

THÈSE

PRESENTÉE À

L'UNIVERSITE BORDEAUX I

ÉCOLE DOCTORALE DES SCIENCES PHYSIQUES ET DE L'INGENIEUR

Par

Hayfa KHUDER

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR

Spécialité : SCIENCES DU BOIS

Effet d'une pente sur l'architecture et les propriétés mécaniques des systèmes racinaires de semis d'arbres

Soutenu le 22 Juin 2007

Après avis de MM.

NAHAL Ibrahim, Professeur, Université d'Alep, Syrie.

EDELIN Claud, Docteur d'Etat, CNRS Montpellier.

Devant la commission d'examen formée de MM.

MORLIER Pierre - Professeur, Université Bordeaux1 Président

EDLIN Claud - Docteur d'Etat - CNRS Rapporteur

MICHALET Richard - Professeur, Université Bordeaux 1 Examineur

DANJON Frédéric - Chargé de Recherche, INRA, Bordeaux Co-directeur thèse

STOKES Alexia - HDR Université Bordeaux 1 Directeur thèse



Remerciement

Je voudrais exprimer ici ma gratitude à tous ceux qui, sous une forme ou sous une autre, m'ont aidée tout au long de ce travail, et plus particulièrement :

Mme Alexia STOKES et M. Frédéric DANJON pour leur encadrement et leurs enseignements précieux ;

MM. I. NAHAL de l'Université d'Alep et C. EDELIN De CIRAD, pour avoir accepté de rapporter cette thèse ;

MM. P. MORLIER, et R. MICHALET pour avoir accepté d'être membres du jury ;

MM. T. FOURCAUD, C. JOURDAN, M. BERTOCCHI, M. GENET ET M. KOKUTSE pour sa considérable collaboration à ce travail ;

Les membres du laboratoire USBB, qui m'ont aidée à surmonter les difficultés de la langue et à apprécier mon séjour ;

Toutes les personnes (je préfère ne pas citer de noms car la liste est longue) qui ont croisé mon chemin au cours de ces cinq ans en France et dont le souvenir déclenche toujours chez moi un grand sourire aux lèvres ;

Les amis Syrien, Palestinien, Libanais et Egyptien, pour leur soutien;

Ma famille pour sa soutien, même à distance ;

Saed, pour son infinie patient et, surtout, pour le bonheur qu'il a apporté à ma vie.

Hayfa

Effect of slope angle on the architecture and mechanical properties of root systems of young trees

Abstract :

Amongst the most important parameters governing soil reinforcement on mountain slopes are root tensile strength, rooting depth and root area ratio (RAR). To understand how tree root systems are influenced by growth on a slope, we studied the growth of seedlings of two species with intrinsically different root systems: Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) and Black locust (*Robinia pseudoacacia* L).

Seeds were grown in pots tilted at various angles and with or without mechanical perturbation, which imitates the effect of wind loading on mountain slopes. Root systems were then excavated in situ and root size and 3D architecture measured by hand. Tensile tests were performed on a selection of lateral roots, and cellulose content measured in these roots, as the quantity of cellulose determines root tensile behaviour.

Our results show that slope angle influences significantly the development of the plant and that there is a strong interaction between the effect "slope" and the effect "wind". Roots which are the most mechanically loaded are most resistant in tension and this resistance depends on the quantity of cellulose present.

The two species have different strategies for growing on a slope. These results will be useful for improving models of root anchorage and for understanding why certain species are better adapted than others for reinforcing soils on slopes.

Keywords: *biomechanics, root anchorage, Maritime pine, Black locust, thigmomorphogenesis*

Résumé :

Le renforcement des sols par les racines est principalement déterminé par les paramètres suivants: la résistance des racines à la traction, la profondeur des racines et la quantité de racines par unité de sol. Pour comprendre comment le système racinaire s'adapte à une pente, nous avons étudié la croissance de semis de deux espèces ayant des systèmes racinaires assez différents: le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) et le robinier (*Robinia pseudoacacia* L).

Les semis ont poussé dans des pots et des rhizotrons inclinés à différents angles, avec ou sans une perturbation mécanique qui imite l'effet du vent.

Ensuite, l'architecture racinaire a été mesurée et des essais mécaniques et des analyses chimiques ont été réalisés. Nos résultats montrent que la pente influence significativement le développement de la plante et qu'il y a une forte interaction entre l'effet « pente » et l'effet « vent ».

Les racines les plus sollicitées mécaniquement sont les plus résistantes et cette résistance dépend du taux de cellulose. Les deux espèces montrent des stratégies différentes pour s'ancrer sur une pente.

Ces résultats seront utiles pour alimenter des modèles d'ancrage racinaire et pour comprendre pourquoi certaines espèces sont mieux adaptées que d'autres pour stabiliser des sols.

