested in ploughing. Numbers of trees per tillage treatment are in brackets.

Variables	Unit	Planted		<i>P</i> value Ploughing	<i>P</i> value Ploughing :Stand	Stands with high values	Stands with low values
		Strip (147)	Full (89)				
Relative root dry weight of each compartment	%						
(1) Stump		9.8 \pm 3.0	10.9 \pm 3.8	0.018	<0.001	13, 18, 15	2, 4, 8, 1
(2) Taproot		3.2 \pm 2.4	3.2 \pm 2.7	0.604	<0.001	5, 13	9, 8, 4
(3) Shallow in ZRT		3.7 \pm 2.1	3.2 \pm 2.0	0.026	<0.001	15, 14, 6	5, 18, 9
(4) Shallow beyond ZRT		6.7 \pm 3.0	7.8 \pm 3.2	0.003	<0.001	13	18, 9, 14, 10, 5, 15, 1
(5) Intermediate depth		0.5 \pm 0.6	0.5 \pm 0.6	0.660	0.085		
(6) Sinkers		1.9 \pm 2.0	1.5 \pm 2.1	0.040	0.063		
(7) Oblique		2.1 \pm 2.2	2.0 \pm 2.2	0.735	0.214		
(8) Deep		0.1 \pm 0.2	0.0 \pm 0.2	0.953	0.006	5	9, 18, 4, 8
Total root system without stump		18.1 \pm 4.6	18.2 \pm 5.5	0.836	<0.001	13, 5, 7, 2, 3	1, 8
Total root system		27.9 \pm 6.2	29.1 \pm 8.0	0.277	<0.001	13, 15	4, 1

Variables for order 1 root

The mean first second order root branching depth reached 3.9 cm in seeded stands, 1 and 1.7 cm smaller than for the two planted treatments (Table 4). This first second order root branching depth was not correlated to stem leaning (cor.: 0.013). A high intra-stand variability was found for this variable in planted stands and a naturally regenerated stand (Stand 19, Fig. 4).

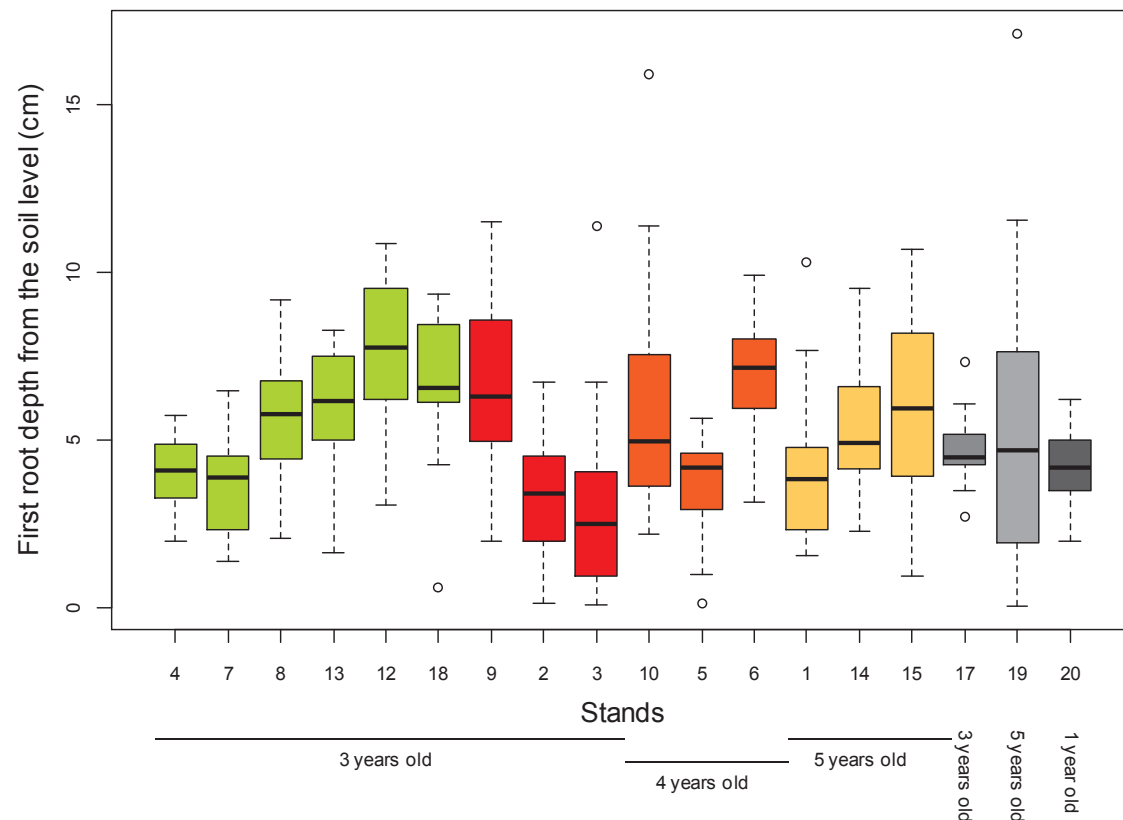


Fig. 4 Median and quartiles of the first root depth from soil level for each stand. In green: full ploughing stands, in shade of red: strip ploughing stands, in grey: naturally regenerated stands and direct seeded stand.

Only full ploughing stand 8 had a high plug tortuosity ($21.4 \pm 12.6\%$) and a large vertical deviation of below plug ($56.1 \pm 24.3\%$) and distal part ($47.8 \pm 28.7\%$) of OI root (see Fig. 5 and Fig. 3d for a poor stand 8 tree). Full ploughing stand 4 and naturally regenerated stand 19 had a high vertical deviation of distal part too, but a similar median than the others stands. Removing stand 8, the difference between tillage treatments for the plug tortuosity (P : 0.102) or the distal part vertical deviation (P : 0.281) was not longer significant, but the difference for the below plug vertical deviation remained (P : 0.029, Table 4).

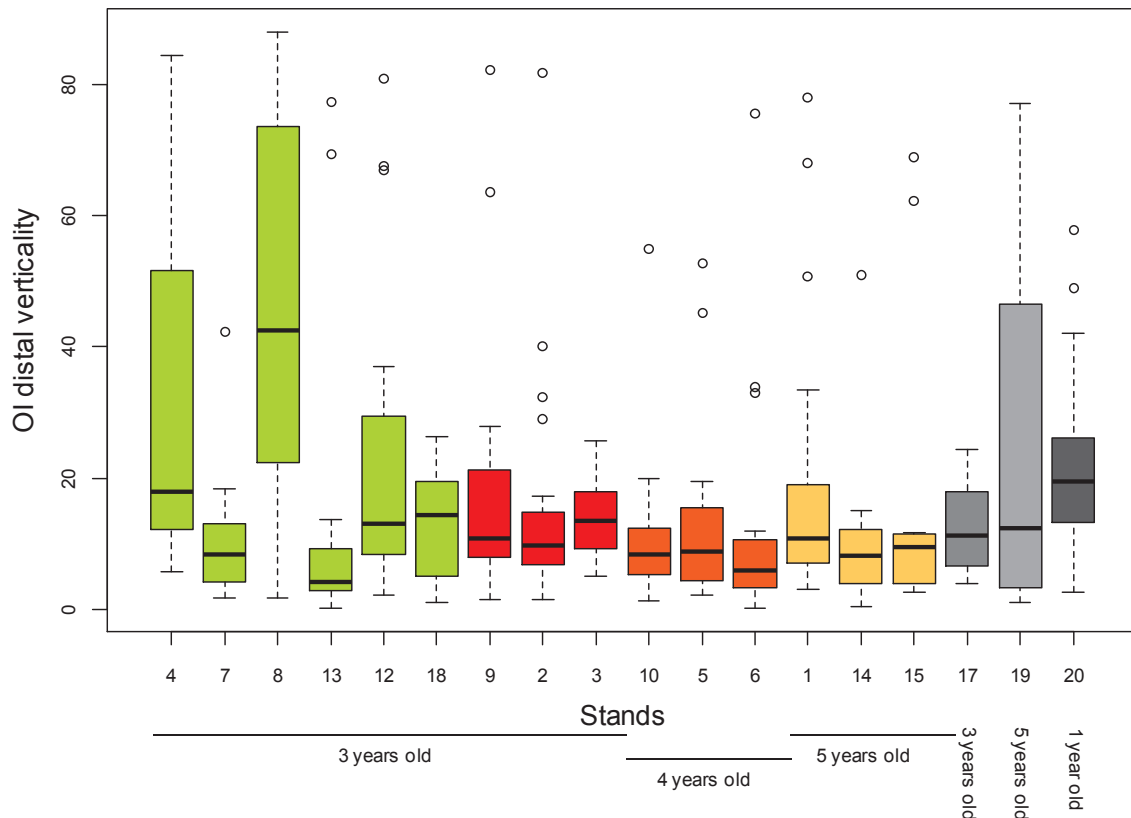


Fig. 5 Median and quartiles of the distal part vertical deviation for each stand. In green: full ploughing stands, in shade of red: strip ploughing stands, in grey: naturally regenerated stands and direct seeded stand.

The order 1 root tortuosity averaged around 12% in its three sections in seeded trees and in two of these three zones in planted trees. In the below plug zone of planted trees the tortuosity peaked at 18% (see Fig. 3a for an important below plug zone tortuosity). In the same way, order 1 root verticality averaged around 17°, except in the below plug zone where it averaged 22° in naturally regenerated and direct seeded trees and around 30° in planted trees.

The plug vertical deviation was lower than 30° for most of the trees (Fig. 6). Moreover, no correlations were found between the six displayed OI deformation variables.

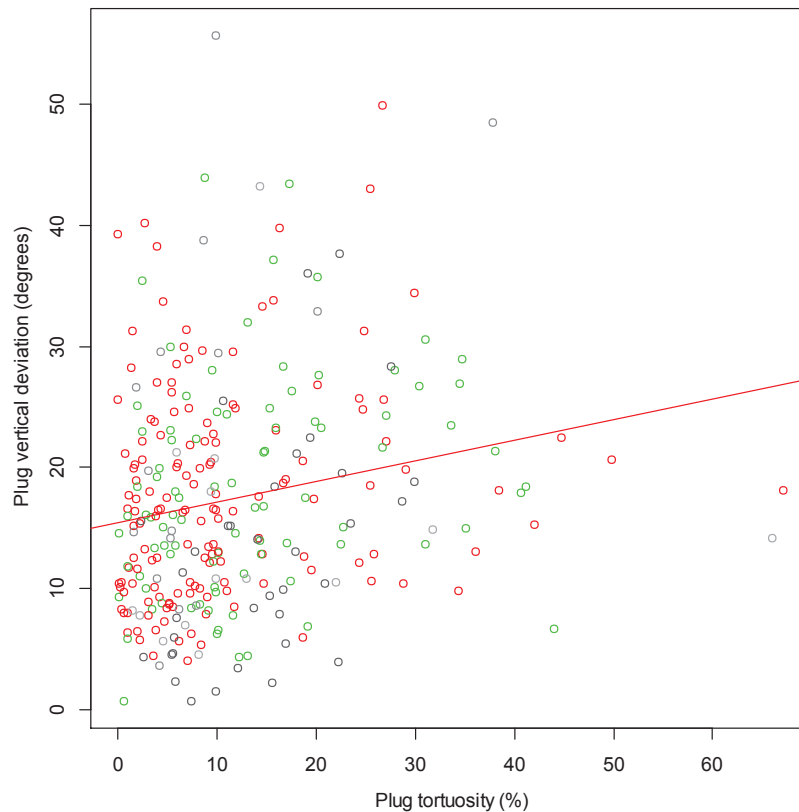


Fig. 6 Plug vertical deviation vs. plug tortuosity. Cor : 0.19. Nb: 300 trees. In green: full ploughing stands, in red: strip ploughing stands, in grey: naturally regenerated stands and direct seeded stand.

A relationship between amount of weed (*M. coerulea* score or the percentage of cover of *M. coerulea*, *P. aquilinum*, *P. Americana*) or bare soil surface on the one hand and order 1 root variables on the other hand could not be found.

For planted trees, the gravitropism loss was on average 23% with 2/5 of the trees which had a below plug greater than 30° for strip ploughing stands and over half of the trees for full ploughing stands (1/3 for naturally regenerated trees and 1/6 for direct seeded trees). The vertical difference between the below plug zone and the distal zone was on average 23° with no difference between planted and seeded stands (Table 4).

The computed relative flexural stiffness of order 1 root at 10 cm depth was greater in 3-year-old full ploughing stands than in 3-year-old strip ploughing. The computed relative maximal tensile load was also higher in full ploughing stands with high values for the stand 13 (Table 4).

Table 4. Root systems of sampled trees: statistical analyses of order I root characteristics divided in three zones: plug, below-plug and distal. *P-value* columns contain the results of separate one-way stand nested ANOVA with the following factors: ploughing, regeneration (Naturally regenerated (N), Direct seeded (D), Strip Planted (PS), Full Planted (PF)). Numbers of trees per tillage treatment and regeneration methods are in brackets. A letter “n” in the SW (Shapiro–Wilk test) column means that the residuals of the analysis of variance were normal. Highlighted stands in “stand with high values” column are full ploughing stands.

Variables	Unit	Planted		<i>P value</i> Ploughing	<i>P value</i> Ploughing :Stand	Stands with high values	Naturally regenerated	<i>P value</i> N vs. PS	<i>P value</i> N vs. PF	Direct seeded	<i>P value</i> D vs. PS	<i>P value</i> D vs. PF	<i>P value</i> N vs. D	SW
		Strip (147)	Full (74)											
First root depth from the soil level	cm	4.9 ± 2.7	5.6 ± 2.2	0.014	<0.001	12,6	3.6 ± 2.7	0.007	<0.001	4.2 ± 1.1	0.214	<0.001	0.108	
<u>Deformation variables</u>		(147)	(74)				(29)			(35)				
OI plug														
	Tortuosity	%	10.5 ± 10.9	11.9 ± 9.7	0.102	<0.001	8, 18, 9	14.4 ± 13.6	0.024	0.229	12.1 ± 7.5	0.032	0.335	0.776
	Verticality	degrees	17.7 ± 8.8	18.4 ± 9.2	0.697	0.444		20.3 ± 13.6	0.548	0.771	11.8 ± 8.6	<0.001	<0.001	0.003
OI below plug														
	Tortuosity	%	15.8 ± 27.2	19.5 ± 23.5	0.015	0.101		6.6 ± 7.4	0.007	<0.001	15.1 ± 30	0.850	0.063	0.037
	Verticality	degrees	28.3 ± 17.5	33.6 ± 18.0	0.029	0.645	8	23.6 ± 19.5	0.074	0.002	21.1 ± 15.1	0.041	<0.001	0.930
OI distal														
	Tortuosity	%	11.7 ± 21.5	12.9 ± 14.0	0.098	0.010		12 ± 16.1	0.937	0.313	12.4 ± 14.4	0.525	0.128	0.657
	Verticality	degrees	15.0 ± 17.3	19.4 ± 22.4	0.281	0.008	8	17.8 ± 19.2	0.408	0.959	21.4 ± 12.5	<0.001	0.016	0.034
<u>Tropism variables (when OI below plug > 30°)</u>		(60)	(43)				(9)			(6)				
Verticality difference between OI below plug and OI distal	deg.	25.0 ± 22.3	21.5 ± 27.1	0.459	0.088		14.1 ± 34.7	0.190	0.392	15.9 ± 31.2	0.384	0.610	0.894	
Gravitropism loss	%	23.3	23.3	1.000			44.4	0.456	0.450	33.3	0.650	0.650	1.000	
<u>Variables on OI at 10 cm depth</u>		(51)	(89)											
Relative flexural stiffness	Pa.m	1.6E-07 ± 2.4E-07	2.8E-07 ± 3.9E-07	0.046	0.004	13	/			/				
Relative maximale tensile load	Pa.m-1	0.40 ± 0.24	0.53 ± 0.42	0.040	0.023	13	/			/				

Variables for laterals branching from the stump

Planted trees of 3, 4 or 5 year old had a similar number of roots branching from the stump (16.4 ± 4.3 , 18.6 ± 4.7 and 17.6 ± 4.3 , respectively). For all planted trees and the seeded stand, 16 roots were branching from the stump, which was slightly smaller (13 roots) in naturally regenerated trees (Table 5).

Radial deviation (in black on Fig. 7) averaged 25° at vertical plug wall, i.e. at 2 cm radial distance. Angle to soil surface (in red) averaged 12° at 2 cm radial distance. The rapid decrease of both variables ceased from 5.5 cm radial distance (Fig. 7). This distance was considered afterwards as the external limit for root deformations due to planting.

Most reiterations were located at 4 to 6 cm radial distance (not shown).

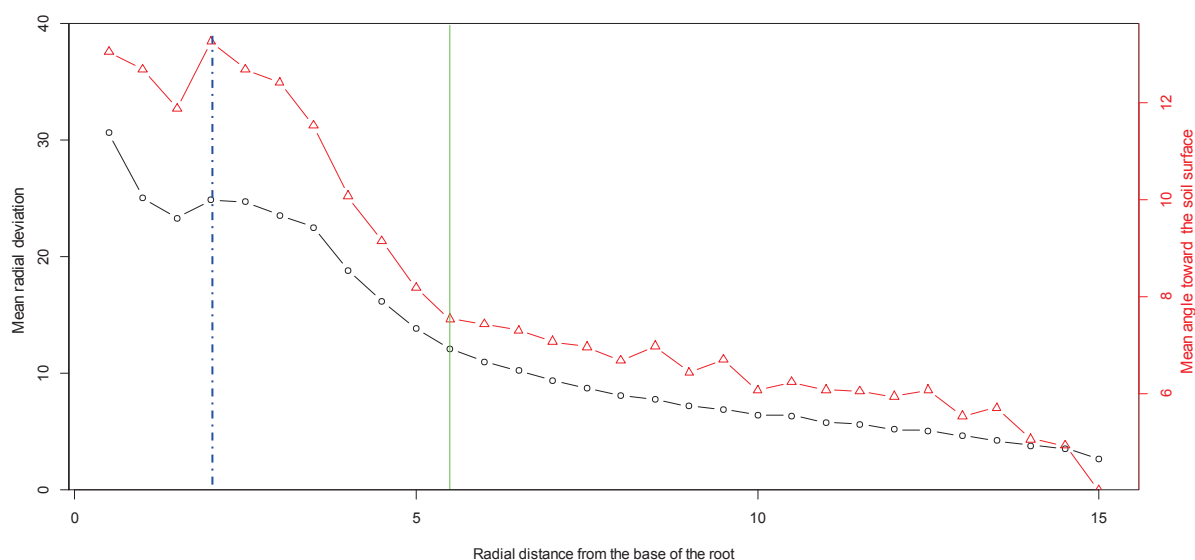


Fig. 7 Mean radial deviation (in black) and mean angle toward the soil surface (in red) of second order roots branching from the stump as a function of the radial distance from the centre of the order I root segment from whom they branch. All planted trees. Mean of 1 cm long sections located above 20 cm depth. Blue dotted line: radial plug limit (2 cm). Green line: limit set for the heavy deformations zone (5.5 cm).