Mots clefs : *biomécanique, ancrage racinaire, pin maritime, acacia, thigmomorphogénèse*

Sommaire

Sommaire

Chapitre 1 : Introduction générale

| | |
|---|-----------|
| Introduction générale | 3 |
| 1. L'instabilité des pentes | 3 |
| 2. L'ingénierie - écologique « Eco-engineering » | 4 |
| 3. Définition de la pente | 5 |
| 3.1. Pente naturelle | 5 |
| 3.2. Pente artificielle | 6 |
| 4. Rôle de la végétation | 6 |
| 4.1. Types de végétations et de peuplements | 6 |
| 4.2. Ancrage des plants | 7 |
| 4.3. Importance des racines pour la stabilité des pentes | 9 |
| 5. Architecture racinaire | 10 |
| 5.1. Typologie de l'architecture racinaire | 10 |
| 5.2. Accès au système racinaire | 11 |
| 5.3. Topologie du système racinaire | 12 |
| 5.4. Mesure de l'architecture racinaire | 13 |
| 6. Importance de la résistance des racines à la traction | 14 |
| 7. Teneur des racines en cellulose | 15 |
| 8. Réponse des plantes aux contraintes statiques et dynamiques | 15 |
| 9. Définition de la « Thigmomorphogenèse » | 18 |
| 10. Objectif de la thèse | 19 |

Chapitre 2 : Effets de l'angle de la pente sur la croissance, l'architecture racinaire et les propriétés mécaniques du semis de pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) et du robinier (*Robinia pseudoacacia* L).

| | |
|---|-----------|
| 1. Introduction | 23 |
| 2. Matériels et méthodes | 25 |
| 2.1. Matériel végétal | 25 |
| 2.1.1. Pin maritime (<i>Pinus pinaster</i>) | 25 |
| 2.1.2. Robinier (<i>Robinia pseudoacacia</i>) | 26 |
| 2.2. Dispositif et protocole expérimental | 26 |
| 2.3. Humidité de sol | 27 |
| 2.4. Hauteur et Biomasse sèche | 28 |
| 2.5. Architecture racinaire | 28 |
| 2.6. Résistance à la traction des racines | 29 |

| | |
|---|-----------|
| 2.7. Teneur en cellulose | 31 |
| 3. Analyse des données | 34 |
| 3.1. Architecture racinaire | 34 |
| 3.2. Résistance à la traction et teneur en cellulose | 36 |
| 4. Résultats | 37 |
| 4.1. La température et l'humidité du sol | 37 |
| 4.2. Croissance en hauteur et en diamètre | 37 |
| 4.3. Biomasse sèche | 38 |
| 4.3.1. Partie aérienne | 38 |
| 4.3.2. Partie racinaire | 39 |
| 4.4. Architecture racinaire | 40 |
| 4.4.1. Caractéristiques générales des semis | 40 |
| 4.4.2. Caractéristiques de ramification des racines | 40 |
| 4.4.3. La distribution dans les différents compartiments | 41 |
| 4.4.4. La distribution circulaire | 42 |
| 4.5. Résistance à la traction et teneur en cellulose | 47 |
| 4.5.1. Le point de rupture | 47 |
| 4.5.2. Contrainte de rupture à la traction en fonction du diamètre de la racine | 47 |
| 4.5.3. Teneur en cellulose en fonction de diamètre des racines | 49 |
| 4.5.4. Contrainte de rupture à la traction en fonction du pourcentage de cellulose | 51 |
| 4.5.5. Effet de la position des racines | 51 |
| 5. Discussion | 53 |
| 5.1. Méthode d'étude | 53 |
| 5.2. La pente a pour effet d'augmenter les dimensions de la plante | 54 |
| 5.3. La pente a influencé la distribution des racines dans les différents compartiments | 54 |
| 5.4. La répartition circulaire | 56 |
| 5.5. Résistance des racines en traction | 58 |

Chapitre 3 : L'architecture racinaire et les propriétés mécaniques des semis de Robinier (*Robinia pseudoacacia* L.) poussant sur une pente et soumis à des perturbations mécaniques

| | |
|--|-----------|
| 1. Introduction | 64 |
| 2. Matériels et méthodes | 66 |
| 3. Mesures et analyses | 68 |
| 3.1. Mesure de l'architecture racinaire | 68 |
| 3.2. Résistance à la traction des racines et teneur en cellulose | 68 |
| 3.3. Analyse de l'architecture racinaire | 68 |
| 4. Les analyses statistiques | 71 |
| 5. Résultats | 72 |