We yielded a highly significant stand effect for the percentage of oblique and sinker roots in second order roots branching from the stump. This variable averaged 47.9 in the strip ploughing stand 9 (see Fig.3c for an important percentage of oblique and sinker roots). The percentage of deformed roots branching from the stump was higher in this stand (see Fig. 8). We removed the stand 9 for analyses between strip and full ploughing stands. If this stand was removed, the percentage of roots which branched originally as shallow roots from the stump and grew then as oblique or sinker roots was similar for strip and full ploughing stands (24.8%, P : 0.546). This percentage reached only 10% in naturally regenerated and direct seeded trees. They were also no longer differences between strip and full ploughing for the percentage of deformed roots (P : 0.900, Table 5). The mean percentage of heavily deformed roots (oblique or sinkers or shallow with large tortuosity or shallow with large radial deviation) was 50%. The naturally regenerated and direct seeded trees averaged

only 19% of heavily deformed roots.

The number of second order shallow roots branching from stump was greater for the seeded stand (14 roots) than strip, full ploughing and naturally regenerated stands (12 roots).

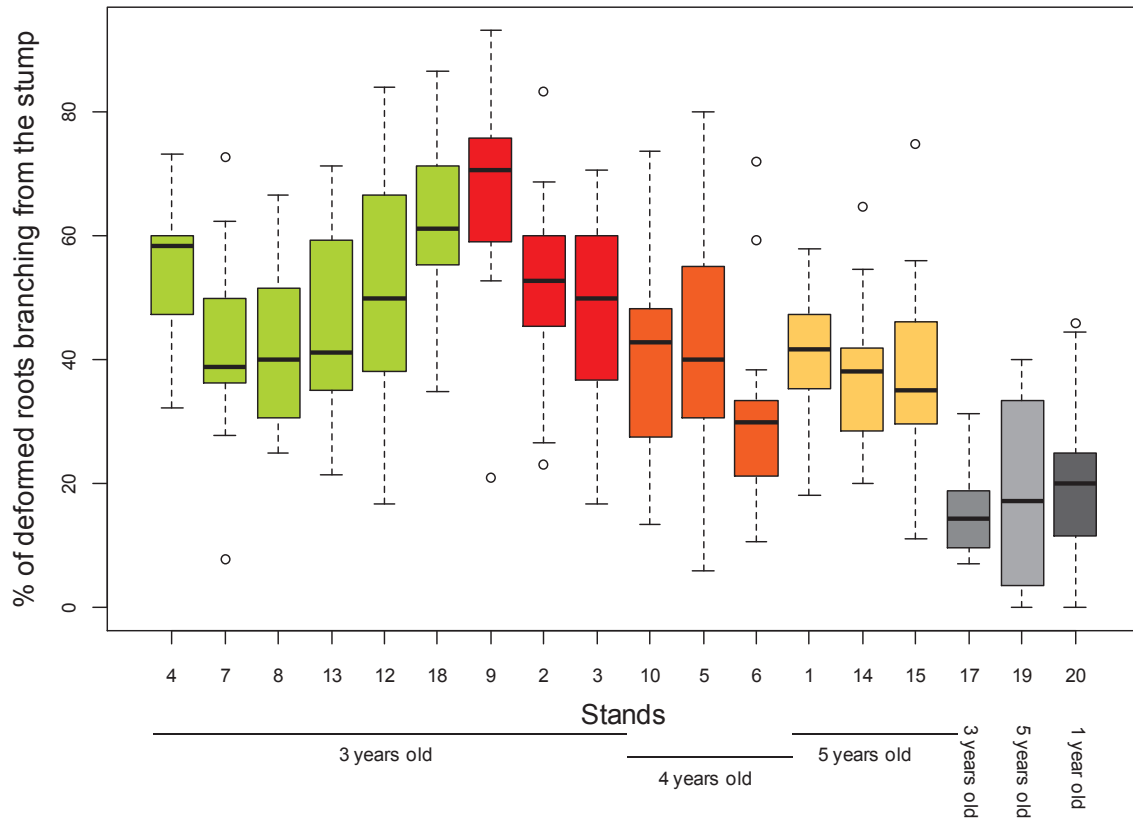


Fig. 8 Median and quartiles of the percentage of deformed roots branching from the stump for each stand. In green: full ploughing stands, in shade of red: strip ploughing stands, in grey: naturally regenerated stands and direct seeded stand.

Naturally regenerated and direct seeded trees showed no tortuosity on shallow roots (see Fig. 3f), whereas tortuosity averaged nearly 30% in the planted trees in the two tillage treatments, with on average 1/3 of the roots showing a tortuosity larger than 30% (Table 5 and Fig. 9).

The mean directional deviation was significantly smaller in naturally regenerated trees (33° mean) than direct seeded trees (50° mean) and planted trees (62° mean). 28% of the roots of the planted stands had an azimuth deviation greater than 90°. The mean trajectory deviation reached 73° in naturally regenerated and direct seeded trees and 100° in planted trees.

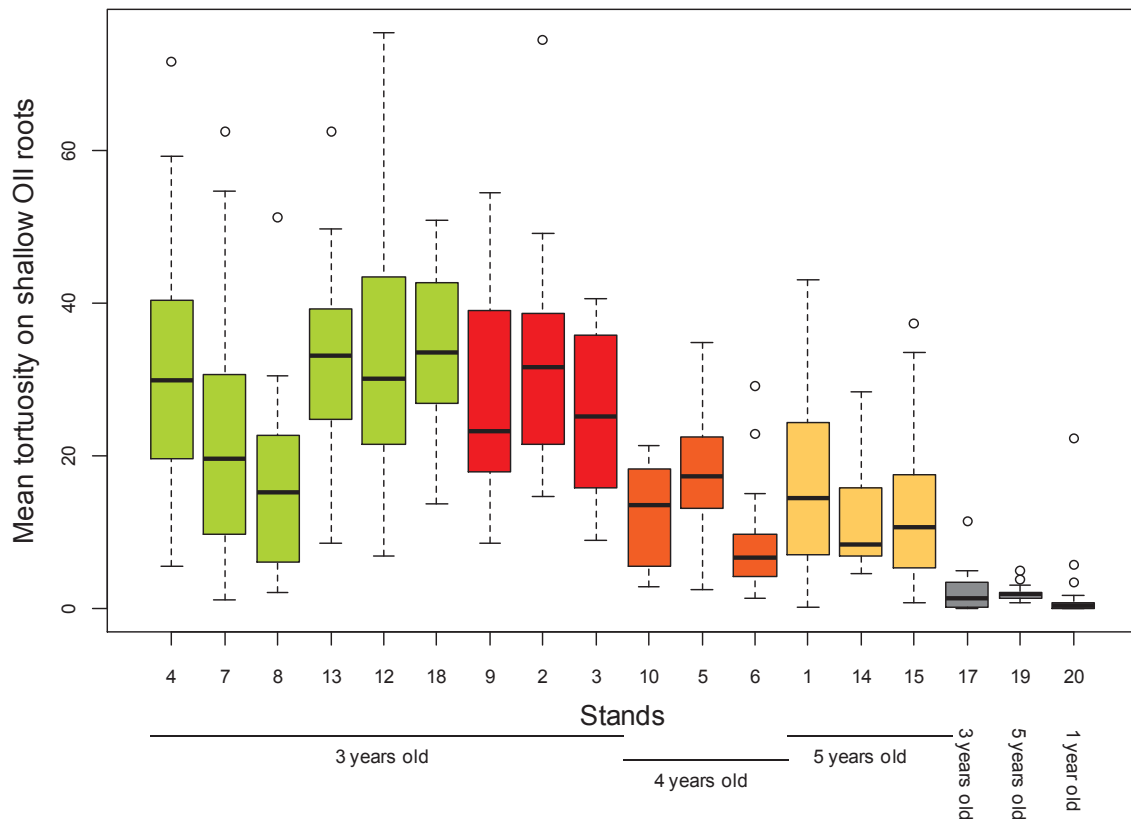


Fig. 9 Median and quartiles of the mean tortuosity on shallow OII roots for each stand. In green: full ploughing stands, in shade of red: strip ploughing stands, in grey: naturally regenerated stands and direct seeded stand.

We got strong correlations between deformation variables such as tortuosity, radial deviation and trajectory deviation (0.630 to 0.800, not shown). There were no correlations between order 1 root and order 2 on stump deformation variables at tree level. There were also no correlations between amount of weed (*M. coerulea* score or the percentage of cover of *M. coerulea*, *P. aquilinum*, *P. Americana*) or bare soil surface on the one hand and order 2 root variables on the other hand.

In planted trees, 75% of second order roots branched in the first 8 cm depth starting from the first second order root (Fig. 10). The ratio between shallow, sinker and oblique roots number branching from the plug was 75.1 ± 1.5 , 15.9 ± 1.0 and $8.6 \pm 1.4\%$ respectively.

In 3-years-old planted trees, within the roots branching from the stump which had an angle toward the soil surface larger than 30° on their 4 first cm, half of them grew as shallow roots (from a total of 2157 roots taken into account, Table 5). This proportion did not depend from the position of the second order root on the first order root (not shown).

In the 3-years-old trees, the relative flexural stiffness and the maximum tensile load of the shallow roots branching from the stump were similar for planted stands at all the radial distances calculated in any sector (Table 5).

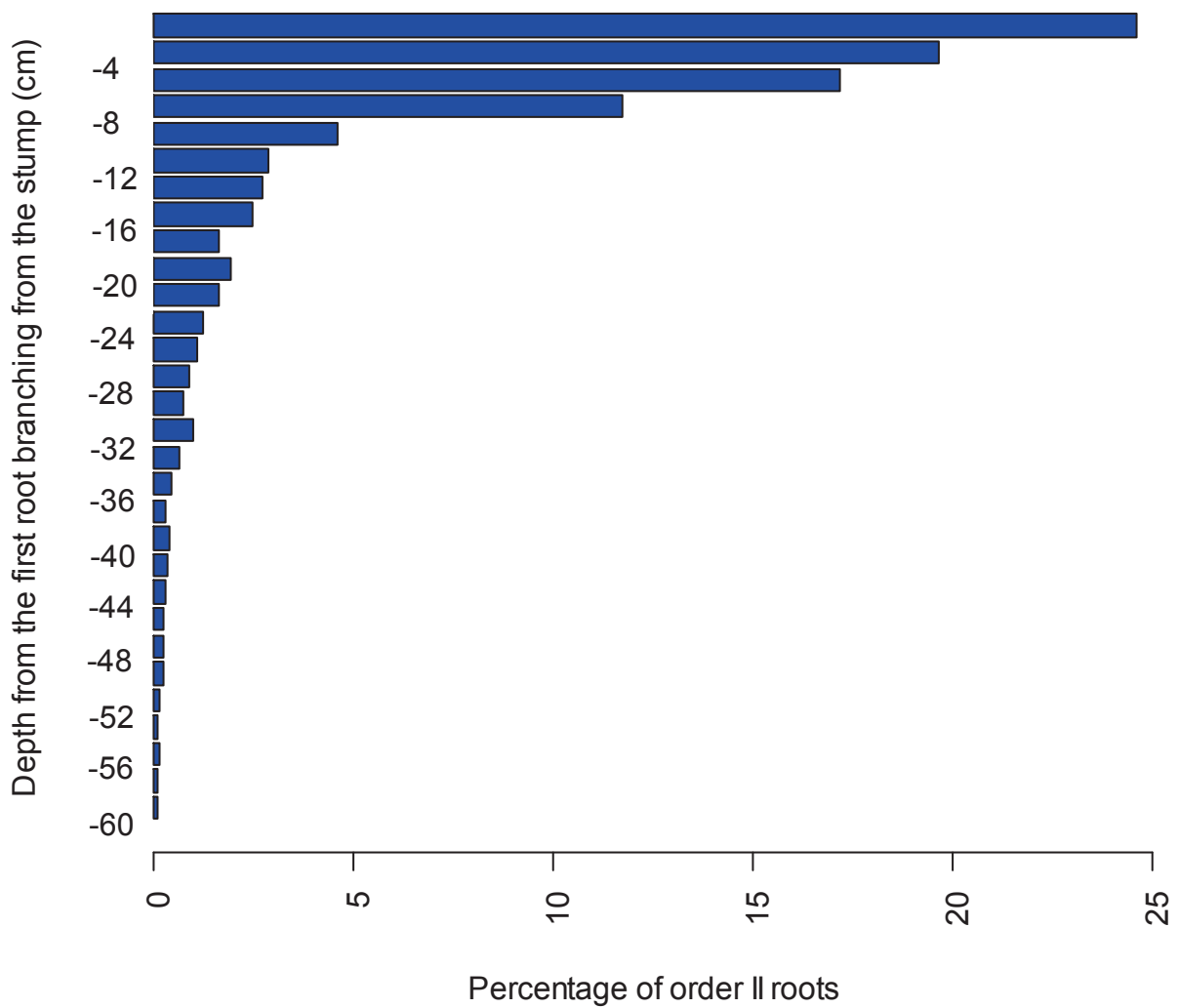


Fig. 10 Mean percentage of order II roots branching from order I each 2 cm depth. (236 planted trees)

Root architecture

The largest angle between shallow roots (LABS) averaged around 100° in all treatments. The LABS leeward averaged 70° and the LABS windward averaged around 80°. It was greater for naturally regenerated stands than planted or direct seeded stands.

The size of the LABS was only correlated to the proportion of sinkers and oblique roots branching from the stump (cor.: 0.500) and to the shallow roots number branching from the stump (cor.: -0.605, Fig.11).

Table 5. Root systems of sampled trees: statistical analyses of root architectural characteristics on roots branching from the stump and fork roots branching from OII roots at 5.5 cm radial distance from the middle of the tree. *P-value* columns contain the results of separate one-way stand nested ANOVA with the following factors: ploughing, regeneration (Naturally regenerated (N), Direct seeded (D), Strip Planted (PS), Full Planted (PF)). Numbers of trees per tillage treatments and regeneration methods are in brackets. A letter “n” in the SW (Shapiro–Wilk test) column means that the residuals of the analysis of variance were normal. Highlighted stands in “stand with high values” column are full ploughing stands.

Variables	Unit	Planted		<i>P</i> value Ploughing	<i>P</i> value Ploughing :Stand	Stands with high values	Naturally regenerated	<i>P</i> value N vs. PS	<i>P</i> value N vs. PF	Direct seeded	<i>P</i> value D vs. PS	<i>P</i> value D vs. PF	<i>P</i> value N vs. D	SW
		Strip	Full											
<u>Variables of deformation</u>		(36)	(89)				(29)			(35)				
<i>On shallow OII roots branching from the stump and fork roots branching from OII roots</i>														
Mean tortuosity	%	29.5 ± 13.1	28.6 ± 16.5	0.452	0.002	18	2.2 ± 2.3	<0.001	<0.001	1.2 ± 3.8	<0.001	<0.001	0.005	
Percentage of roots with root tortuosity > 30%	%	33.3 ± 16.2	32.7 ± 21.1	0.483	0.002	18,4	0.4 ± 2.3	<0.001	<0.001	1.4 ± 6.1	<0.001	<0.001	0.535	
Mean radial directional deviation at 5.5 cm	deg.	65.8 ± 18.0	60.9 ± 20.2	0.165	0.047		33.2 ± 13.0	<0.001	<0.001	50.3 ± 14.8	<0.001	0.009	<0.001	
Percentage of roots with radial directional deviation > 90°	%	27.8 ± 17.5	27.5 ± 17.7	0.944	0.255		5.8 ± 7.3	<0.001	<0.001	16.1 ± 13.4	0.008	0.001	<0.001	
Mean trajectory deviation	deg.	107.2 ± 34.0	98.0 ± 36.7	0.147	0.004	12	75.5 ± 31.4	<0.001	0.002	70.8 ± 20.2	<0.001	<0.001	0.600	
<i>On roots branching from the stump</i>														
Percentage of oblique and sinker roots branching from the stump	%	24.3 ± 17.3	24.8 ± 14.8	0.546	0.003	9,18	11.7 ± 12.2	0.001	<0.001	9.7 ± 9.3	<0.001	<0.001	0.638	
Percentage of deformed roots (tort>30%, RDD>90° and oblique and sinker roots branching from the stump)	%	50.2 ± 14.6	49.9 ± 16.2	0.900	0.007	9,18	16.2 ± 11.5	<0.001	<0.001	20.9 ± 11.6	<0.001	<0.001	0.110	n
Percentage of oblique and sinker roots branching from the stump		(147)	(89)				(64)							
	%	24.8 ± 17.1	24.8 ± 14.8	0.980	<0.001	9,18	10.6 ± 10.7	<0.001	<0.001					
<u>Tropism variable</u>		(147)	(89)											
Tropism loss	%	51.5 ± 22.8	49.6 ± 23.6	0.524	<0.001	9,10,18,7	/			/				
<u>Biomechanical variables</u>		(51)	(89)											
Weighted relative maximale tensile load at radial distance		Pa.m												
1.5 D0 LW		0.11 ± 0.12	0.10 ± 0.13	0.894	0.707		/			/				
2.5 D0 LW		0.08 ± 0.09	0.08 ± 0.11	0.741	0.652		/			/				
1.5 D0 WW		0.09 ± 0.08	0.10 ± 0.13	0.654	0.072		/			/				
2.5 D0 WW		0.06 ± 0.07	0.07 ± 0.07	0.922	0.041	13	/			/				
1.5 D0 PP/2		0.10 ± 0.08	0.10 ± 0.08	0.941	0.232		/			/				
2.5 D0 PP/2		0.07 ± 0.05	0.07 ± 0.05	0.875	0.081		/			/				
Weighted relative Flexural stiffness at radial distance		Pa.m-1												
1.5 D0 LW		4.7 ± 6.2	4.4 ± 7.2	0.819	0.433		/			/				
2.5 D0 LW		3.5 ± 6.2	2.4 ± 4.1	0.227	0.975		/			/				
1.5 D0 WW		4.0 ± 5.4	6.6 ± 30.1	0.545	0.778		/			/				
2.5 D0 WW		2.5 ± 5.1	2.0 ± 3.6	0.486	0.335		/			/				
1.5 D0 PP/2		5.1 ± 10.3	4.7 ± 7.7	0.773	0.728		/			/				
2.5 D0 PP/2		2.5 ± 3.7	2.1 ± 2.3	0.404	0.366		/			/				
<u>Architecture variables</u>		(147)	(89)				(29)			(35)				
Root number branching from the stump		16.7 ± 4.5	16.4 ± 4.1	0.687	<0.001	4,6,15	13.0 ± 4.7	<0.001	<0.001	15.8 ± 4.4	0.197	0.315	0.017	
Shallow root number branching from the stump		12.6 ± 4.7	12.2 ± 3.6	0.409	<0.001	6	11.2 ± 4.9	0.088	0.182	14.2 ± 4.2	0.040	0.005	0.010	n
Largest angle between shallow roots (LABS)	deg.	99 ± 49	101 ± 41	0.391	<0.001	9	104 ± 38	0.240	0.559	94.2 ± 35.3	0.920	0.485	0.261	
Largest angle between shallow roots (LABS) leeward	deg.	65 ± 31	70 ± 35	0.204	0.084		85 ± 35	0.004	0.032	64.1 ± 26.7	0.946	0.397	0.017	
Largest angle between shallow roots (LABS) windward	deg.	82 ± 51	74 ± 29	0.435	<0.001	9	94 ± 41	0.034	0.005	78.7 ± 41.1	0.884	0.691	0.061	
Percentage of mean distance between shallow roots and mean theoretical distance at 10 cm radial distance	%	87.2 ± 12.8	85.7 ± 13.1	0.368	<0.001	15,1,14,6,13,2,5,10,8,4,7	83.4 ± 16.4	0.137	0.443	75.5 ± 19.6	<0.001	0.002	0.102	

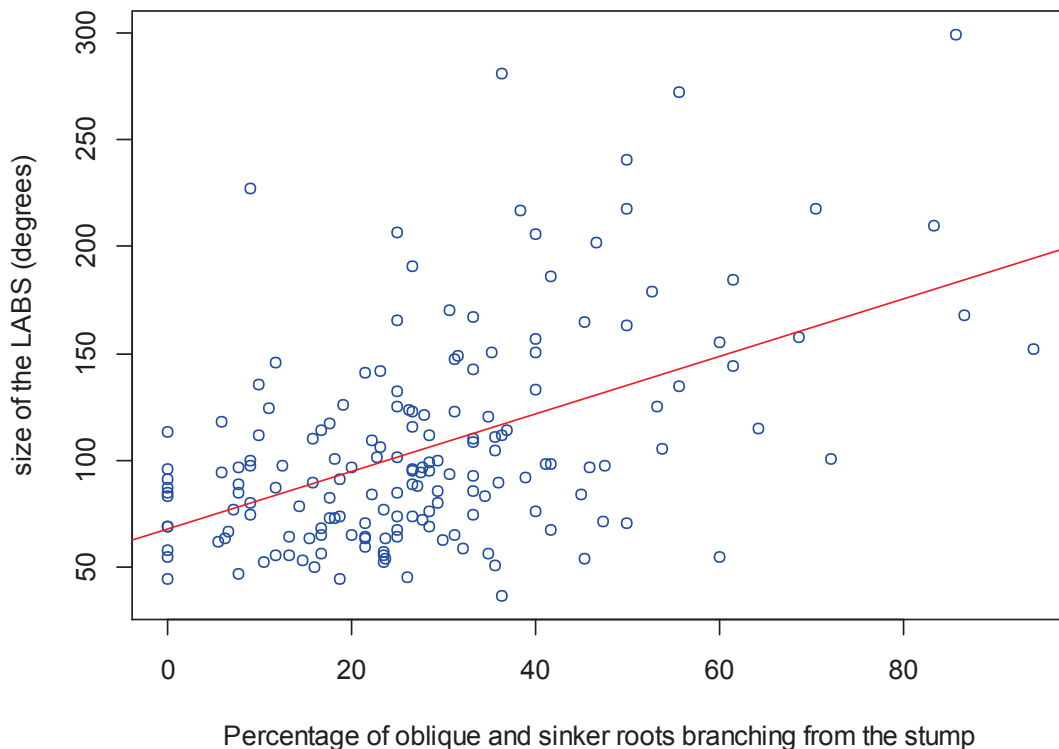


Fig. 11 Size of the largest angle between shallow roots (LABS) vs. the percentage of oblique and sinker roots branching from the stump. Cor: 0.5. Nb: 170 planted trees.

At 10 cm radial distance, the mean relative distance between second order shallow roots averaged 86.1% in both tillage treatments (Table 5). This mean relative distance was significantly lower in the seeded trees, reaching 75.5%. Only 13% of the planted trees had a mean relative distance lower than 60% (for example, the mean relative distance of Fig. 3e tree was 72.8%).

The proportion of final crop trees was close to zero in stands 4, 8 and 9 (Table 2). In the remaining planted stand, the proportion of crop trees averaged 51% and in the seeded trees it averaged 53%. A negative correlation was found at stand level between stem leaning mean of the selected trees and the proportion of final crop trees (Fig. 12). There were also negative correlations at stand level between the proportion of final crop trees and percentage of deformed roots (-0.52), tortuosity (-0.51), vertical deviation of below plug zone (-0.63) and distal zone (-0.80), percentage of sinker and oblique roots (-0.52), LABS (-0.56) and relative taproot dry weight (-0.80).

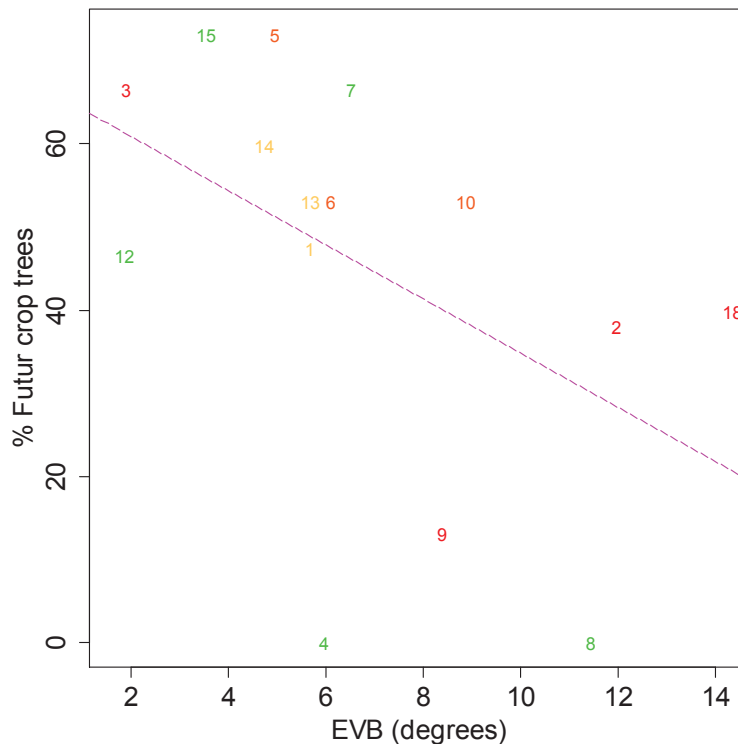


Fig. 12 Percentage of future crop trees vs. mean stem leaning for each stand. Cor: 0.5. Nb: 300 trees. In green: full ploughing stands, in shade of red: strip ploughing stands.

The first two components (PC1 and PC2) of the PCA on 3-year-old planted trees explained 52.4% of variance (Fig. 13). Approximately 80% of the trees, from both tillage treatments were grouped around the (0,0) point with small loadings for the two first components.

A few trees had large positive loadings for PC1 and large negative loadings for PC2, indicating that they had a strong vertical taproot and a small LABS.

About 10% of the trees had larger negative loadings for PC1, which means that they had a small taproot but a larger LABS and a larger number of shallow roots transformed to oblique or sinker roots, this group included trees of the strip ploughing stand 9. Another 10% of trees, mainly from stand 8 and 4 showed very large positive loadings for PC2, indicating that they had a non vertical taproot. The trees of the full ploughing stand 13, showed all larger positive loadings for PC1 and medium loadings for PC2, had root system less deformed than the other planted stands.

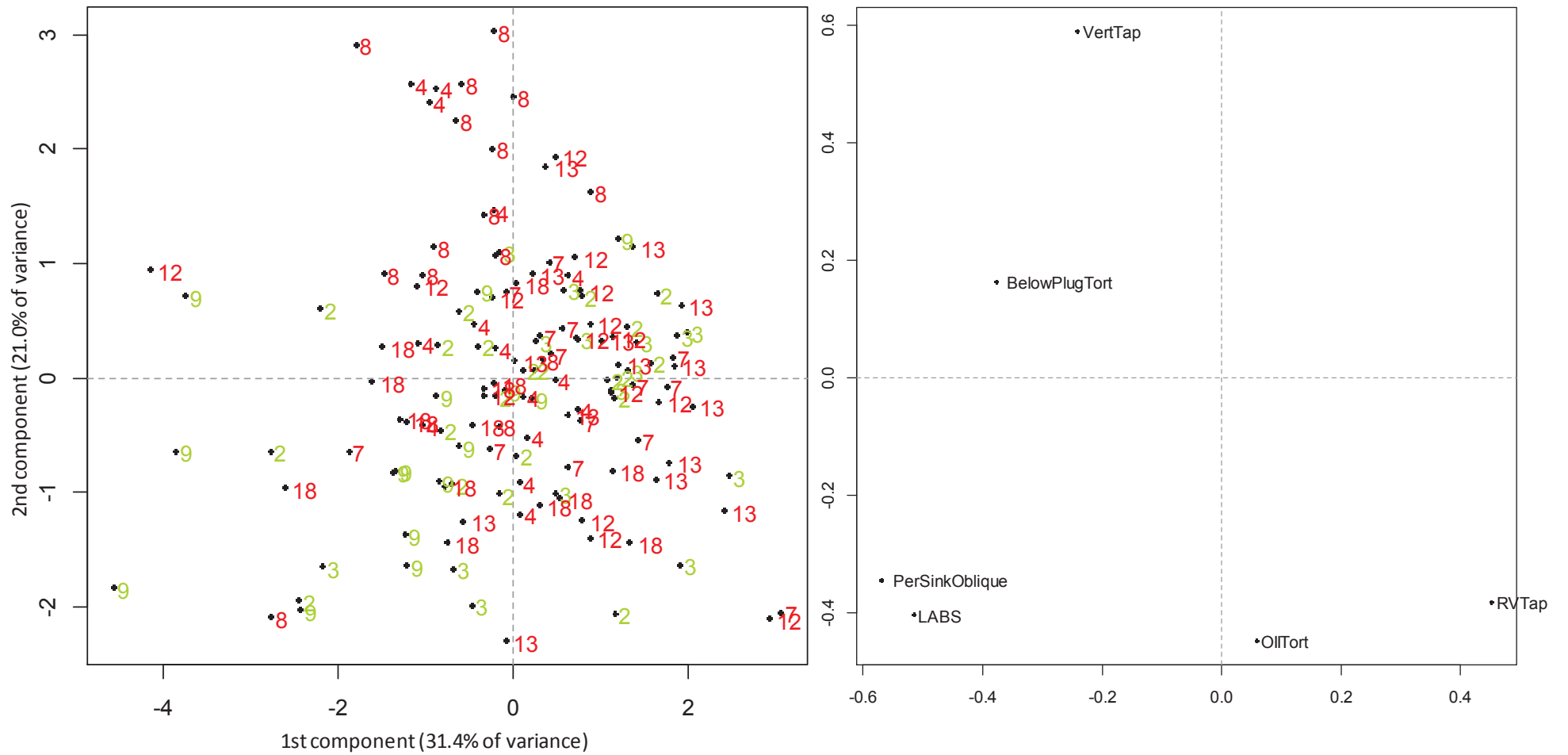


Fig. 13 Principal component analysis (PCA) of 140 sampled planted trees (3-year-old strip and full ploughing stands trees) using 6 variables: distal part vertical deviation (VertTap), relative volume of the taproot (RVTap), size of the largest angle between shallow roots (LABS), mean tortuosity between shallow order II roots (OilTort), mean below plug tortuosity (BelowPlugTort) and percentage of sinker and oblique roots branching from stump (PerSinkOblique). Green numbers: full ploughing trees, red: strip ploughing trees.

Discussion

Our rapid uprooting and measurement techniques combined with a deep phenotyping procedure of root architecture devoted to young planted trees provided a precise description of deformations and architecture of taproot and second order shallow roots on a substantial sample of saplings.

Planting practices and tillage treatments

The used planting procedures whatever the soil preparation were always efficient regarding survival and vigour. Mason (2004) noticed that both rough handling of tree stocks during transplanting and poor planting reduced survival and increased juvenile instability. Bad planting can simply be due to poorly trained labor (Moore et al. 2008) or a lack of clear instructions to the planters.

We could not find any plug in horizontal position, meaning that the design of the planting stick prevents non-vertical planting of the plug and that only planting sticks with the appropriate diameter, and not too large were used.

A bad planting could happen when remains of understorey or dead wood from the former stand are located at the planting position. Then, the planter cannot drive the planting stick to its appropriate depth into the soil, planting hole is not deep or wide enough to contain the plug, planters can then force the plug into the hole, squeezing the plug to bury. The geometric integrity of the plug is then lost, resulting in a tortuous and non vertical plug zone. Alternatively, the planting depth can be too small, the upper part of the plug can then be higher than the soil surface. The planting quality depends also upon the instruction given to the planters, i.e. if they have the freedom to shift the planting position, if the original planting position does not allow an appropriate driving of the planting stick into the soil. On the one hand, in our sample, the geometry of the plug was kept for 99% of the trees (plug zone both twisted and non vertical). On the other hand, 19% of the trees had a first lateral root depth smaller than 3 cm and 4% of the trees had a first lateral root depth smaller than 1 cm. A 2-3 cm distance between the top of the plug and the soil surface is recommended (Direction Territoriale Sud-Ouest - Agence Landes Nord-Aquitaine 2013). Therefore the first case corresponds to a shallow planting and the second to a plug not entirely buried in the soil. Shallow planting can also be due to an inappropriate tuning of the stick planting depth.

As seen in the 3-year-old trees, regarding bare soil proportion, full ploughing was indeed 50% more efficient to hamper the growth of understorey compared to strip ploughing, this effect last at least 2 years after ploughing. Mason (1996, 2004) showed for young trees that weed control increased growth and reduced mortality. However, we could not find any significant influence of understorey on root architecture. It may due to a bare soil surface still important on the two types of ploughing at planting position.

We could not link a better stem straightness to a particular tillage treatment. The greater mortality of 5 stands could be due to an inappropriate storage of seedlings between nursery and the field. There were also no differences between tillage treatments for first lateral root depth, deformation variables or percentage of oblique and sinker roots but large differences could be found between stand (for example

stands 8, 9 or 18). The tillage treatments differ primarily by the microtopography they leave. However, we could not assess the growth trajectories of shallow roots through the ditch because measurement were made ex-situ and these roots were supple and were often cut before reaching the ditch.

Deformations

Deformations of first order roots were mainly located in the below plug zone for planted trees. It means that taproot deformation is probably mainly due to the positioning of the section of the taproot getting out from the plug at planting. Larger vertical deviations of the first order roots in the naturally regenerated and direct seeded stands probably originates from the large amount of woody debris in the soil surrounding the seedlings.

Deformations of root branched from the stump were clearly located within 5.5 cm from the central axis of the stump. These roots were not tortuous in seeded trees, as seen in other studies (Halter et al. 1993; Ortega et al. 2006; Robert and Lindgren 2006). Therefore, root tortuosity was due to the growth of lateral roots along the container wall and to planting. In natural regeneration in storm damaged stands, some root deformations could be found and 10% of roots branched from the stump were oblique or sinker roots. This is probably due to an irregular soil surface and a large amount of dead uprooted stumps (Quine et al. 1991).

Radial directional deviation was fairly larger in direct seeded than in naturally regenerated trees. One reason is that the measurement of the azimuth of the base of the small one year old trees was imprecise.

The mean root exploration capacity lost due to second order root deformations reached about 1.5 cm, which is low compared to the root length (on average 188 cm for lateral roots of 3 years-old *P. Pinaster* trees, Burbidge 1936). The level of second order root deformation seems to be fairly stable from one stand to another, except for stands 18 and 9.

Tropism

This study addressed both practical questions for planting with gridded and vertical grooved containers, and fundamental aspects of root biology through changes in tropism assessments.

With no perturbation of plagiogravitropism, Danjon et al. (2013b) show that for 100 cm stem length *Robinia pseudoacacia* saplings growing on a slope, shallow roots - at least in the vicinity of the stump - grow parallel to the soil surface. While roots observed by Coutts and Nicoll (1991) raised to the soil surface. After a mechanical constrain to a horizontal or oblique position, gravitropism of the taproot was lost by less than 30% of the trees. Conversely, when constraining in a vertical position plagiogravitropic second order roots, tropism was lost by 50% of roots. Therefore, the permanence of original tropism is much larger in the first order or its reiteration than on the second order roots or their reiterations. Riedacker et al. (1982), working with

Quercus robur and *Q. suber* grown in a rhizotron observed 69% of root reorientations of shallow roots to recover an horizontal growth after a 90° tilting of the rhizotron. Moreover, 93% of the 41 trees with vertical deviation of distal part of order I root greater than 30° had a relative taproot volume smaller than 10%. It means probably that when a taproot loses its tropism it also loses its dominance, other vertical root can then replace the taproot.

As seen in chapter 2 and 3 of this thesis, verticality of the taproot is essential to prevent toppling in larger trees. It was also shown by Toral et al. (2011) using the Menzies' score based on the verticality of the taproot. As gravitropism is still lost by 30% of the trees with horizontally constrained taproot ends, nursery and planting procedure should not result in a non vertical positioning of the tip of the taproot after planting.

Root architecture mechanical properties and stability

Consequences of plantation on tree anchorage will depend on the size of the tree. The taproot strength is certainly the main component of root anchorage in trees below 20 cm DBH (Crook and Ennos 1998; Toral et al. 2011; Yang et al. 2014). Even small trees (1 m high) can topple, due to a failure in the stump, or a failure of roots connected to the stump, including the taproot. In these small trees, shallow roots prevent the displacement of the stump by guying it (Danjon et al. 2013b) because the flexural stiffness of small diameter roots is very low. While the stump diameter is not much larger than the container diameter, the root deformations are not included in the stump. A tortuous root will be certainly less efficient than a straight root, because these roots will not be tight in case of stump displacement. Above 11 cm stump diameter (about 6- or 7-year -old), deformation will be included in the stump: roots will be straight at their base (Table. 5). However, the mechanical resistance of the stump may then be lowered by the inclusion of deformations. 32% of the planted trees had more than 5 vertical or oblique second order roots branching from the stump. As the "taproot complex" mainly experiences bending at a certain depth during a storm, the "taproot complex" should have a large flexural stiffness, better achieved with a unique taproot (see chapter 2). Planting resulted in about half the seedlings by a few crooked centimetres on the taproot (a hook on order I roots in the below-plug zone, Fig. 3a). It could reduce stability for small trees. In 10 cm DBH trees, the few crooked centimetres will be certainly not visible anymore and should not affect the stability. The hook will disappear as soon as the DBH of the tree reaches about 10 cm.