| | |
|--|------------|
| 5.1. Architecture racinaire | 72 |
| 5.1.1. Caractéristiques générales de la partie arienne et racinaires | 73 |
| 5.1.2. Caractéristiques de branchaison des racines | 77 |
| 5.1.3. La distribution dans les différents compartiments | 77 |
| 5.1.4. La distribution circulaire | 81 |
| 5.1.5. Interaction de l'effet de la pente et l'effet de la PM | 83 |
| 5.1.6. Des observations de nodulation de rhizobium | 83 |
| 5.2. Résistance des racines à la traction | 84 |
| 6. Discussion | 86 |
| 6.1. Caractéristiques générales de la partie aérienne et racinaire | 86 |
| 6.2. Le système racinaire a une structure simple..... | 87 |
| 6.3. Les systèmes racinaires sur la pente développent plus des racines traçantes..... | 87 |
| 6.4. Les arbres ont modifié leur architecture racinaire en réaction à une PM | 88 |
| 6.5. La répartition circulaire | 89 |
| Chapitre 4 : Comparaison de la dynamique de croissance des systèmes racinaires de jeunes plants de pin maritime (<i>Pinus pinaster</i> Ait.) et de robinier (<i>Robinia pseudoacacia</i> L) sur des pentes de différents angles en utilisant des rhizotrons | |
| 1. Introduction | 93 |
| 2. Matériel et méthodes | 96 |
| 3. Mesures & analyse | 99 |
| 3.1. La teneur en eau du sol | 99 |
| 3.2. Parties aériennes | 99 |
| 3.3. Architecture racinaire | 100 |
| 3.3.1. Numérisation des racines | 100 |
| 3.3.2. Fonctionnement du logiciel | 100 |
| 3.3.3. Vitesse de croissance | 102 |
| 3.3.4. Longueur d'un ordre racinaire | 102 |
| 3.3.5. indice de colonisation (IC) du Rhizotron, et vitesse de colonisation (VIC) | 102 |
| 4. Résultats | 103 |
| 4.1. L'humidité du sol | 103 |
| 4.2. Croissance en longueur de la tige et en diamètre au collet | 103 |
| 4.3. Caractérisations de la dynamique de croissance du système racinaire | 105 |
| 4.3.1. Le Robinier | 105 |
| 4.3.2. Le Pin maritime | 107 |
| 4.4. Répartition de la longueur des racines par secteur | 109 |
| 4.5. Indice et vitesse de colonisation des racines | 111 |
| 4.6. Dynamique de croissance en fonction de l'ordre racinaire | 113 |

| | |
|---|------------|
| 4.7. Croissance racinaire en fonction de la pente (niveau d'inclinaison du Rhizotron) | 114 |
| 5. Discussion | 116 |
| 5.1. Potentiel des deux espèces pour fixer une pente | 116 |
| 5.2. Les plantes inclinées développent beaucoup plus de racines en bas de la pente | 116 |
| 5.3. Quel est le signal du gravitropisme ? | 118 |
| 5.4. Avantages et inconvénients de la méthode | 119 |

Conclusions et perspectives 123

Références 131

Annexes

- Annexe 1: Growth response and root architecture of Black locust seedlings growing on slopes and subjected to mechanical perturbation
- Annexe 2 : Poster Grèce
- Annexe 3 : Is it possible to manipulate root anchorage in young trees?

Chapitre 1

Introduction générale

| | |
|--|----|
| Introduction générale..... | 3 |
| 1. L'instabilité des pentes..... | 3 |
| 2. l'ingénierie - écologique « Eco-engineering » | 4 |
| 3. Définitions relatives aux pentes | 5 |
| 3.1. Pente naturelle | 5 |
| 3.2. Pente artificielle..... | 6 |
| 4. Rôle de la végétation | 6 |
| 4.1. Types de végétations et de peuplements | 6 |
| 4.2. Ancrage des plants | 7 |
| 4.3. Importance des racines pour la stabilité des pentes..... | 9 |
| 5. Architecture racinaire | 10 |
| 5.1. Typologie de l'architecture racinaire | 10 |
| 5.2. Accès au système racinaire | 11 |
| 5.3. Topologie du système racinaire..... | 12 |
| 5.4. Mesure de l'architecture racinaire | 13 |
| 6. Importance de la résistance des racines à la traction..... | 14 |
| 7. Teneur des racines en cellulose | 15 |
| 8. Réponse des plantes aux contraintes statiques et dynamiques | 15 |
| 9. Définition de la « Thigmomorphogenèse » | 18 |
| 10. Objectif de la thèse | 19 |

Introduction générale

L'écologie et les problèmes liés au développement durable sont aujourd'hui des sujets d'actualité, car étant de plus en plus considérés comme des priorités. En mettant en application des pratiques de l'ingénierie-écologique et en imposant certaines normes, de nombreux problèmes d'instabilité de pentes peuvent être résolus. Ainsi, des stratégies de gestion des pentes instables et des guides pour la lutte contre les glissements de terrain superficiels commencent à être disponibles en Europe.

1. L'instabilité des pentes

En Europe le nombre d'incidents catastrophiques dus aux problèmes d'instabilité des pentes a considérablement augmenté ces dernières années. Si les prévisions sur les changements climatiques (UNEP 2002) sont correctes, beaucoup de désastres continueront à se produire avec une fréquence élevée. De fortes pluies suivies d'inondations dans les secteurs déboisés s'intensifieront et la fréquence des étés caniculaires augmentera. L'été caniculaire et sec de 2003 a entraîné un grand nombre de feux de forêt en Europe et a augmenté les risques d'érosion (UNECE 2003). Dans les massifs montagneux alpins en été, les chutes de pierres, les avalanches et les fontes de glace se produiront fréquemment.

Dans la région alpine qui souffre de plus en plus de ces phénomènes, de telles instabilités provoquent annuellement la perte de nombreuses vies et causent des dommages considérables aux infrastructures urbaines, à la forêt et au développement agricole (Guzetti 2000). Les forêts européennes ont également été ces dernières années particulièrement dévastées, en raison du nombre toujours croissant d'ouragans (Escostab, 2001). L'effet du vent qui déracine les arbres, est également très préjudiciable pour la stabilité des forêts sur les pentes (Cucchi *et al.* 2004, Reubens *et al.* 2007). Chez les arbres adultes, le déracinement de la plaque racinaire laisse un grand trou dans la terre modifiant non seulement l'effet de renforcement des racines mais aussi provoquer des éboulements dus au remplissage des trous par l'eau. La stabilité des arbres sous l'effet du vent est intensivement étudiée en Europe (Gardiner *et al.* 2000, Mickovski et Ennos, 2002, Nicoll *et al.* 2006).

2. l'ingénierie - écologique « Eco-engineering »

L'ingénierie-écologique peut être définie comme une stratégie à long terme pour protéger et reconstituer un site exposé à un risque naturel important (Schiechtel, 1980). Pour les pentes naturelles, de tels risques peuvent être des mouvements de masse, des éboulements, des avalanches ou érosion de la berge d'un cours d'eau. En combinant les techniques de l'ingénierie-écologique avec des solutions à long terme, les pentes peuvent être traitées efficacement pour réduire ces risques (Coppin et Richards 1990). Les méthodes de l'ingénierie-écologique intègrent des techniques de génie civil avec des matériaux naturels pour obtenir rapidement des méthodes efficaces et économiques destinées à protéger, reconstituer et maintenir l'environnement (Schiechtel 1980).

Par exemple, l'utilisation des géotextiles pour arrêter l'écoulement de sol et la plantation d'espèces herbacées à croissance rapide pour fixer le sol, sont des techniques typiques de l'ingénierie -écologique.

Le choix des végétaux est difficile à faire, car il est nécessaire de connaître la capacité de la plante à se développer sur un emplacement particulier, et également l'efficacité du système racinaire à fixer et à renforcer le sol sur une pente instable (Waldron, 1977 ; Wu, 1984) (Figure 1). Bien qu'une telle information puisse être disponible pour des espèces particulières, ses effets à long terme sont généralement mal connus, par exemple les herbes meurent l'été et devraient donc être combinées avec des arbustes afin d'éviter les problèmes d'érosion (Gray et Sotir, 1996). Les solutions à long terme doivent donc inclure l'utilisation des stratégies appropriées de gestion, l'emploi des systèmes interactifs d'aide à la décision et pourraient également intégrer de tels outils dans les systèmes d'information géographiques (SIG) afin de prévoir de futurs risques. De telles techniques de gestion sont particulièrement efficaces dans des secteurs à grande échelle, dans des stations de ski en Europe par exemple, les pentes de montagnes et les peuplements forestiers (UNECE 2003).

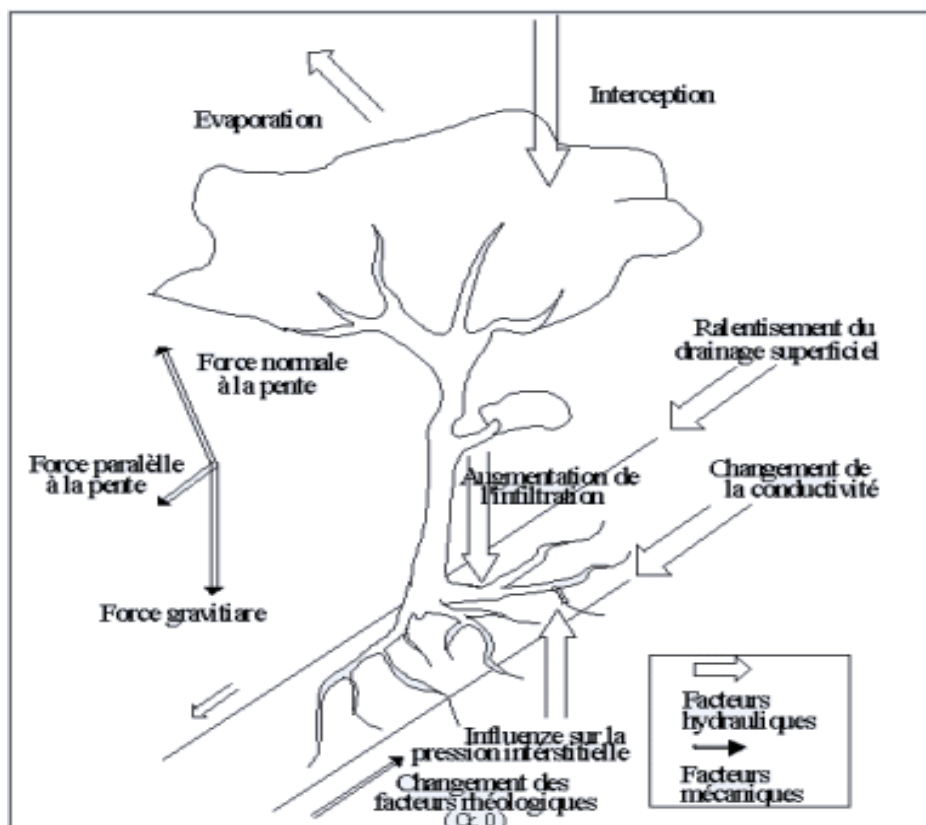


Figure 1 : Schéma de l'influence qu'ont les arbres sur la stabilité des pentes (d'après Ecostab, 2001).