A large part (75%) of second order roots which normally grow as what can be considered as shallow roots (> 25 cm depth) originate from the plug zone. *P. Pinaster* does not grow new structural roots on the original root framework (Atger and Edelin 1994). Therefore the root system of adult trees largely depends upon the characteristics of the roots grown from the plug. The circular distribution assessed on the shallow roots at 5.5 cm radial distance will certainly constitute the main framework of shallow root along the whole rotation, as observed by Coutts (1983) in *Picea sitchensis*. A largest angle between order II shallow roots (LABS) of 120° may not be truly detrimental for small or medium size trees, as the taproot has a dominant role in these trees. Anyway, the shallow root circular distribution measured with the

LABS and with mean relative distance between shallow roots proves to be the same in planted or seeded trees (Table. 5). With an important number of shallow roots, the mean relative distance did not fluctuate, no matter the size of the LABS. This means that the deformation induced by planting do not result in a clustering of the roots, as formerly observed for a planted tree of stand 12 in Fig. 3e or in bare-root planted *P. radiata* (Somerville 1979) which could produce “hockey sticks” shaped root systems. However, large LABS in windward or leeward sectors may provide a lower anchorage as the trees grow to large trees uprooting with a root soil plate, because they could lower the root soil plate weight, particularly in shallow root systems. LABS is not influenced by shallow root deformations, but correlated with the proportion of potential shallow roots branching from the stump transformed in oblique or sinker roots. This transformation could be more frequent in grilled, vertical grooved container where horizontal roots reaching the container wall are guided by the grooves downwards.

Therefore, smaller LABS may be obtained in container where the shallow roots are not guided downwards by the container, provided that the shallow roots exceeding the plug are not constrained to a downward direction at planting.

Except in three stands, the index developed to estimate the future crop trees shows that only half the trees have a good anchorage. Moreover, this index could be used to assess potential stability of sapling, because it was correlated to stem leaning in our sample.

Maybe, the index could be improved. It works fine for example on stand 8 but less on stand 18. The stand 8 had a similar tree size than stand 7 but no crop trees and large mean stem leaning. The low index rate is due to a small relative taproot volume originating probably in taproot deformations. Conversely, the stand 18 had high values in mortality, stem leaning and order 1 root tortuosity but its percentage of future crop trees reached 40 %. Its high mortality rate should depend on other parameters mentioned in the first part of the discussion.

Naturally regenerated trees had the same percentage of crop trees than the planted trees stands with medium scores. The percentage of crop tree in direct seeded trees reached 70%, as the best planted stands. This 70% of crop trees may be the upper limit of what can be obtained in *P. pinaster* stands. Stands in the Landes forest where thinned approximately every 8 years, removing the worst trees. The last thinning leaves generally 20% of the original tree number. Plantation with 50% of crop trees could provide enough stable trees for getting high value trees at the end of the rotation.

Conclusion

Actual planting procedures in the Landes de Gascogne area, using small containers and young trees, seem to provide always good survival. In general, a fairly good regeneration of the taproot was observed but container growth and planting produce large deformation of the base of the shallow root. These deformations result in a random redistribution of shallow roots without clustering. Therefore, the largest angle between shallow roots is not bigger than in seeded trees. But a larger LABS can form in trees where a higher percentage of original shallow roots grew as oblique and sinker roots, guided downwards by the container and losing their original tropism.

Container and planting procedures where the tip of the taproot is in an oblique or horizontal position after planting could produce a substantial amount of non-stable saplings, because in this case, 20% of the taproot loses their gravitropism. In about 20% of the stands, the root architecture was defective in quite all the tree. We suspect that it is due to rough handling of tree stocks or poor planting. But the amount of squeezed plug was very low. Only the planting depth showed a very large variability and should be more intensively controlled. Surprisingly, no incidence of tillage treatments or of vegetation cover could be seen on root deformation or root architecture.

Table 5. Root parameters and stability per tillage treatments and regeneration methods. Number of minus indicates the intensity, "0" :no deformations.

	Planted		Naturally regenerated	Direct seeded
	Strip	Full		
<u>OI deformations</u>				
OI below plug tortuosity	--	---	--	-
OI below plug directional root deviation	--	--	-	-
<u>Gravitropism</u>				
	-	-	-	-
<u>Stability</u>				
3-5 year old	-	-	-	-
8 m	-	-	-	-
<u>OII deformations</u>				
Percentage of roots with root tortuosity > 30%	--	--	0	0
Percentage of roots with radial directional deviation > 90°	--	--	0	-
<u>Tropism</u>				
	--	--	/	/
<u>LABS</u>				
	=	=	=	=
<u>Stability</u>				
3-5 year old	-	-	+	+
8 m	=	=	=	=
Adult	=	=	=	=

Acknowledgements

We thank Tiphaine Archereau and Raphaël Segura (INRA, UMR1202 BioGeCo) for their technical support and Annie Desrochers for annual rings count. We thank Alain Bailly and Ambre Le Ferrec (FCBA, Pôle Biotechnologie Sylviculture Avancée) for managing the research project. We thank Caisse Des Dépôts et Consignations and Société forestière (Ceydric Sedilot-Gasmi, Guillaume Silande, Amaury Janny, Bernard Lagardère, Laurent Volkmer and Patrick Chaussivert) for allowing us to work on the stands and for their assistance. We also thank the Conseil Régional d'Aquitaine and the French Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt (Fortius project – 13001087) for two seeded stands of this study.

Antoine Danquechin Dorval PhD grant was financed by the Caisse Des Dépôts et Consignations and the Conseil Régional d'Aquitaine (Diademe project - 2011 1203004).

The main funding was provided by the Caisse Des Dépôts et Consignations.

References

- Alazard P, Raffin A. 2002.** Les gains génétiques des premières et deuxième générations de vergers. In: PG Edition, ed. ONF, Office National des Forêts - (FRA), Le progrès génétique en forêt. Gazinet Cestas: GPMF, 27–40.
- Atger C, Edelin C. 1994.** Premières données sur l'architecture comparée des systèmes racinaires et caulinaires. *Canadian Journal of Botany* **72**: 963–975.
- Burbidge NT. 1936.** Root development in *Pinus pinaster* and the seasonal variation of its mycorrhizae. *Australian Forestry* **10**: 32–40.
- Burdett A, Coates H, Eremko R, Martin P. 1986.** Toppling in british-columbia lodgepole pine plantations - significance, cause and prevention. *Forestry Chronicle* **62**: 433–439.
- Chavasse CGR. 1978.** The root form and stability of planted trees, with special reference to nursery and establishment practice. *Proceedings of Symposium on "Root Form of Planted Trees."* British Columbia Ministry of Forests/Canadian Forest Service Department Report No.8, 54–64.
- Collet C, Löf M, Pagès L. 2006.** Root System Development of Oak Seedlings Analysed using an Architectural Model. Effects of Competition with Grass. *Plant and Soil* **279**: 367–383.
- Coutts MP. 1983.** Development of the Structural Root System of Sitka Spruce. *Forestry* **56**: 1–16.
- Coutts MP. 1989.** Factors affecting the direction of growth of tree roots. *Annales des Sciences Forestières* **46**: 277s–287s.
- Coutts MP, Nicoll BC. 1991.** Orientation of the lateral roots of trees. I. Upward growth of surface roots and deflection near the soil surface. *New Phytologist* **119**: 227–234.
- Coutts MP, Nielsen CCN, Nicoll BC. 1999.** The development of symmetry, rigidity and anchorage in the structural root system of conifers. *Plant and Soil* **217**: 1–15.
- Crook MJ, Ennos AR. 1998.** The Increase in Anchorage with Tree Size of the Tropical Tap Rooted Tree *Mallotus wrayi*, King (Euphorbiaceae). *Annals of Botany* **82**: 291–296.
- Danjon F, Caplan JS, Fortin M, Meredieu C. 2013a.** Descendant root volume varies as a function of root type: estimation of root biomass lost during uprooting in *Pinus pinaster*. *Frontiers in plant science* **4**: 402.
- Danjon F, Eveno E, Bernier F, JP C, Lozano P, Plomion C, P G. 2009.** Genetic variability in 3D coarse root architecture in *Pinus pinaster*. *Proc. 2nd International Conference Wind Effects on Trees, Freiburg, Germany, 13-16 October 2009, Berichte des Meteorologischen Instituts der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg Nr. 19 Helmut Mayer and Dirk Schindler (Eds.)*.155–161.
- Danjon F, Khuder H, Stokes A. 2013b.** Deep phenotyping of coarse root architecture in *R. pseudoacacia* reveals that tree root system plasticity is confined within its architectural model. *PLoS one* **8**: e83548.

- Danjon F, Reubens B. 2008.** Assessing and analyzing 3D architecture of woody root systems, a review of methods and applications in tree and soil stability, resource acquisition and allocation. *Plant and Soil* **303**: 1–34.
- Danjon F, Sinoquet H, Godin C, Colin F, Drexhage M. 1999.** Characterisation of structural tree root architecture using 3D digitising and AMAPmod software. *Plant and Soil* **211**: 241–258.
- Direction Territoriale Sud-Ouest - Agence Landes Nord-Aquitaine. 2013.** *Itinéraires techniques de travaux sylvicoles - Plateau landais, pin maritime des landes*. Office national des forêts.
- Gautam M, Mead DJ, Frampton C, Chang SX. 1999.** Coarse root system characteristics and toppling of clonal and seedling trees of *Pinus radiata* on Canterbury Plains. *New Zealand Journal of Forestry* **44**: 15–18.
- Godin C, Costes E, Sinoquet H. 1999.** A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. *Annals of Botany* **84**: 343–357.
- Greene S. 1978.** Root deformations reduce root growth and stability. In: Van Eerden E, Kinghorn JM, eds. *Symposium on Root Form of Planted Trees*. Victoria, B.-C.: British Columbia Ministry of Forest, Canadian Forest Service, 150–155.
- Halter MR, Chanway CP, Harper GJ. 1993.** Growth reduction and root deformation of containerized lodgepole pine saplings 11 years after planting. *Forest Ecology and Management* **56**: 131–146.
- Harrington C, Brissette J, Carlson W. 1989.** Root System Structure in Planted and Seeded Loblolly and Shortleaf Pine. *Forest Science* **35**: 469–480.
- Harrington CA, Carlson WC, Brissette JC. 1987.** Relationships between height growth and root system orientation in planted and seeded loblolly and shortleaf pines. *Proceedings of the Fourth Biennial Southern Silvicultural Research Conference. Gen. Tech. Rep. SE-42*. Asheville, NC: USDA Forest Service Southeastern Forest Experiment Station, 53–60.
- Harrington TB, Howell KD. 1998.** Planting cost, survival, and growth one to three years after establishing loblolly pine seedlings with straight, deformed, or pruned taproots. *New Forests* **15**: 193–204.
- Ihaka R, Gentleman R. 1996.** R: A language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* **5**: 299–314.
- Khuder H, Stokes A, Danjon F, Gouskou K, Lagane F. 2007.** Is it possible to manipulate root anchorage in young trees? *Plant and Soil* **294**: 87–102.
- Krause C, Lemay A, Tremblay S, Ruel J-C, Plourde P-Y. 2014.** How does the root system inhibit windthrow in thinned black spruce sites in the boreal forest? *Trees* **28**: 1723–1735.
- Lindström A, Rune G. 1999.** Root deformation in plantations of container-grown Scots pine trees: effects on root growth, tree stability and stem straightness. *Plant and Soil* **217**: 29–37.
- Lynch J. 1995.** Root Architecture and Plant Productivity. *Plant Physiology* **109**: 7–13.
- Moore JR, Tomblison JD, Turner J a., van der Colff M. 2008.** Wind effects on juvenile trees: a review with special reference to toppling of radiata pine growing in New Zealand. *Forestry* **81**: 377–387.

- Malamy JE. 2005.** Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture. *Plant, Cell and Environment* **28**: 67–77.
- Mason EG. 1985.** Causes of juvenile instability of *Pinus radiata* in New Zealand. *New Zealand Journal of Forestry Science* **15**: 263–280.
- Mason E. 2004.** Effects of soil cultivation, fertilisation, initial seedling diameter and plant handling on the development of maturing *Pinus radiata* D. Don on Kaingaroa gravelly. *Bosque* **25**: 43–55.
- Mason EG, Cullen AWJ. 1986.** Growth of *Pinus radiata* on ripped and unripped Taupo pumice soil. *New Zealand Journal of Forestry Science* **16**: 3–18.
- McMinn RG. 1978.** Root development of white spruce and lodgepole pine seedlings following outplanting. In: Van Eerden E, Kinghorn JM, eds. *Symposium on Root Form of Planted Trees*. Victoria, B.-C.: British Columbia Ministry of Forest, Canadian Forest Service, 186–190.
- Nakamoto T. 1994.** Plagiogravitropism of maize roots. *Plant and Soil* **165**: 327–332.
- Nielsen CCN. 1990.** Einflüsse von Pflanzenabstand und Stammzahlhaltung auf Wurzelform, Wurzelbiomass, Verankerung sowie auf die Biomassenverteilung im Hinblick auf die Sturmfestigkeit der Fichte. In: Sauerländer JD (ed) *Schriften aus der Forstl. Fak. der Univ. Göttingen und der Niedersächsischen Forstl. Versuchsanstalt*, 100. Frankfurt am Main, Germany, p 259.
- Ortega U, Majada J, Mena-Petite A, Sanchez-Zabala J, Rodriguez-Iturrizar N, Txarterina K, Azpitarte J, Dunabeitia M. 2006.** Field performance of *Pinus radiata* D. Don produced in nursery with different types of containers. *New Forests* **31**: 97–112.
- Plourde A, Krause C, Lord D. 2009.** Spatial distribution, architecture, and development of the root system of *Pinus banksiana* Lamb. in natural and planted stands. *Forest Ecology and Management* **258**: 2143–2152.
- Quine CP, Burnand AC, Coutts MP, Reynard BR. 1991.** Effect of mounds and stumps on the root architecture of Sitka spruce on a peaty gley restocking site. *Forestry* **64**: 385–401.
- Riedacker A. 1978.** Etude de la déviation des racines horizontales ou obliques issues de boutures de peuplier qui rencontrent un obstacle: applications pour la conception de conteneurs. *Annales des Sciences Forestières* **35**: 1–18.
- Riedacker A, Dexheimer J, Tavakol R, Alaoui H. 1982.** Modifications expérimentales de la morphogénèse et des géotropismes dans le système racinaire de jeunes chênes. *Canadian Journal of Botany* **60**: 765–778.
- Robert JA, Lindgren BS. 2006.** Relationships between root form and growth, stability, and mortality in planted versus naturally regenerated lodgepole pine in north-central British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research-revue Canadienne De Recherche Forestiere* **36**: 2642–2653.
- Schelhaas MJ. 2008.** Impacts of natural disturbances on the development of European forest resources: application of model approaches from tree and stand levels to large-scale scenarios. *Dissertationes Forestales* **56**: 28 p.
- Somerville A. 1979.** Root anchorage and root morphology of *Pinus radiata* on a range of ripping treatments. *New Zealand Journal of Forestry Science* **9**: 294–315.

- Stokes A. 1999.** Strain distribution during anchorage failure of *Pinus pinaster* Ait. at different ages and tree growth response to wind-induced root movement. *Plant and Soil* **217**: 17–27.
- Sundström E, Keane M. 1999.** Root architecture, early development and basal sweep in containerized and bare-rooted Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Plant and Soil* **217**: 65–78.
- Sutton RF. 1978.** Root system development in young outplants particularly white spruce. In: Van Eerden E, Kinghorn JM, eds. *Symposium on Root Form of Planted Trees*. Victoria, B.-C.: British Columbia Ministry of Forest, Canadian Forest Service, 172–185.
- Sutton RF. 1983.** Root growth capacity: relationship with field root growth and performance in outplanted jack pine and black spruce. *Plant and Soil* **71**: 111–122.
- Toral M, Bown HE, Manon A, Alvarez J, Navarro-Cerrillo R. 2011.** Wind-induced leaning (toppling) in young *Pinus radiata* plantations in Chile. *Ciencia E Investigacion Agraria* **38**: 405–414.
- Yang M, Défossez P, Danjon F, Fourcaud T. 2014.** Tree stability under wind: simulating uprooting with root breakage using a finite element method. *Annals of botany*.

Chapitre 6

VI. Conclusion et perspectives

Des connaissances nouvelles et des résultats originaux

Stabilité d'arbres de 12 cm de DHP, ne se déracinant pas avec une plaque sol/racines, à enracinement profond sur sol sableux

Une bonne partie des études sur la stabilité des arbres a été réalisée sur des arbres à enracinement superficiel (10 à 40 cm de profondeur) (e.g. Coutts 1983, 1986; Blackwell et al. 1990; Ray and Nicoll 1998). Il existe de nombreuses études sur de petits arbres (moins de 10 cm de DHP), mais avec une description sommaire (indice de Menzies : Toral et al. 2011) ou partielle (Harrington and DeBell 1996) de l'architecture racinaire avec des notes subjectives. Nos deux études sur la stabilité et l'architecture racinaire détaillée d'arbres de 12 cm de DHP au moment de la tempête, avec des systèmes racinaires qui commencent à se complexifier, sont donc originales.

L'étude du chapitre 2 et en partie du chapitre 3 confirment l'importance du pivot pour des arbres non matures, qui ne se déracinent pas avec une plaque sol/racines, à enracinement profond sur sol sableux. Le pivot peut permettre un bon ancrage : en sols profonds, s'il est long et assez peu épais ; en sols peu profonds, s'il est fortement renforcé par sa croissance en diamètre. Dans ce dernier cas, son volume est alors nettement supérieur à un pivot en sol profond. Les racines profondes insérées à l'extrémité du pivot principal et des pivots secondaires permettent également de mieux ancrer l'arbre. La rigidité en flexion au vent et sous le vent des racines traçantes sur une distance assez proche de l'arbre peuvent compenser en partie une défaillance du pivot mais les racines traçantes n'ont pas l'air de suffire à elles-seules. Pour des arbres de ces dimensions dont le rôle du pivot est prépondérant, ce pivot ne représente qu'un peu plus de 3% du volume du tronc. Le volume relatif des racines traçantes par rapport au volume racinaire total est de 46%, ces racines traçantes ne jouaient pas un rôle très important pour la stabilité de ces arbres de 12 cm de DHP au moment de la tempête. Pour cette espèce qui ne fait pas de développement retardé, l'arbre allouerait de la biomasse en prévision de sa stabilité future au stade mature. En effet, sur des arbres de 50 ans, le volume des racines traçantes sans la souche était de 40%, et le volume des pivots secondaires portés par ces racines traçantes était de 24%.