3. Définitions relatives aux pentes

3.1. Pente naturelle

Les pentes naturelles se sont formées pendant de longues périodes, par des processus géologiques et géomorphologiques. Ces pentes sont seulement stables si la masse du sol a une cohésion suffisante pour résister aux forces de gravité. Des changements de la pression d'eau interstitielle, de la géométrie de la pente ou des travaux peuvent conduire à des ruptures sur ces pentes. Dans le cas d'un fond de vallon ou de vallée parcourue par un cours d'eau, la végétation peut aider à empêcher l'érosion au pied des pentes « *toe of slopes* », là où le sol est érodé par l'action des vagues dans le cours d'eau. La stabilisation du pied de la pente par la végétation peut être suffisante pour maintenir la stabilité de la pente dans son ensemble.

3.2. Pente artificielle

Les pentes ou les terrassements artificiels sont formés à partir de roches normales ou de matériaux rapportés pour former des digues ou des barrages. Une couche de terre est souvent rapportée sur la roche mère. La végétation peut être employée pour stabiliser le sol des remblais, mais elle est moins utilisée dans des barrages où la stabilité est plutôt majoritairement assurée par des ouvrages d'art (Ecostab, 2001).

4. Rôle de la végétation

La végétation peut modifier la stabilité d'une pente en fixant et en renforçant mécaniquement le sol par le réseau racinaire des plantes, en modifiant la distribution de l'humidité dans le sol et des pressions d'eau interstitielles et en augmentant la surcharge sur la pente par le poids des d'arbres (Gray, 1970).

La végétation peut agir en tant que barrière protectrice entre le sol et les éléments qui stimulent l'érosion. Chaque partie de la plante joue un rôle différent dans la protection des pentes :

- Les racines renforcent le sol et absorbent l'eau et les éléments nutritifs.
- La tige soutient la partie aérienne.
- Les feuilles, interceptent les eaux de pluie et réduisent l'humidité du sol (Coppin et Richards, 1990).

Certains types de plantes sont intrinsèquement meilleurs que d'autres pour stabiliser les pentes, mais il est peu probable que des espèces « idéales » soient disponibles pour les besoins exacts d'un problème de stabilité de pente (Stokes *et al.* 2004).

4.1. Types de végétations et de peuplements

Pour stabiliser une pente, il est important de pouvoir compter sur des espèces d'arbres ou d'arbustes dont l'enracinement est profond et dense (Reubens *et al.* 2007). Ces arbres s'ancrent solidement dans le sol et colonisent l'ensemble du volume susceptible de stocker l'eau. Sur les sols bien drainés, la plupart des essences remplissent ces conditions sans problème. Par contre, le choix des essences est déterminant sur des sols denses, compacts et

temporairement détremés. Pour atteindre cet objectif de façon durable, le mieux est de disposer d'un peuplement qui soit structuré par petites unités, dont les classes d'âges soient variées et dont le degré de recouvrement du sol soit aussi élevé que possible (Schmidt *et al.* 2001). On peut admettre que l'étagement du peuplement se reflète dans l'espace racinaire (Danjon *et al.* 2007). Dans un peuplement analogue à une futaie jardinée, le peuplement ne passe pas par le stade de la coupe rase, et en cas de chablis massif du peuplement, la régénération est déjà préparée. La situation la plus défavorable en matière de glissements de terrain est celle de grandes surfaces déboisées.

En effet, après plusieurs années, l'effet stabilisateur des racines pourries diminue, alors que le nouveau peuplement est encore jeune (Travaux de Watson). C'est pourquoi les ouvertures dans le peuplement devraient être aussi petites que possible, mais suffisantes toutefois pour assurer la régénération. Les gros arbres susceptibles d'être renversés par le vent peuvent représenter un risque pour la stabilité de la pente. Les sols sont souvent endommagés après les coups de vent. Cela augmente l'infiltration d'eau ainsi que la désagrégation des matériaux en profondeur. Cette situation peut entraîner le déclenchement des processus d'érosion et de glissement (Gray, 1970).

4.2. Ancrage des plants

Un des facteurs les plus importants régissant la capacité d'un arbre à résister à la rupture ou au déracinement pendant un orage, est la morphologie du système racinaire (Stokes *et al.* 2000, Cucchi *et al.* 2004, Dupuy *et al.* 2005, Stokes *et al.* 2004, Danjon *et al.* 2005). Des arbres avec des systèmes racinaires plongeants, profonds et larges seront mieux ancrés que ceux avec des racines superficielles (Stokes 2002). La forme et la taille d'un système racinaires sont propres à chaque espèce mais sont largement influencées par l'environnement (Köstler *et al.* 1968). Les arbres croissants sur des sols minces et rocheux peuvent donc posséder différents types d'enracinements selon les espèces. La morphologie du système racinaire peut également différer pour des mêmes espèces croissant dans un sol profond ou sur un sol horizontal (Köstler *et al.* 1968). Une espèce donnée peut avoir un très bon enracinement dans un sol profond et bien drainé sur terrain plat et être très instable sur un terrain en pente, mal drainé avec un sol superficiel (Moore 2000, Dupuy *et al.* 2005).

Les premières études intensives de la mécanique du déracinement ont été effectuées en 1983, en Ecosse sur épicéa de Sitka à enracinement superficiel (moins de 0,5 m de profondeur - Coutts, 1983). Bien qu'il n'ait pas fait appel à des sollicitations dynamiques complexes mais à des essais de flexion sur arbres statiques, Coutts a posé les premières bases de la mécanique de l'ancrage de l'arbre. Les principales forces qui s'opposent au renversement de l'arbre sont ainsi (Coutts, 1986 ; Weber et Matteck, 2005 ; Danjon *et al.* 2007b) :

1. La résistance en tension des racines au vent ;
2. La résistance en flexion des racines sous le vent, qui poussent dans le sol ;
3. La résistance en torsion des racines traçantes perpendiculaires au vent. Cette résistance contribue peu à l'ancrage ;
4. La résistance au cisaillement du sol autour de la plaque racinaire ;
5. Le poids de la plaque sol-racines lorsque la masse sol-racines se soulève ;
6. L'action du pivot, lorsqu'il existe, est souvent déterminante chez les arbres de faible et moyenne dimension (Ennos, 1993 ; Stokes, 2002).

Cette première interprétation de la répartition des forces dans l'ensemble racine / sol a ensuite été affinée par les travaux de modélisation qui ont suivi les tempêtes de 1999 (Dupuy *et al.* 2005c; Dupuy, 2003 ; Fourcaud *et al.* 2003). La méthode des « éléments finis » qui a été employée permet de reconstruire le comportement de l'arbre lorsque des forces lui sont appliquées (Figure 2 - Danjon *et al.* 2007b).

Les forces appliquées sur le houppier induisent un mouvement de rotation où les racines au vent soulèvent le sol (zone où le sol est en détente) et les racines sous le vent s'y enfoncent (zone où le sol est comprimé). Au cours de ce mouvement de rotation, trois zones du complexe sol/racine se dégagent en fonction de leur comportement (Danjon *et al.* 2007b).

1. Le bulbe (i.e. future plaque racinaire) proche du collet où le sol et les racines restent étroitement liées et suivent le mouvement de l'arbre en se désolidarisant du sol ;
2. La zone de rupture, d'épaisseur variable, prenant la forme d'une bande enveloppant le bulbe et où les phénomènes de rupture, variés et complexes, prennent forme (arrachement de racines, cisaillement du sol, rupture en flexion des racines de plus gros diamètre).

3. La zone non perturbée où sol et racines restent en place après le déracinement. La zone de rupture correspond à la région de plus faible résistance, à cheval entre la zone bulbe où les racines proches du collet sont trop rigides pour rompre et les zones non perturbées où la quantité de sol à cisailier est trop importante. La forme de cette surface est particulièrement importante pour expliquer un grand nombre de phénomènes.

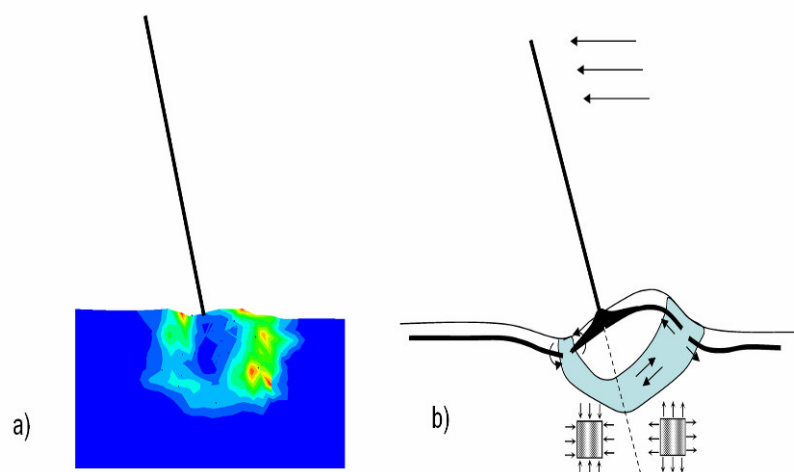


Figure 2 : interprétation biomécanique simplifiée du déracinement d'un arbre obtenu par modélisation. a) Sous l'action de la force exercée par le vent sur le tronc (les 3 flèches noires) les zones en rouge et en jaune subissent la plus forte sollicitation mécanique. b) La zone de plus faible résistance où a lieu la rupture, prend la forme d'une bande (zone bleutée) où divers mécanismes prennent place. Sous le vent, les particules de sol sont comprimées (cf. figuré gris) et résistent mieux au cisaillement et donc la rupture a lieu près du tronc là où les racines sont rigides et cassent en flexion. Dans le vent, le sol est en détente (cf. figuré gris) et les zones de rupture ont lieu à plus grande distance du tronc, là où les racines sont plus flexibles et cassent en traction (Schéma: d'après Dupuy *et al.* 2005c).