La taille et la localisation du plus grand secteur sans racines (LABS) n'influencent pas la stabilité des arbres de ces dimensions. Néanmoins, pour la stabilité future de l'arbre adulte (Danjon et al. 2005 ; Coutts 1983), la formation d'une cage sol/racines est dépendante d'une distribution des racines traçantes homogène autour de la souche et pourrait ne pas être optimale si la taille du secteur sans racines traçantes est trop importante. Au stade jeune, les arbres penchent systématiquement dans la direction de ce secteur sans racines sous le vent, ce qui signifie bien qu'un grand secteur sans racines traçantes est une faiblesse dans l'architecture racinaire des arbres.

Dans le même ordre d'idée, nous constatons une très forte acclimatation de la ZRT sous le vent. En effet, la rigidité en flexion à 1 DHP était 2,4 fois supérieure à celle au vent et la somme des CSA était 1,5 fois supérieure (chapitre 2). Pourtant, ce compartiment du système racinaire ne joue qu'un rôle secondaire dans la stabilité d'arbres de dimensions intermédiaires. En effet, la rigidité en flexion sous le vent à

1.5 DHP vient compléter celle au vent à 2.5 DHP. Sur des arbres en forêt boréale et enracinement superficiel, les arbres tombés ont un LABS plus grand que les arbres restés debout ; l'orientation du LABS n'est cependant pas prise en compte ainsi que le taux de dégâts dans l'article correspondant (Krause et al. 2014).

La principale faiblesse de ces 2 études est que nous n'avons pas pu les mener juste après la tempête. Le développement et la croissance post-tempête des arbres ont pu masquer certaines différences entre arbres : redressement du tronc, croissance en épaisseur des racines traçantes, qui ont pu se renforcer davantage sur les arbres penchés (acclimatation). Nous aurions pu tenter de corriger ces différences en mesurant les largeurs des cernes des racines, mais la méthodologie de ce type d'étude reste à développer.

Ainsi pour des arbres de dimensions intermédiaires, le système racinaire maintient l'arbre grâce à son pivot vertical fin et long ou épais et court sur lequel s'insèrent des racines profondes (Fig. 1).

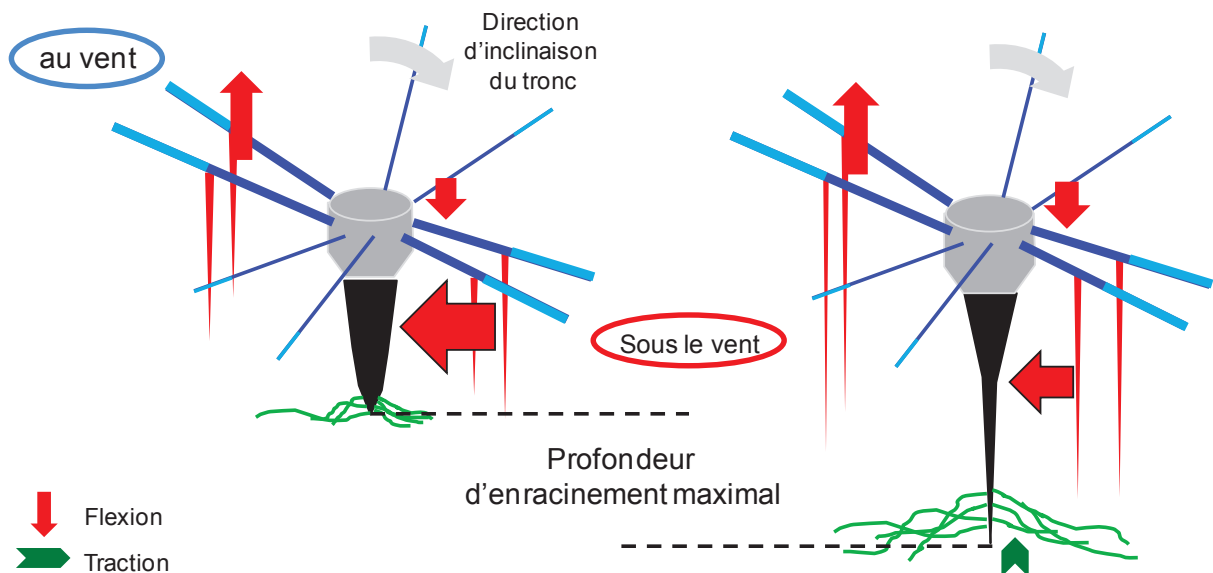


Fig. 1 Schémas de deux systèmes racinaires d'arbres de 8 m ayant résisté à la tempête avec les contraintes représentées. La taille des flèches dépend de l'intensité du stress. Les racines sont colorées en fonction de leur compartiment: (1) la souche en gris, (2) le pivot en noir, (3) la zone de défilement rapide (ZRT) des racines traçantes en bleu, (4) les racines traçantes au-delà du ZRT bleu clair, (5) les pivots secondaires en rouge, et (8) les racines profondes en vert.

L'influence du mode de régénération sur la morphologie racinaire

Les arbres semés par rapport aux arbres plantés ont un plus petit volume relatif de souche mais un volume similaire de pivot. La rigidité en flexion de celui-ci à 50 cm de profondeur était plus importante sans doute due à un défilement moins important (Fig. 1). Les arbres semés de Nezer avaient également moins de racines obliques et de pivots secondaires insérés sur la souche et un plus grand secteur sans racines traçantes. Cette dernière différence n'est pas apparue sur les arbres de Solférino.

Ainsi, plusieurs morphologies racinaires pour des arbres de dimensions intermédiaires permettent de résister à la tempête (cf. Fig. 3 du chapitre 2).

Le nombre moyen de racines traçantes insérées sur la souche chez le pin maritime est assez constant, il est de l'ordre de 14 à 16 racines que ce soit chez les arbres semés et plantés des différentes études (pour un secteur sans racine moyen de 65 à 100° au vent et sous le vent). Nous avons relevé une seule exception, r les arbres plantés penchés de Nézer qui ont en moyenne 22 ± 5 racines traçantes insérées sur la souche. Ce caractère a donc une faible variabilité (écart-type de 4 à 6 racines traçantes selon les parcelles) et donc une faible plasticité, il n'est pas influencé par le mode de régénération. Il est en revanche réduit de moitié par le bouturage (Khuder et al. 2007), la zone des dix premiers centimètres de l'ordre 1, qui génère 12 racines sur 16, n'a pas cette capacité sur la racine principale émergeant de la bouture. Le pin maritime est une espèce sans développement retardé, ni réitérations spontanées, ni développement de racines adventives (Atger and Edelin 1994). Certaines espèces, qui peuvent générer de nouvelles racines ayant le même rôle que les racines traçantes chez le pin maritime, peuvent avoir un nombre initial de ces racines plus faible. Ce nombre de racines permet sans doute de minimiser la taille du secteur sans racine même en cas d'aléa, et de répartir la biomasse sur un nombre restreint de racines, ce qui permet d'obtenir une bonne rigidité en flexion sur ces racines.

Ainsi, contrairement à certaines études de comparaisons d'arbres semés et plantés (Plourde et al. 2009), les pins maritimes plantés et semés possèdent majoritairement un pivot correct et un nombre similaire de racines traçantes insérées sur la souche.

L'influence des déformations causées par le conteneur et la plantation

Les déformations causées par le conteneur sur les racines traçantes n'influencent pas leur distribution circulaire malgré la déviation d'azimut causée par le conteneur. Pour la majorité des arbres plantés, les déviations d'azimut sur les racines traçantes amènent à une distribution de celles-ci similaire à celle des arbres semés. L'arbre englobera dans sa souche les déformations en grandissant (vers 6- 7 ans) et aura une distribution équivalente à un arbre sans déformation.

En revanche, le conteneur entraîne la transformation de certaines de ces racines traçantes en racines obliques ou verticales : le nombre de racines pivotantes et obliques insérées sur la souche augmente fortement à la suite de ces déformations, par la perte du tropisme d'origine. Le nombre de racines traçantes autour de l'arbre planté est ainsi réduit et le risque que la distribution soit asymétrique augmente. La cage sol/racines nécessaire à la stabilité au stade adulte s'en trouvera diminuée et l'ancrage sera ainsi moins bon.

Le conteneur étudié amenait plus de déformations au niveau de ses racines insérées sur la souche que les arbres semés mais les arbres plantés présentaient un secteur sans racine similaire aux arbres semés.

L'influence du travail du sol et de la végétation

Les différents types de labour n'entraînent pas de déformations spécifiques supplémentaires des systèmes racinaires. Mais sur une parcelle labourée en bande, les racines traçantes à la surface du sol vont suivre la dérayure, et ce tracé sera toujours présent jusqu'à la coupe rase, même si la dérayure se comble au fil du temps.

Des systèmes racinaires très déformés étaient présents en grand nombre sur certaines parcelles sans que ces défauts puissent être reliés à des caractéristiques de la préparation du sol ou de la végétation. En effet, le pourcentage de recouvrement et le type de végétation n'étaient pas corrélés avec les déformations racinaires, ce qui paraît surprenant. En effet, nous avons fait des observations sur le terrain, sur des racines d'arbres plus vieux traversant des touffes de molinie. Ces racines étaient souvent gênées par les touffes selon leur densité et il pouvait y avoir une réduction de diamètre et une éventuelle tortuosité. De même que sur une jeune plantation, nous avons observé que certains plants avaient été mal plantés dans des touffes de molinie. Dans la littérature, le contrôle de la végétation a surtout été mis en relation avec la croissance et la mortalité par Mason (Mason et al. 1992; Mason et al. 1996; Mason and Milne 1999; Mason 2004). Il améliore en général la croissance et diminue la mortalité. Nous faisons l'hypothèse que l'observation de ces fortes occurrences de déformations dans certaines des parcelles étudiées devait être plutôt due à la mise en œuvre effective de la plantation.

L'influence de la direction de la ligne de plantation

Nous avons vu au chapitre 3, que la stabilité des arbres plantés après un labour en bande n'est pas influencée par la position de la dérayure quelle que soit la direction du vent.

Toutefois la dérayure affecte la distribution des surfaces en section (CSA) des racines traçantes autour de l'arbre : les arbres droits et penchés ont un renforcement de la CSA au vent quand la dérayure est située sous le vent à 1.5 DHP (Tableau 4 du chapitre 3). Cela n'a pas été vu systématiquement selon la position de la dérayure sur nos parcelles. Coutts et al. (1990) notent également que le système racinaire est moins développé du côté de la dérayure.

L'influence des entretiens

L'entretien par le rouleau landais de l'interligne peut endommager les racines proches de la surface car les racines traçantes suivent le niveau du sol à faible profondeur. Le labour en bande présentant une dérayure et une enrayure déséquilibre les rouleaux et entraîne leur enfoncement dans le sol. Le nombre important de blessures sur la parcelle de labour en bande du chapitre 2 peut provenir du passage d'un rouleau landais lourd ou d'un souci mécanique lors du passage dans l'interligne entraînant une maniabilité réduite. Le rouleau landais reste un outil efficace pour les opérations de débroussaillage et peu dommageable pour les

systèmes racinaires du pin, à condition de le passer à un an (l'élongation des racines traçantes serait déjà d'1,5 m), ou de faiblement le charger.

Comme mentionné dans le chapitre 2, la coupe des racines est particulièrement gênante dans les zones où les racines sont soumises à de fortes contraintes en flexion. En effet, le chapitre 4 souligne qu'à la suite d'une réitération, la rigidité en flexion est réduite et ne représente plus que 2/5 de la rigidité d'origine (Fig. 2).



Fig. 2 Somme des surfaces en section et de la rigidité en flexion après une réitération pour des racines de 2 classes de diamètres avant la réitération. En rouge : traction, en vert : la flexion.

Perturbation du schéma architectural

Le pivot principal et la ZRT des racines traçantes se développent pleinement dans les un à deux ans après la germination (Burbidge, 1936). Leur développement, selon le schéma architectural de l'espèce, peut être altéré par des débris de bois, pierres, un horizon induré ou une nappe phréatique superficielle. De plus, l'élevage en pépinière et la plantation peuvent perturber le schéma architectural comme mentionné dans le chapitre 5. Enfin, en dehors d'un sous-solage dans le cas d'un horizon induré, ou d'un drainage, aucune autre pratique sylvicole ne modifie directement la croissance des racines profondes. Comme l'horizon induré sert de support mécanique ferme pour le système racinaire, le sous-solage dans le spodosol sableux n'est probablement pas utile pour améliorer l'ancrage, à moins qu'une grande partie de la parcelle ait un horizon induré à une profondeur inférieure à 60 cm (Danjon et al. 2005). Les conséquences sur l'architecture du système racinaire d'un drainage pour abaisser la nappe phréatique en cours de révolution ne sont pas connues avec précision. Cela peut être fait en creusant des fossés profonds et/ou un meilleur entretien de ces fossés ou assurant un débit plus important en aval.

Difficultés rencontrées

Le principal écueil auquel nous nous sommes heurtés est la très grande variabilité de structures des systèmes racinaires, même dans un sol relativement homogène en surface. Cette variabilité est amplifiée par les différences de taille entre arbres d'un même jeu de données. Nous avons eu du mal à trouver des parcelles pour l'étude du chapitre 3 : les arbres de Solférino avaient une année de plus que les arbres du

chapitre 2 (Nézer) depuis la tempête. Nous avons échantillonné des arbres de tailles très différentes, car il était difficile de trouver suffisamment d'arbres sur un périmètre faible. Nous avons effectivement réussi à obtenir l'architecture racinaire d'un nombre relativement important d'arbres en peu de temps. La variabilité des architectures était encore plus grande que pour les arbres du chapitre 2 et les différences entre droits, penchés et versés étaient aussi relativement ténues, ce qui explique peut-être que nous ayons trouvé que très peu de relations entre écart à la verticalité basale (EVB) et caractéristiques de l'architecture racinaire, alors que la taille des échantillons que nous pouvons mesurer est nécessairement réduite, et qu'il n'est pas possible de stratifier les systèmes racinaires sur une quelconque caractéristique racinaire avant déterrage.

La résistance en flexion aurait pu être plus importante sous le vent au niveau de la charnière (proche de l'arbre). La variabilité intra-classe pour ces composantes masque peut-être les effets car dans le chapitre 2, nous avons vu qu'il y avait souvent chez les arbres droits une résistance à la flexion importante soit au vent, soit sous le vent.

La caractérisation des déformations dues au conteneur et au travail du sol aurait été plus précise si nous n'avions échantillonné que des arbres de 3 ans. Cependant, même sur une propriété aussi importante que celle de la Caisse des Dépôts et Consignations, nous n'avons pas pu trouver un nombre suffisant de parcelles d'arbres de 3 ans, avec une grande diversité des opérations de préparation du sol. Heureusement, pratiquement tous les reboisements avaient été effectués avec un même type de conteneur. Nous avons aussi eu beaucoup de mal à trouver des semis naturels ou artificiels, l'une ou l'autre pratique n'étant plus utilisées sur la propriété. En forêt, dans les parcelles non-expérimentales, se pose aussi le problème de la mémoire des opérations sylvicoles pratiquées sur le long terme : nous n'avons pas obtenu pour toutes les parcelles toutes les informations qui auraient été utiles pour notre analyse. Par exemple, le gestionnaire n'a pas pu nous dire où se trouvait le labour en bandes dans les parcelles mesurées au chapitre 2. Nous avons localisé cette opération en consultant des photographies aériennes anciennes sous Géoportail. Pour le chapitre 2 nous avons utilisé une technique d'échantillonnage originale, en ne prenant que des arbres de même dimension aérienne. C'est certainement grâce à cet échantillonnage que nous avons mis en évidence des différences entre classes d'inclinaison alors même que la variabilité des architectures était très forte et la taille d'échantillon était relativement réduite.

Des innovations techniques dans la mesure des systèmes racinaires et la topographie du sol

Cette thèse a été l'occasion d'adapter des méthodes ou de développer de nouvelles méthodes de prélèvement, de mesures ou d'analyses, qui constituent un apport important à la discipline.

Mesure de la microtopographie sur le terrain

Nous avons créé un outil permettant de mesurer la topographie du sol tous les 20 cm sur 200 cm pour des différences d'altitude dépassant les 50 cm, comme on peut en rencontrer en forêt de plaine. Cet outil a été conçu sur le modèle de l'aspérimètre au champ (Thiébeau et al. 2011). Notre outil a permis de caractériser finement les différents types de labour mais également de calculer la distance entre la racine dont la profondeur était la plus faible et le niveau du sol (chapitre 4).

Nouvelle technique de mesure de l'architecture sur le terrain

Les méthodes qui permettent d'acquérir des données sur le système racinaire sont souvent laborieuses et chronophages. Une des principales motivations au développement de nouvelles techniques de mesures était de réduire ce temps de mesure en maintenant une précision adaptée à nos analyses. Par exemple en numérisation 3D, si le diamètre d'une racine reste constant sur une section mais que la racine présente différentes inclinaisons très rapprochées les unes des autres (pour les arbres du chapitre 5), nous avons dû augmenter le nombre de points de mesures pour obtenir une bonne estimation du diamètre et de la topologie de chaque segment.

Nous récapitulons les innovations les plus importantes.

Nous avons développé une technique de mesures sommaires, le raciporteur, permettant de mesurer simplement l'architecture d'arbres de dimensions intermédiaires (16 cm de DHP) sur le terrain. Après la conversion des données enregistrées sur le terrain en fichier d'entrée de type MTG, nous avons utilisé nos fonctions classiques d'extraction. Cette nouvelle technique permet d'effectuer des mesures racinaires 3D dans des zones difficiles d'accès ou avec un climat incompatible avec l'utilisation d'un numériseur 3D. Ce type de mesures peut aussi être utilisé par une équipe qui ne peut ou ne souhaite pas acquérir un numériseur 3D.

Préparation de points de mesures et reconstitution de l'architecture d'arbres treuillés par numérisation

Nous avons mesuré l'architecture racinaire des arbres treuillés de Nezer après treuillage. Puis nous avons reconstitué l'architecture avant treuillage à l'aide de serre-joints et de vis, ce qui n'avait pas encore été fait. Ainsi, nous avons numérisé les systèmes racinaires dans les deux positions. Pour récupérer la même structure, nous avons mis des points au feutre liquide posca sur les futurs points de mesure.