4.3. Importance des racines pour la stabilité des pentes

Plusieurs auteurs ont identifié une corrélation entre les coupes en forêt « forest harvesting » et des petits éboulements superficiels. L'effet des racines sur la stabilité d'une pente peut être considéré en terme de forces et de distribution dans le sol. Ces deux facteurs commandent les principaux mécanismes de stabilisation tels que le renforcement du sol et l'ancrage des racines (Gray, 1970). On a montré qu'un sol avec des racines est plus résistant au cisaillement qu'un sol sans racines (Dupuy *et al.* 2004). Les racines renforcent le sol par

leur résistance en traction et leurs propriétés de friction et d'adhésion (Engineering Geological Seminar Series Nr.4 – July 22, 2003).

Les racines peuvent renforcer le sol par les trois mécanismes suivants :

1. Bloc racinaire : la majeure partie de la masse racinaire d'un arbre est concentrée dans le sol superficiel près de la souche (McMinn, 1963 ; Eis, 1987), créant un bloc de densité plus élevée que celle du sol autour ou en dessous.
2. Racines latérales traçantes : tandis que la plupart des racines se trouvent près de la souche, les racines traçantes se prolongent jusqu'aux arbres voisins ou à plusieurs mètres de l'arbre (Lyford et Wilson, 1964). Ce sont des racines qui en s'entrelaçant, tiennent les blocs ensemble (Burroughs et Thomas, 1977), et créant une espèce de réseau, de filet continu de racines qui recouvrent les obstacles tels que les rochers enterrés.
3. Racines profondes : tandis que la grande majorité des racines sont concentrées près de la surface (Abe & Iwamoto, 1986), certaines espèces émettent des pivots qui peuvent plonger profondément dans le sol et peuvent pénétrer, le cas échéant, des fissures de la roche sous-jacente, ce qui permet d'ancrer le sol de la pente (Gray et Megahan, 1981).

5. Architecture racinaire

5.1. Typologie de l'architecture racinaire

L'architecture des systèmes racinaires est d'abord déterminée par la génétique (espèce, provenance, individu) et s'exprime pleinement dans des sols non limitants (Köstler *et al.* 1968 ; Danjon *et al.* 2007b). Une essence passe par des stades de développement particuliers, caractérisés par une morphologie plus ou moins typique (Atger et Edelin, 1994). L'« analyse architecturale » permet une caractérisation qualitative complète de l'architecture ; il s'agit d'une définition des types d'axes, de leurs caractéristiques et de leur mode de développement (Atger 1992 ; Jourdan et Rey, 1995). Les connaissances acquises sur la croissance et l'architecture des racines peuvent être rassemblées dans divers modèles (Pagès *et al.* 2000) qui peuvent servir à tester des hypothèses.

La majorité des arbres forestiers des régions tempérés émet un pivot au stade du semis (Atger, 1992 ; Weber et Mattheck, 2005), puis développe une couronne de racines traçantes (racines horizontales en surface). Les essences se distinguent alors principalement par trois propriétés du système racinaire :

1. La proportion des racines obliques : Köstler *et al.* (1968) définissent ainsi 3 types d'architecture (Figure 3) : les systèmes à pivots, les systèmes à pivots secondaires et les systèmes en coeur. Ces derniers sont constitués de racines partant de la souche dans toutes les directions, ils sont donc les seuls à présenter une forte biomasse de racines obliques.
2. Les modes de ramification : d'après Atger (1992) et Atger et Edelin (1995), certaines espèces fourchent spontanément et indépendamment du milieu et d'autres ne fourchent que lorsqu'elles sont endommagées. Chez le hêtre, le platane et probablement l'épicéa de Sitka (Henderson *et al.* 1983), les racines traçantes fourchent systématiquement. Chez certains peupliers, le pin maritime, l'épicéa commun, elles ne fourchent que lorsqu'elles sont endommagées (Danjon *et al.* 2005; Drénou 2003 ; Drénou *et al.* 2004).
3. Le développement retardé de racines : le platane, le douglas, les chênes pédonculés et sessiles, le hêtre, le platane, les épicéas de Sitka ont la capacité de former de nouvelles arborescences de racines à partir de la souche ou sur les racines déjà formées depuis des dizaines d'années (Atger 1994 ; Drénou 2003). Le pin maritime, le sapin blanc et certains peupliers ne produisent en revanche qu'une unique couronne de racines traçantes dans le jeune âge (Danjon *et al.* 2005 ; Drénou 2003 ; Drénou *et al.* 2004).