Nous avons par la suite repris cette technique sur tous les arbres d'une certaine taille, en changeant de couleur de feutre d'une arborescence à l'autre. Cela nous a permis de gagner beaucoup de temps car nous cliquons alors 10 ou 20 points avec le numériseur, avant de donner les diamètres au pied à coulisse. Le mesureur n'a pas besoin d'alterner entre les deux outils, le stylet et le pied à coulisse, et cela diminue le risque d'erreur de correspondance entre le point de mesure des coordonnées et le point de mesure du diamètre.

Des innovations dans le calcul de nouvelles variables et l'analyse racinaire

Estimation des volumes perdus dus à la casse lors du déterrage des systèmes racinaires

L'estimation empirique des volumes racinaires perdus lors de l'extraction de systèmes racinaires développée par Danjon et al. (2013a) a été utilisée pour la première fois pour analyser des différences entre traitements, dans le chapitre 2. Cette estimation est spécifique à chaque compartiment racinaire et permet d'obtenir le volume total racinaire perdu. Le compartiment le plus important dans cette estimation est le compartiment des racines traçantes (surtout la partie hors ZRT – voir Fig. 3). La faiblesse de cette estimation est qu'elle ne prend pas en compte la potentielle ramification des racines traçantes : le nombre total de racines et des pivots secondaires au delà de la ZRT s'en trouve ainsi sous-estimé.

Les volumes racinaires perdus ont été ajoutés comme segments supplémentaires au MTG des arbres permettant une représentation complète de ceux-ci (voir Fig. 4) et améliorant certains calculs.

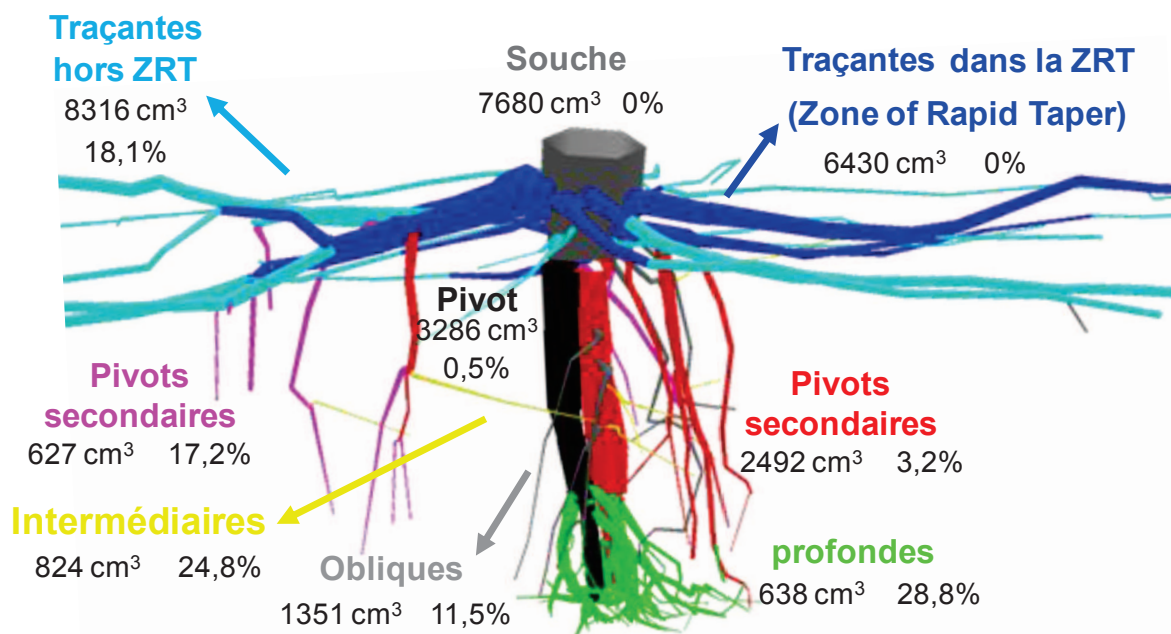


Fig. 3 Reconstruction 3D complète d'un système racinaire de 12 cm de DHP de Nezer. La souche est en gris, le pivot principal en noir, les racines traçantes sont de couleur bleue (ZRT en bleu foncé et Hors ZRT en bleu ciel), en rouge les pivots secondaires, en jaune les racines intermédiaires et en vert les racines profondes. Le volume total par compartiment est indiqué avec le pourcentage des racines perdues dans ce volume.

Volume des racines traçantes dans la ZRT

La zone de défilement rapide (ZRT) est la partie proximale des racines traçantes, renforcée par une croissance plus soutenue et qui est principalement sollicitée en flexion. Dans Danjon et al. (2005), la ZRT avait été définie directement à partir du défilement, mais sans tenir compte de la ramification qui modifie le défilement proprement dit. De plus, la ZRT pouvait être très longue pour des racines de faible diamètre alors que leur efficacité en flexion est logiquement faible. La nouvelle définition proposée dans le chapitre 2 retranche du calcul de défilement, le défilement dû à la ramification, et est calculée à partir d'un autre rapport, qui produit des faibles longueurs de ZRT pour les racines de faible diamètre (voir Online ressource 1).

Le plus grand secteur sans racines (LABS)

Le calcul du plus grand secteur sans racines traçantes tenant compte de la distribution de ces racines autour de l'arbre au vent et sous le vent a été défini à partir des images XY (vue du dessus) des arbres du chapitre 2. Les racines traçantes prises en compte pour borner ce secteur devaient avoir, à 20 cm de distance radiale, un diamètre supérieur à 2 cm. Ce diamètre racinaire a été choisi sur la base de l'influence des diamètres racinaires sur la rigidité en flexion des racines des arbres échantillonnés. Les racines qui étaient également trop déviées (plus de 90°) par rapport à leur azimut d'insertion n'étaient pas prises en compte pour borner ce secteur.

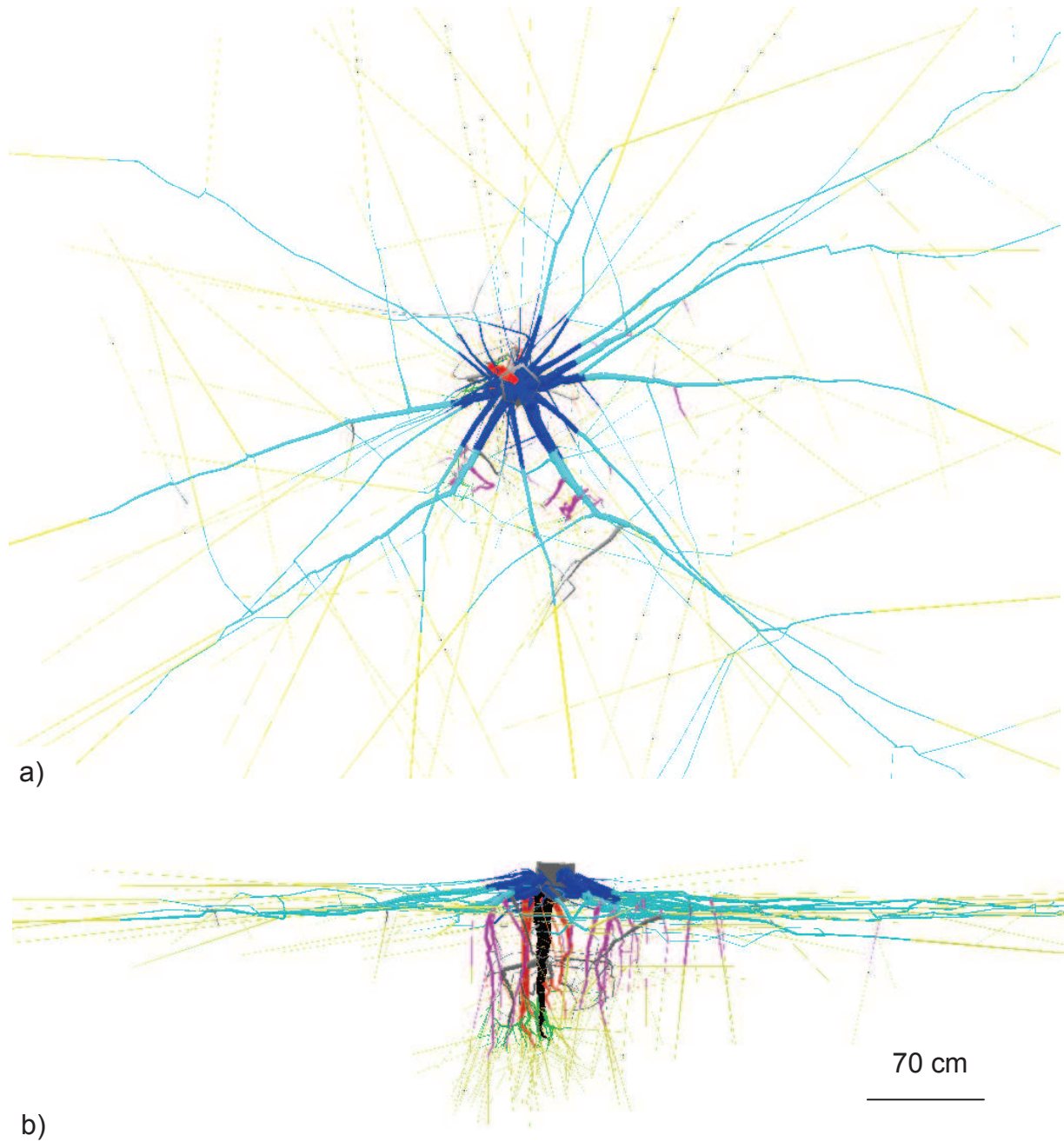


Fig. 4 Reconstruction 3D complète d'un système racinaire de 12 cm de DHP de Nezer. La souche est en gris, le pivot principal en noir, les racines traçantes sont de couleur bleue (ZRT en bleu foncé et Hors ZRT en bleu ciel), en rouge les pivots secondaires, en gris les racines intermédiaires et en vert les racines profondes. En jaune sont représentés les segments perdus lors de l'arrachage dont le volume a été estimé. a) vue du dessus (XY), b) vue de profil (XZ).

Rigidité en flexion et charge de traction maximale

Crook & Ennos (1996) avaient bien calculé des paramètres mécaniques à partir de l'architecture de leurs arbres treuillés, mais en multipliant la résistance individuelle moyenne en flexion de racines traçantes dans le vent par le nombre de racines traçantes sous le vent, ce qui était très imprécis. A part cet article de Crook et Ennos (1996), à notre connaissance, les articles mettant en relation stabilité et architecture racinaire n'ont au mieux estimé que des sommes de CSA en différents points du système racinaire (Nicoll et al. 1995). Nous avons non seulement estimé la rigidité en flexion et la force de traction maximale en différents points du système racinaire, mais nous avons aussi déterminé quelle modification morphologique permettait d'augmenter cette rigidité en flexion : un faible nombre de racines traçantes pour un CSA donné et des racines traçantes plus ovales à 2.5 DHP. Dans notre cas, l'ovalisation jouait étonnamment un rôle marginal dans l'augmentation de la rigidité en flexion contrairement à Nicoll and Ray (1996), alors que cette acclimatation est très visible.

Indices de déformation

Des indices d'évaluation visuels (scoring) prenant en compte différentes déformations observées sur les systèmes racinaires issus de conteneurs (tortuosité des racines traçantes, tortuosité du pivot, compression racinaire) ont été utilisés antérieurement (Chavasse 1978; Ortega et al. 2006; Robert and Lindgren 2006). Cette thèse a permis de mettre au point des variables décrivant quantitativement les déformations qui ont été calculées sur la racine d'ordre I et les racines d'ordre II insérées sur la souche afin de voir l'influence du conteneur et de l'installation sur le développement racinaire (chapitre 5). Ces variables quantitatives étaient ainsi moins dépendantes de l'opérateur que les précédents indices. De plus, en travaillant par classes sur des mesures continues, les variables peuvent être affinées, ce qui n'est pas possible sur des indices d'évaluations visuels.

Perspectives

Toutes les améliorations techniques pour les mesures pourront être mises en œuvre sur des études à venir. Les innovations dans les analyses des données pourront être utilisées sur les nouvelles données obtenues, mais elles pourront aussi être utilisées sur les données existantes à l'UMR Biogeco. Ainsi, le LABS, la rigidité en flexion ou la charge de traction maximale pourront être calculés sur des structures racinaires de différentes dimensions issues d'autres jeux de données (arbres matures : Danjon et al. (2005), arbres de 19 ans : Danjon et al. (2013a)). On sera alors à même de vérifier la relation entre la taille du LABS et la stabilité, hypothèse utilisée plusieurs fois dans cette thèse selon laquelle un grand LABS diminue le poids de la cage sol/racines (haubanage de la cage par les racines traçantes au vent et au niveau de la zone de charnière sous le vent où la rotation de l'arbre se fait), testée par Nielsen (1990).

Un reboisement coûte environ 1400 euros à l'hectare en 2013 (Direction Territoriale Sud-Ouest - Agence Landes Nord-Aquitaine 2013), mais à notre connaissance, la qualité du système racinaire obtenue, qualité qui détermine en partie la stabilité mécanique, donc le risque d'inclinaison du tronc ou de chablis, n'est pas évaluée a posteriori. Les résultats de cette thèse nous ont permis de définir la notion d'"arbre d'avenir" du point de vue de la qualité de l'ancrage en utilisant trois critères : (1) une taille du plus grand secteur sans racines inférieures à 120°, (2) un volume relatif du pivot supérieur à 4% (3) une déviation à la verticalité du pivot inférieure à 30°. Ces critères permettront de diagnostiquer la qualité de l'ancrage quels que soient les itinéraires techniques. Avec cet indice, les sylviculteurs peuvent évaluer rapidement et sans appareillage particulier la qualité de l'architecture racinaire pour la stabilité mécanique sur des plants âgés de 3 ans depuis la graine. Les critères (1) et (3) sont facilement mesurables sur le terrain avec un rapporteur. Pour le volume relatif du pivot (2), un calcul de la longueur du pivot par rapport à la longueur du tronc pourrait être adapté afin de simplifier ce calcul en prenant le diamètre de l'arbre au niveau du collet pour obtenir le volume du tronc et du pivot. Ainsi, les sylviculteurs pourraient déterrer, avec une mini-pelle mécanique, quelques arbres, puis calculer l'indice.

La plantation de pins maritimes en sol sableux, après labour, avec un conteneur de petite taille à parois rainurées et ajourées peut apparemment permettre d'obtenir de jeunes arbres puis des arbres de grande taille avec un système racinaire satisfaisant du point de vue de la stabilité. Cependant, dans environ 20% des parcelles, l'architecture obtenue n'est pas du tout satisfaisante. Nous avons vu que les défauts d'architecture étaient très probablement dus à la plantation elle-même. Il serait donc intéressant de simuler une plantation en forêt en reproduisant à dessein dans un dispositif randomisé ce qui peut produire un mauvais système racinaire comme par exemple l'absence de tassement au pied des plants, une plantation superficielle et pas assez profonde avec dessèchement du substrat (effet de mèche), une plantation après une semaine de stockage en conditions inappropriées... Ainsi il sera possible d'établir les techniques de plantations amenant à un mauvais développement du système racinaire. Par ailleurs, la taille des plants vendus en pépinière peut varier : la hauteur autorisée pouvant fluctuer entre 6 cm et 3 fois la taille du conteneur (JORF n°0289 du 12 décembre 2012 page 19407). Certaines années, en raison des conditions climatiques, les pépinières ont produit aussi des plants de taille supérieure aux normes, le système racinaire au sein du conteneur a pu être davantage déformé. Une expérimentation avec des semis et des arbres plantés issus de différents conteneurs (100, 200 cm³...) sur plusieurs types de labours pourrait être mise en place.

Dans cette thèse, nous avons aussi pu constater que le débroussaillage au rouleau landais n'endommagait gravement le système racinaire traçant que dans certains cas. Dans l'avenir, il s'agirait de déterminer quels facteurs déterminent le taux de dégâts, ce qui permettrait à la profession d'utiliser le rouleau landais, outil polyvalent et peu coûteux à mettre en œuvre, sans compromettre la stabilité des peuplements.

Trois méthodes d'évaluation de l'ancrage des arbres peuvent être utilisées. Les méthodes complémentaires aux observations en condition de gestion présentées dans cette thèse sont les expérimentations de treuillage et les expérimentations virtuelles par modélisation.

Les composantes importantes de l'ancrage des chapitres 2 et 3 ont été définies sur des arbres répartis dans des classes d'inclinaison et nous nous sommes intéressés majoritairement qu'à l'architecture racinaire. L'ancrage d'un arbre est un phénomène dynamique et complexe et certains paramètres comme la structure du sol, l'humidité du sol, le niveau de la nappe phréatique au moment de la tempête ou l'intensité de celle-ci et les turbulences au sein du peuplement n'ont pas été étudiés. Néanmoins, notre échantillonnage a visé à réduire l'influence de ces paramètres. Ces 2 chapitres ont conforté le fait que pour des arbres de dimensions intermédiaires et de façon générale, il existe une grande variabilité des systèmes racinaires pour les arbres qui sont restés droits malgré la tempête (voir Fig. 3 du chapitre 2).

Le treuillage d'arbres orientés dans la direction du vent permet d'obtenir la résistance maximale au déracinement de l'ensemble de l'arbre ou d'une partie du système racinaire si on ajoute une expérimentation d'élagage d'une catégorie de racines déterminée. Néanmoins, ce ne sont que des essais mécaniques statiques alors que, lors d'une tempête, les contraintes sont dynamiques.

La compréhension de l'ancrage des arbres se heurte à des difficultés expérimentales importantes car il n'est pas possible d'avoir accès aux racines et au sol durant une sollicitation mécanique. Des modélisations basées sur des systèmes racinaires réels ont été testées pour prédire la force d'ancrage des 4 grands modèles architecturaux dans plusieurs types de sol (Dupuy et al. 2005) ou un système racinaire simple dans un sol homogène (Fourcaud et al., 2008). Un modèle biomécanique de l'ancrage incluant la rupture a été mis au point par Yang et al. (2014) et fonctionne avec un système racinaire simple ou simplifié selon la complexité du système racinaire. Des modèles permettent également de simuler le vent dans un peuplement. La modélisation biomécanique est donc un outil complémentaire à la compréhension des phénomènes en jeu et à la validation d'hypothèses en permettant d'inclure également d'autres paramètres.

Les systèmes racinaires simplifiés utilisés dans les modèles ne permettent pas de prendre en compte les interactions entre toutes les composantes influençant l'ancrage mais permettent de vérifier l'influence des grandes composantes sur l'ancrage. Il faudrait pouvoir relier des essais de treuillages dans la direction du vent afin d'obtenir la résistance maximale au déracinement d'arbres puis numériser ces arbres. La numérisation permettrait d'acquérir l'architecture des arbres avec leurs caractéristiques. Ces systèmes racinaires réels avec les racines perdues et d'autres caractéristiques telles que par exemple le type de sol et son humidité pourraient être modélisés afin de tester la résistance au déracinement. Pour l'instant, à notre connaissance, les modèles n'incorporent pas tous ces paramètres et sont même spécifiques à un ou quelques paramètres.

La modélisation pourrait permettre aussi de tester dans le cas du pin maritime qui ne régénère pas de racines au cours du temps, l'ancrage à un stade jeune et à un stade adulte du même arbre avec la mise en place progressive de son système racinaire (le développement, la ramification, la croissance en diamètre et l'acclimatation au vent dominant) pour observer à quelles étapes de la vie du pin les composantes importantes pour l'ancrage évoluent. Cela pourrait peut-être expliquer le rôle d'un volume important des racines traçantes observé chez nos arbres de dimensions

intermédiaires pour la mise en place de l'ancrage du pin mature. Mais pour cela, il faudrait caractériser et modéliser la mise en place de l'architecture racinaire.

Bibliographie

- Atger C, Edelin C (1994) Premières données sur l'architecture comparée des systèmes racinaires et caulinaires. *Can J Bot* 72:963–975.
- Blackwell PG, Rennolls K, Coutts MP (1990) A Root Anchorage Model for Shallowly Rooted Sitka spruce. *Forestry* 63:73–91. doi: 10.1093/forestry/63.1.73
- Burbidge NT (1936) Root development in *Pinus pinaster* and the seasonal variation of its mycorrhizae. *Aust For* 10:32–40.
- Chavasse CGR (1978) The root form and stability of planted trees, with special reference to nursery and establishment practice. Proc. Symp. "Root Form Plant. Trees." British Columbia Ministry of Forests/Canadian Forest Service Department Report No.8, pp 54–64
- Coutts MP (1983) Root architecture and tree stability. *Plant Soil* 71:171–188. doi: 10.1007/BF02182653
- Coutts MP (1986) Components of Tree Stability in Sitka Spruce on Peaty Gley Soil. *Forestry* 59:173–197. doi: 10.1093/forestry/59.2.173
- Coutts MP, Walker C, Burnand AC (1990) Effects of establishment method on root form of lodgepole pine and sitka spruce and on the production of adventitious roots. *Forestry* 63:143–159. doi: 10.1093/forestry/63.2.143
- Crook MJ, Ennos AR (1996) The anchorage mechanics of deep rooted larch, *Larix europea* x *L-japonica*. *J Exp Bot* 47:1509–1517.
- Danjon F, Caplan JS, Fortin M, Meredieu C (2013a) Descendant root volume varies as a function of root type: estimation of root biomass lost during uprooting in *Pinus pinaster*. *Front Plant Sci* 4:402. doi: 10.3389/fpls.2013.00402
- Danjon F, Fourcaud T, Bert D (2005) Root architecture and wind-firmness of mature *Pinus pinaster*. *New Phytol* 168:387–400. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01497.x
- Danjon F, Khuder H, Stokes A (2013b) Deep phenotyping of coarse root architecture in *R. pseudoacacia* reveals that tree root system plasticity is confined within its architectural model. *PLoS One* 8:e83548. doi: 10.1371/journal.pone.0083548
- Direction Territoriale Sud-Ouest - Agence Landes Nord-Aquitaine (2013) Itinéraires techniques de travaux sylvicoles - Plateau landais, pin maritime des landes. 137 p.
- Dupuy L, Fourcaud T, Stokes A (2005) A numerical investigation into the influence of soil type and root architecture on tree anchorage. *Plant Soil* 278:119–134. doi: 10.1007/s11104-005-7577-2
- Fourcaud T, Ji J-N, Zhang Z-Q, Stokes A (2008) Understanding the impact of root morphology on overturning mechanisms: A modelling approach. *Ann Bot* 101:1267–1280. doi: 10.1093/aob/mcm245
- Ghani MA, Stokes A, Fourcaud T (2009) The effect of root architecture and root loss through trenching on the anchorage of tropical urban trees (*Eugenia grandis* Wight). *Trees* 23:197–209. doi: 10.1007/s00468-008-0269-9

- Harrington CA, DeBell DS (1996) Above- and below-ground characteristics associated with wind toppling in a young. *Trees* 11:109. doi: 10.1007/s004680050066
- Khuder H, Stokes A, Danjon F, et al. (2007) Is it possible to manipulate root anchorage in young trees? *Plant Soil* 294:87–102. doi: 10.1007/s11104-007-9232-6
- Krause C, Lemay A, Tremblay S, et al. (2014) How does the root system inhibit windthrow in thinned black spruce sites in the boreal forest? *Trees* 28:1723–1735. doi: 10.1007/s00468-014-1080-4
- Mason E (2004) Effects of soil cultivation, fertilisation, initial seedling diameter and plant handling on the development of maturing *Pinus radiata* D. Don on Kaingaroa gravelly. *Bosque* 25:43–55.
- Mason EG, Milne PG (1999) Effects of weed control, fertilization, and soil cultivation on the growth of *Pinus radiata* at midrotation in Canterbury, New Zealand. *Can J For Res Can Rech For* 29:985–992. doi: 10.1139/cjfr-29-7-985
- Mason EG, Milne PG, Cullen AWJ (1992) Establishment regimes for radiata pine on yellow-brown earths in Southland. *New Zeal For* 37:24–28.
- Mason EG, South DB, WeiZhong Z, Zhao WZ (1996) Performance of *Pinus radiata* in relation to seedling grade, weed control, and soil cultivation in the central North Island of New Zealand. *New Zeal J For Sci* 26:173–183.
- Nicoll BC, Easton EP, Milner A, et al. (1995) Wind stability factors in tree selection: distribution of biomass within root systems of sitka spruce clones. In: Coutts MP, Grace J (eds) *Wind trees*. Cambridge University Press, pp 276–301
- Nicoll BC, Ray D (1996) Adaptive growth of tree root systems in response to wind action and site conditions. *Tree Physiol* 16:891–898.
- Nielsen CCN (1990) Einflüsse von Pflanzenabstand und Stammzahlhaltung auf Wurzelform, Wurzelbiomass, Verankerung sowie auf die Biomassenverteilung im Hinblick auf die Sturmfestigkeit der Fichte. In: Sauerländer JD (ed) *Schriften aus der Forstl. Fak. der Univ. Göttingen und der Niedersächsischen Forstl. Versuchsanstalt*, 100. Frankfurt am Main, Germany, p 259
- Ortega U, Majada J, Mena-Petite A, et al. (2006) Field performance of *Pinus radiata* D. Don produced in nursery with different types of containers. *New For* 31:97–112. doi: 10.1007/s11056-004-7364-6
- Plourde A, Krause C, Lord D (2009) Spatial distribution, architecture, and development of the root system of *Pinus banksiana* Lamb. in natural and planted stands. *For Ecol Manage* 258:2143–2152. doi: 10.1016/j.foreco.2009.08.016
- Ray D, Nicoll BC (1998) The effect of soil water-table depth on root-plate development and stability of Sitka spruce. *Forestry* 71:169–182.
- Robert JA, Lindgren BS (2006) Relationships between root form and growth, stability, and mortality in planted versus naturally regenerated lodgepole pine in north-central British Columbia. *Can J For Res Can Rech For* 36:2642–2653. doi: 10.1139/X06-146
- Thiébeau P, Millon F, Beaudoin N (2011) Conception d'un aspérimètre pour mesures aux champs. *Cah Tech Inra* 72:37–58.

- Toral M, Bown HE, Manon A, et al. (2011) Wind-induced leaning (toppling) in young *Pinus radiata* plantations in Chile. *Cienc E Investig Agrar* 38:405–414.
- Yang M, Défossez P, Danjon F, Fourcaud T (2014) Tree stability under wind: simulating uprooting with root breakage using a finite element method. *Ann Bot.* doi: 10.1093/aob/mcu122

Annexe A

***VII. Annexe A – Supplementary material for the
Chapter 2***

Supplementary material for the chapter 2:

Title:

Several root system components contribute to wind firmness in 8-m high *Pinus pinaster* saplings seeded or planted on a moderately deep spodosol

Authors:

Antoine Danquechin Dorval^{1,2}, Céline Meredieu^{1,2}, Frédéric Danjon^{1,2}

¹ INRA, UMR1202 BIOGECO, F-33610 Cestas, France

² Univ. Bordeaux, BIOGECO, UMR 1202, F-33615 Pessac, France

Corresponding author:

Frédéric Danjon

INRA, UMR1202 BIOGECO, Domaine de l'Hermitage, 69 route d'Arcachon, F-33612 Cestas Cedex, France

e-mail: frederic.danjon@pierroton.inra.fr

telephone: +33 557122845

Stands were part of the Domaine de Nézer, Commune du Teich, Lat: N 44° 36' 0.00", Long: W 1° 1' 59.99" , 35 km South-West of Bordeaux, France, 10 m a.s.l. and were established on former clearcuts of *P. pinaster* stands. Lines were oriented 8 degrees from the North for FP and RP and 98 degrees from the North for SP and SFP. All the stands were fertilized with 60 units of P2O5 before ploughing. In the FP and SFP stands, ploughing direction was at a 45° angle toward planting lines. In the FP, SFP and SP plots, a "rouleau landais", i.e. a sledge with three heavy rolling cylinders fitted with perpendicular blades, was dragged on each planting line to pack down and level out the soil after ploughing. The FP, RP and SP stands were line-planted with turf-plug 1-year-old seedlings in a 3 m × 2 m; 4 m × 1.75 m and 4 m × 1.5 m layout, respectively. The SFP stand was line-seeded (3 kg.ha⁻¹ of seeds), distance between lines was 4 m. The SFP stand was thinned down 3 years after seeding. A "rouleau landais" was dragged to weed all stands eight years after seeding/planting.

We performed our inventory on 3 full lines in the SP and SFP stands, at a right angle to lines in the FP and RP stands, 16, 32 and 48 meters on either side of the East/West track separating the stands. We did not include trees with a stem curvature only at the base in our sampling because their leaning did not result from anchorage failure during storm Klaus.

To calculate the direction of the prevailing wind during the storm, we took into account the trees with angle of leaning > 6.5°. We used the median of stem leaning azimuths weighted by angle of leaning values. It ranged between 89 and 99° azimuth angles (Table 1). The prevailing wind direction during the storm was therefore set to an azimuth angle of 95°.

The trees we selected had a mean stem length of 10.40 ± 0.81 m and a mean DBH of 17 ± 1 cm in March 2012. During the storm, they averaged 7.95 ± 0.75 m of stem length; this variable was assessed using the branch whorls as a marker.

We cleared vegetation and litter manually around the trees. We placed a screw directed northward on each tree at the soil level to define the ground base, i.e. the limit between root and aerial parts. We excavated shallow roots up to 2 m radial distance using a high-pressure air lance connected to a compressor. Then we drew four additional screws vertically in shallow roots near their base to define a horizontal plane. We felled each tree and measured stem length to tip, stem length to the first living branch and stem length to the longest branch on either side with a tape. Finally, we uprooted the root systems with a 3-tonne mechanical shovel (Danjon and Reubens 2008).

The aerial shape of trees and their location in the stand influence on their wind resistance (Halter et al. 1993). To minimize variability due to tree position, we did not include trees in the vicinity of gaps and less than 100 m from the western edge. We computed vertical crown area (VCA - Cucchi, 2004) at a right angle to the prevailing wind direction as:

$$VCA = \frac{Sl_{1b} \times (Lb_N + Lb_S)}{2}$$

where Sl_{1b} is stem length from the first living branch to the terminal bud; Lb_N and Lb_S are the stem distance to the tip of the longest branch on either side (North and South, respectively).

All root axes and segments are classified into 9 classes, according to Danjon et al. (2005), *i.e.* stump segments (1), taproot segments (2), shallow root segments in the Zone of Rapid Taper (ZRT) (3), shallow root segments beyond the ZRT (4), sinkers from the ZRT (5), sinkers from beyond the ZRT (6), intermediate depth horizontal roots (7), deep roots (8) and oblique roots (9). Moreover, we calculated a chuck volume as the biggest sinker root on the leeward side. Sinkers belonging to the taproot complex were defined as all sinkers which are second order roots or higher order sinkers originating from a second order sinker. The 66% limit for deep roots was used instead of 75% in Danjon et al. (2005) because this new limit was better adapted to the morphology of our younger root systems. Sinkers beyond the ZRT branched at a radial distance greater than 2.5 times tree DBH from the centre of the ground base.

- (1) Stem volume was computed from stem length, ground base diameter and DBH.
- (2) In Danjon et al. (2005), branching was not taken into account for the definition of tapering, and the ratio resulted in long ZRTs for small diameter roots. We set the distal limit of the ZRT compartment in a new way by taking into account tapering due to branching. We computed the taper of the cross-section area (CSA) from the base of axis A to a given segment S as

$$\% \text{Proximal taper}_s = 100 \times \frac{\sqrt{D_{A3cm}^2 - \sum D_{Ollb}^2} - D_s}{l_{AS}}$$

where D_{A3cm} is the proximal diameter at 3 cm from the base of axis A, because the diameter right at the base of the axis base is often overlarge and difficult to measure; $\sum D_{Ollb}$ is the sum of branch diameters between the base of the axis and segment S; D_s is the distal diameter of segment S; l_{AS} is the length between the origin of axis A (+3 cm) and the end of segment S. The ZRT included all the segments located between axis origin and the last segment of each axis for which the above-defined taper from axis origin was larger than 2.5% *per* cm (graphically defined as in Danjon et al. (2005)).

- (3) We added an extension to each broken root in the MTG file in the form of a new segment with the following characteristics: volume was an estimation of V_d *per* root type obtained with the calibrated models, proximal diameter D_p was the diameter of the broken end, distal diameter was set to 0.2 cm, length l_d was computed as

$$l_d = \frac{12 \times V_d}{\pi \times (D_p^2 + 0.2 \times D_p + 0.2^2)},$$

the azimuth angle was assumed to be the same as in the last segment of the broken root.

The percentage of volume lost per compartment and the volume lost per compartment reached the following values: compartment (1) 0% and 0 cm³ per tree, compartment (2) 0 and 12, for the (3) 0 and 1, for the (4) 18 and

1453, for the (5) 3 and 142, for the (6) 17 and 78, for the (7) 25 and 142, for the (8) 29 and 151, for the (9) 11 and 133. The mean stem volume reached 112 944 cm³.

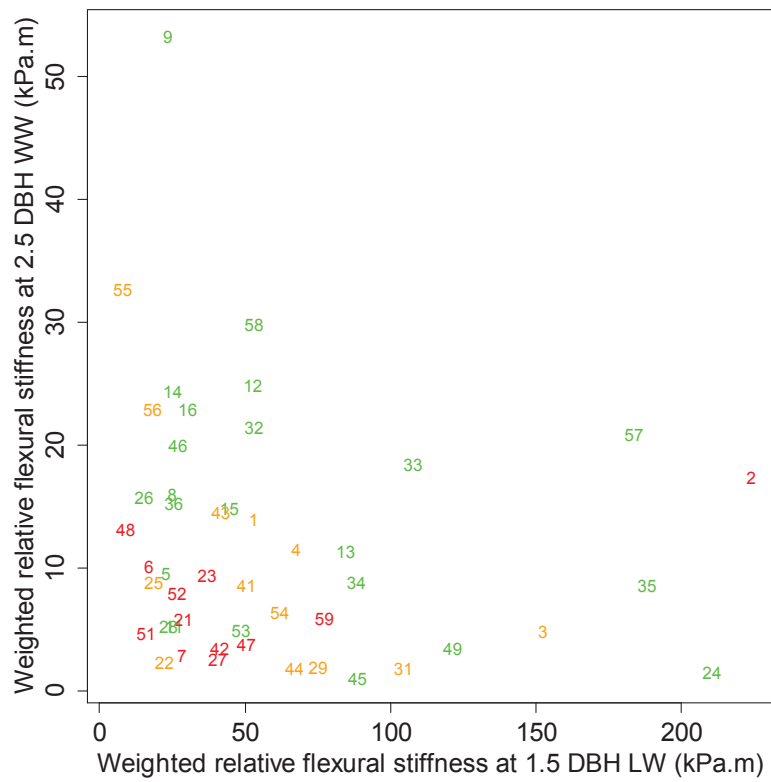
- (4) In Danjon et al. (2005), circular distribution was defined by classifying all root segments into 3 discontinuous sectors from their azimuth. This method resulted in large threshold effects e.g. a tree with two large roots at 50° and -50° from the wind direction had an empty windward sector. The corresponding variables were weighted linearly according to the angle to the centre of the 180° sector: the segments grown from a second order root whose azimuth 20 cm from the stump was the same as the centre of the sector carried a weight of 1. A weight of zero was attributed when the azimuth of the second order root was at 90° from the centre of the sector.

References

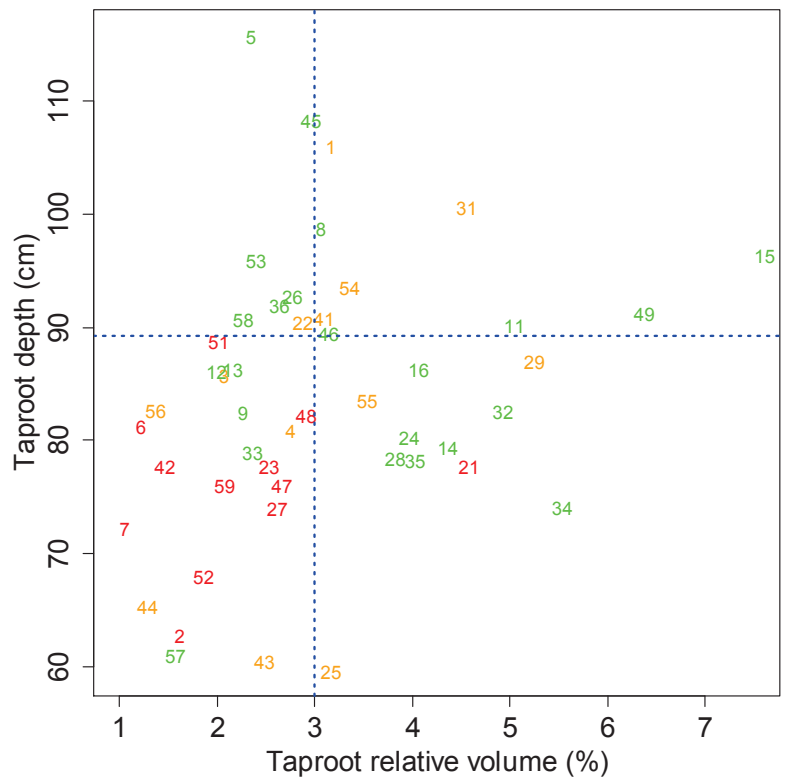
- Cucchi V, (2004) Sensibilité au vent des peuplements de Pin maritime (*Pinus Pinaster* Ait.). Analyse comparative de dégâts de tempête, étude expérimentale et modélisation de la résistance au déracinement. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1, spécialité Sciences du bois, 14 juin 2004, 108 p. + annexes.
- Danjon F, Fourcaud T, Bert D (2005) Root architecture and wind-firmness of mature *Pinus pinaster*. *New Phytol* 168:387–400. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01497.x
- Danjon F, Reubens B (2008) Assessing and analyzing 3D architecture of woody root systems, a review of methods and applications in tree and soil stability, resource acquisition and allocation. *Plant Soil* 303:1–34. doi: 10.1007/s11104-007-9470-7
- Halter MR, Chanway CP, Harper GJ (1993) Growth reduction and root deformation of containerized lodgepole pine saplings 11 years after planting. *For Ecol Manage* 56:131–146. doi: 10.1016/0378-1127(93)90108-Y

Variables	Unit	P for soil prep.			SW	Full ploughing (FP)			Rotary ploughing (RP)			Strip ploughing (SP)					
		S	L	T		Straight (9)	Leaning (3)	Toppled (3)	Straight (3)	Leaning (3)	Toppled (3)	Straight (3)	Leaning (3)	Toppled (3)			
Relative stump volume	%			0.024	n	7.9 ± 2.1	7.9 ± 2.6	8.6 ± 1.7	a	6.1 ± 1.3	6.5 ± 1.6	5.3 ± 0.3	b	7.1 ± 0.5	7.5 ± 0.6	6.9 ± 0.5	ab
Coarse and fine root number above deep root limit	n	0.010			n	452.2 ± 74.6	b 669.0 ± 190.9	818.3 ± 289.4		856.7 ± 310.2	ab 903.7 ± 606.2	931.3 ± 462.6		1774.0 ± 1260.0	a 653.0 ± 265.3	719.7 ± 170.3	
Weighted relative maximale tensile load of shallow roots at a radial distance of 1.5 DBH PP/2	Pa.m-1	0.021			n	141.0 ± 24.6	a 88.4 ± 50.2	147.9 ± 58.5		97.4 ± 14.5	b 129.5 ± 17.3	77.6 ± 22.9		159.4 ± 30.3	a 158.0 ± 22.7	83.7 ± 9.0	
Hard pan score				0.033	n	8.1 ± 8.6	10.0 ± 10.0	12.3 ± 2.1	a	1.7 ± 1.5	11.7 ± 7.8	2.0 ± 2.6	b	13.3 ± 7.6	11.7 ± 10.4	3.3 ± 5.8	ab
Basal weighted relative flexural stiffness of secondary sinker roots from beyond ZRT LW	kPa.m	0.032				0.1 ± 0.3	a 2.6 ± 3.6	1.3 ± 2.1		0.4 ± 0.7	b 0.0 ± 0.0	0.1 ± 0.0		1.3 ± 0.1	a 0.3 ± 0.4	0.0 ± 0.0	

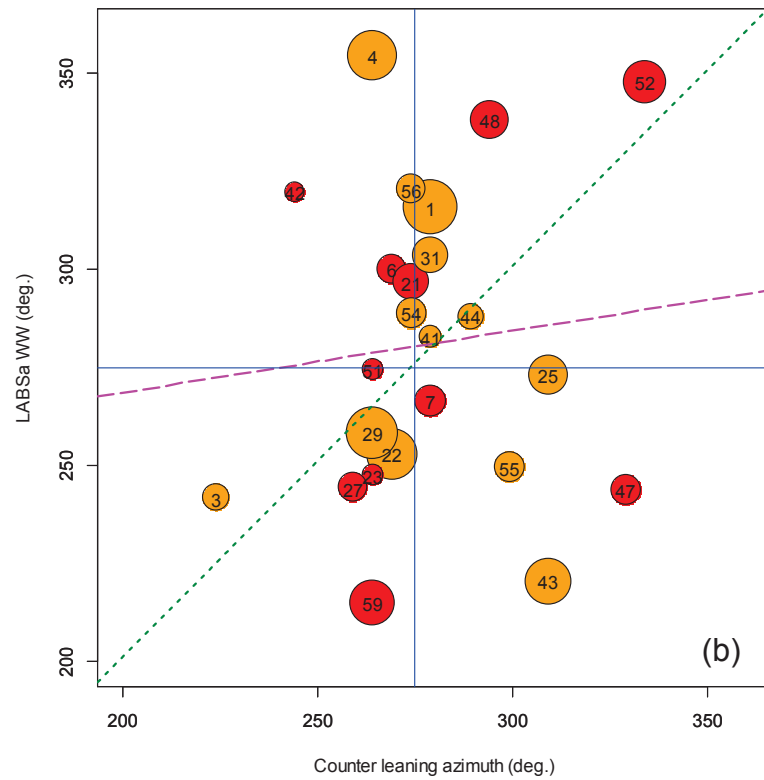
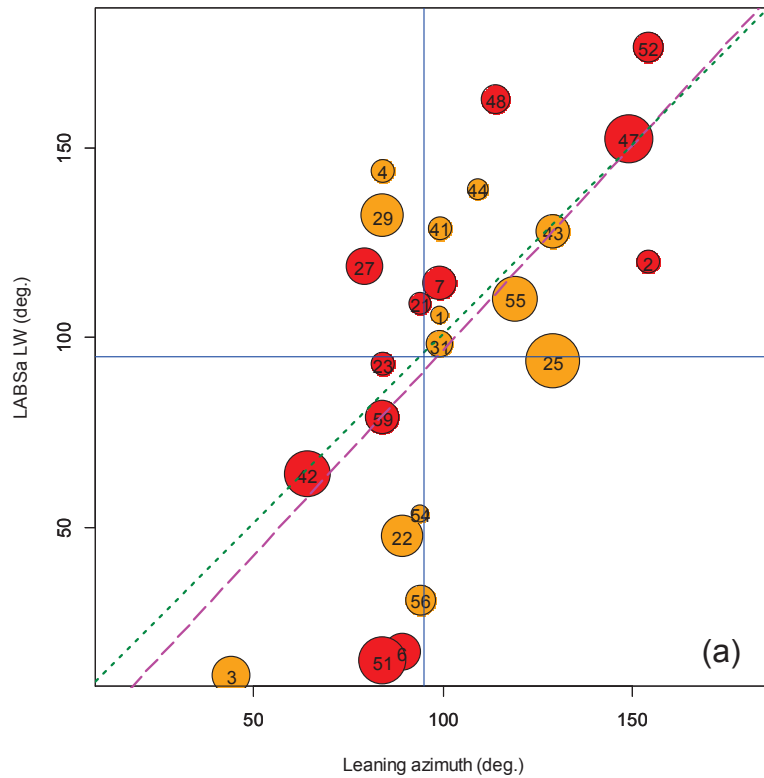
Online Resource 2 Root systems, planted stands only: root architectural characteristics from Tables 2 and 3 showing significant differences between tillage treatments per leaning class (number of trees). A letter “n” in the SW (Shapiro–Wilk test) column means that the residuals of the analysis of variance were normal. Only differences between tillage treatments within a leaning class are given, significant probabilities are indicated in the “P for soil prep.” column. S, L and T for Straight, Leaning and Toppled. Different letters indicate significant differences among planted stands within a same leaning class.



Online Resource 3 Weighted relative flexural stiffness values of shallow roots at 2.5 DBH radial distance on the windward side against weighted relative flexural stiffness values of shallow roots at 1.5 DBH radial distance on the leeward side. Green numbers: straight trees, orange: leaning trees, red: toppled trees.



Online Resource 4 Taproot depth against relative taproot volume for each tree. Green numbers: straight trees, orange: leaning trees, red: topped trees. Dotted blue lines define maximum values for topped trees, except for tree 21.



Online Resource 5 Leaning azimuth or counter-leaning azimuth for each tree vs. the corresponding azimuth of the largest angle between shallow roots (LABSa). Leaning trees (orange) and topped trees (red) only. Circle sizes are proportional to LABS sizes (ranging between 42 and 128 in a) and between 36 and 124 in b)), numbers inside circles are tree numbers. The magenta dashed line is the regression line. The dotted green line is the bisector line. Vertical and horizontal blue lines = wind and counter wind azimuth, respectively. a) LABSa leeward vs. leaning azimuth, $R^2 = 0.55$. b) LABSa windward vs. counter-leaning azimuth, $R^2 = 0.010$.

Annexe B

VIII. Annexe B – Protocole de mesure et bordereau de saisie Raciporteur du chapitre 3

Annexe B – Protocole de mesure Raciporteur

- Utilisation du raciporteur.

Appareil permettant de lire l'azimut à une distance donnée de la souche et la profondeur des traçantes, une sorte de rapporteur géant.

Installation et mesures : 45-60 minutes.

Ça ressemble un peu aux mesures de cross sectionnal area de 1994.

Installation des systèmes racinaires à mesurer :

- **Placer** 3 tréteaux répartis en triangles rehaussés par des caisses grises retournées. Installer le système racinaire en répartissant ses plus grosses racines traçantes sur les tréteaux.

- Faire 4 photos du système racinaire :

- Numéro de l'arbre
- Au Nord
- A l'Ouest
- Du pivot et des racines profondes

- **Visser** le raciporteur au centre du collet sur la souche en orientant la graduation 0 avec la vis au Nord. Si l'arbre est très penché, une planchette peut être vissée sur la souche afin de caler le raciporteur sur le centre « géométrique » du collet.

Afin que la saisie portable tienne pendant une journée de terrain, il est conseillé que la luminosité de l'écran soit assez faible.

Les profondeurs et les longueurs sont mesurées en cm tandis que les diamètres sont mesurés en dixième de millimètre.

- Premières mesures :

- La hauteur entre la vis au nord et le haut de la planche horizontale du raciporteur
- La profondeur maximale entre l'extrémité du pivot et le haut de la planche horizontale du raciporteur
- L'alias au niveau de l'ensemble des pivots secondaires du système racinaire (note de 0 à 5)
- L'alias au niveau du pivot principal (présence d'un bouclier aliotique avec note de 0 à 5)
- Note sur la présence des racines profondes (0 à 5), si plusieurs racines profondes sont regroupées au niveau d'un azimut, le noter.
- Note sur les déformations (0 à 5)

Sur le bordereau, chaque ligne correspond à une racine (souche, traçante, pivot secondaire, pivot, oblique, intermédiaire/profonde insérées sur le pivot).

- Souche :

(Ordre de ramification = 0)

- l'**inclinaison de la souche** (en degrés),
- **les diamètres** (vertical nord/sud et horizontal est/ouest) au niveau de la **couronne** de racines traçantes (les plus gros diamètres)
- la longueur de la souche
- le nombre de racines non mesurées (diamètre à l'insertion inférieur à 20 mm) dans la colonne "latérales"

Une fois la souche renseignée, mesurer dans le sens horaire :

- Traçantes mesurées:

Les traçantes dont le diamètre à l'insertion est supérieur à 15 mm.

- azimut
- noter l'ordre de ramification (2)
- inclinaison du côté EXTERIEUR du pneu jusqu'au bout de la racine (valeur négative si la racine remonte)
- les 2 diamètres (vertical et horizontal) à 3 cm de l'insertion
- le diamètre vertical à la perpendiculaire du pneu (du côté EXTERIEUR)
- le diamètre au bout de la racine (Diafin)

Si la racine comporte :

- une fourche, indiquer le diamètre de chaque racine (Diafin et Diafin2),
- une réitération (le spécifier dans la colonne remarques : R avec le nombre de racines issues de la réitération).

Les 3 diamètres les plus gros seront mesurés (Diafin, Diafin2 et Diafin3).

- la profondeur à l'insertion de la racine (au niveau de la planche, côté supérieur) (ProfOrigin).
- la profondeur à la verticale du pneu (du côté EXTERIEUR) (ProfPneu) par rapport au centre du pneu (la partie qui touche la chaussée en utilisation normale)
- la (ou les longueurs si fourche ou réitération) de la racine (en cm)

Si réitération, les 3 longueurs les plus longues seront mesurées à partir du pneu.

- le nombre de racines latérales insérées sur la racine (seules les racines dont le diamètre à la base est supérieur à 5 mm sont comptées).
- le nombre de pivots insérés sur la racine (seules les racines dont le diamètre à la base est supérieur à 5 mm sont comptées).

Les pivots et les latérales ayant un diamètre à la base supérieur à 15mm sont mesurés.

- la distance de la fourche ou de la réitération (en cm)

Si plusieurs : DF2, DF3

- l'azimut à la base pour les racines dont l'azimut au niveau du pneu diffère fortement.

- Remarques : pour le nombre de réitérations, la direction ou autre.

Cas particulier : si la racine est coudée, ajouter dans remarque la longueur au niveau du coude et l'azimut parallèle au pneu (azim) ou l'inclinaison (incli) de celle-ci, ex : I30azim125

Si les réitérations d'une racine ont été arrachées, mesurer la longueur et le diamètre de fin avant la réitération et indiquer dans les remarques FinR"nombre d'axes", ex : FinR3

Si il y a une fourche et une réitération sur une racine de la fourche, noter le numéro de la fourche puis R"nombre d'axes".

- Pivots secondaires (ordre 3) mesurés sur les traçantes :

- reporter le même azimut que la racine porteuse (sauf si importante déviation)
- inclinaison du pivot (première section, la deuxième section est considérée comme horizontale).
- noter l'ordre de ramification (3)
- le diamètre vertical à 3 cm de l'insertion (diamètre horizontal, radial puis tangentiel)
- pas de diamètre au pneu
- Dans la colonne (Diafin)
 - si pas de différence d'inclinaison, Diafin : Diamètre à la fin
 - si différence d'inclinaison (la racine présente un coude ou une forme particulière = deux sections)
 - Diafin : diamètre fin première section (+- verticale)
 - Diafin2 : diamètre de la fin de la racine
- la distance du pneu à l'insertion du pivot (ProfOrigin)
- la profondeur du pivot jusqu'à Diafin et/ou Diafin2 (Longueur1 racine et/ou Longueur2 racine)
- le nombre de racines insérées sur le ou les segments du pivot (seules les racines dont le diamètre à la base est supérieur à 5 mm sont comptées).
- Remarques (incli, azim)

Racines latérales (ordre 3) mesurées sur les traçantes :

- reporter le même azimut que la racine porteuse, puis ajouter un slash et l'azimut de la racine latérale.
- noter l'ordre de ramification (3)
- le diamètre vertical à 3 cm de l'insertion
- pas de diamètre au pneu
- Dans la colonne (Diafin)
 - si pas de différence d'inclinaison, Diafin : Diamètre à la fin
 - si différence d'inclinaison (la racine présente un coude ou une forme particulière = deux sections)
 - Diafin : diamètre fin première section (+- verticale)
 - Diafin2 : diamètre de la fin de la racine
- la distance du pneu à l'insertion de la racine latérale (ProfOrigin)
- la profondeur du pivot jusqu'à Diafin et/ou Diafin2 (Longueur1 racine et/ou Longueur2 racine)
- le nombre de racines insérées sur le ou les segments de la racine latérale (seules les racines dont le diamètre à la base est supérieur à 5 mm sont comptées).
- Remarques (incli, azim)

Racines d'ordre II obliques ou pivotantes :

Pour les racines pivotantes et certaines obliques, le diamètre et la profondeur au niveau du pneu ne sont pas mesuré.

Sinon, les renseignements sont les mêmes que pour les racines traçantes.

Pivot principal :

- Il n'y a pas d'azimut
- l'ordre de ramification est égal à 1
- pas de diamètre du pneu
- le diamètre au niveau du stump (à la base du pivot) : DiabaseV et DiabaseH
- Dans la colonne (Diafin)
 - si pas de différence d'inclinaison, Diafin : Diamètre à la fin
 - si différence d'inclinaison (le pivot présente un coude ou une forme particulière)
 - Diafin : diamètre intermédiaire
 - Diafin2 : diamètre de la fin de la racine
- Profondeur d'origine et profondeur du pneu quand le pivot est très incliné.
- la profondeur du pivot jusqu'à Diafin et/ou Diafin2 (Longueur1 racine et/ou Longueur2 racine)
- le nombre de racines insérées sur la racine (seules les racines dont le diamètre à la base est supérieur à 5 mm sont comptées)
- Remarques.

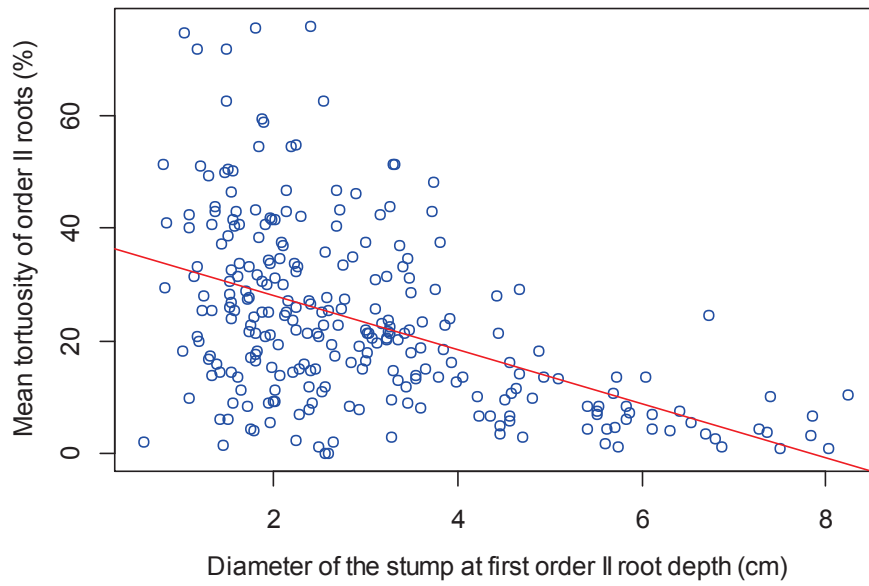
Racines obliques, intermédiaires et profondes sur le pivot :

Ces racines sont mesurées comme des traçantes (elles sont mesurées si leur diamètre à la base est supérieur ou égale à 15mm).

Annexe C

IX. Annexe C – Supplementary data – Chapter 5

Supplementary data – Chapter 5



Supplementary data 1 Mean tortuosity of order II roots vs. stump diameter at the first order II root depth (cm).
Cor : -0.49. Nb : 236 trees. Planted trees only.