5.2. Accès au système racinaire

L'accès au système racinaire peut se faire par excavation pour une mesure in situ en utilisant des outils de jardinage, une lance à air comprimé ou une lance à eau. Si l'on veut travailler sur un échantillon suffisamment important, il est souvent nécessaire d'arracher les systèmes racinaires avec des moyens mécaniques. Dans ce cas, il vaut mieux d'abord dégager les racines superficielles autour du tronc. Un échantillon de racines traçantes suivies sur plusieurs mètres devrait alors aussi être prélevé par déterrage manuel (Danjon *et al.* 2007b).

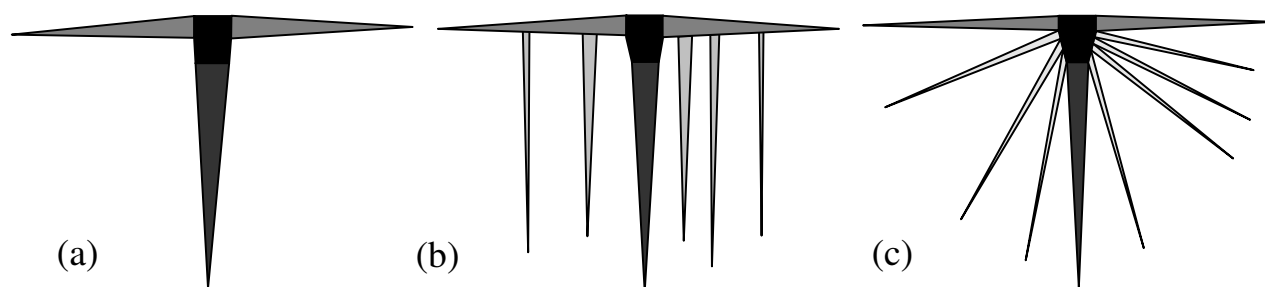


Figure 3 : Représentation schématique des trois grands types d'architecture racinaires des espèces d'arbres tempérées : (a) à pivot (b) à pivots secondaires (c) en coeur. D'après Danjon et al. 2007b.

5.3. Topologie du système racinaire

L'architecture racinaire est décrite par la distribution géométrique des racines dans l'espace à trois dimensions et par la topologie, c.-à-d. la manière dont les éléments qui composent le système racinaire sont reliés entre eux. L'architecture du système racinaire est un aspect fondamental de la productivité des forêts, car elle détermine l'efficacité de l'acquisition d'eau et d'éléments nutritifs, en condition de concurrence souterraine et d'interactions entre les racines, le sol et les micro-organismes (Lynch, 1995). L'architecture détermine également la résistance au déracinement et la rectitude de la tige (Coutts, 1983 ; Balneaves et De La Mare, 1989).

Afin d'obtenir des données précises de morphologie et de topologie du système racinaire, chaque racine doit être subdivisée en segments arbitraires de façon à représenter au mieux la géométrie et le défilement de la racine (Reubens *et al.* 2007) Une mesure efficace de la topologie peut être obtenue de la façon suivante (Dupuy, *et al.* 2005) :

- a) La mesure commence au collet et se termine au niveau des extrémités des racines.
- b) Les ramifications d'ordre plus élevé sont décrites avant la racine mère. Trois opérations doivent être employées pour coder la topologie du système racinaire : pour décrire un nouvel axe; pour lancer une branche fille et retourner à la branche mère quand la racine est finie ;

- c) Ainsi, il y a lieu de coder la base d'un nouvel axe et le retour à la racine mère quand la racine fille est entièrement décrit.

Les structures topologiques des plantes ont été largement explorées à un niveau qualitatif depuis l'introduction des modèles architecturaux par Halle et Oldeman (1970). Les premières approches quantitatives de l'architecture des plantes ont été basées sur la topologie « topology driven sampling » (Remphrey *et al.* 1983, De Reffye *et al.* 1989, 1994, Bouchon *et al.* 1997). Dans ces approches, des portions de plantes ont été échantillonnées selon des critères topologiques et morphologiques, puis étudiés en utilisant des méthodes statistiques classiques. Ces approches sont maintenant passées à un second stade dans laquelle le problème est d'étudier les variations des phénomènes biologiques en fonction de la position topologique. Dans la plupart des cas, ces variations ne peuvent pas être caractérisées par des observations directes simples. Il est ainsi nécessaire de préserver l'information liée aux structures 3D de plantes. Si la structure topologique est enregistrée, elle peut être reconstruite avec des outils de calculs pour explorer ces objets complexes quantitativement (Godin, *et al.* 1997).

5.4. Caractérisations quantitatives de l'architecture racinaire

Le rôle de l'architecture dans la stabilité de l'arbre est considérable (Edelin et Atger 1994 ; Stokes, 2002 ; Dupuy *et al.* 2005) mais particulièrement difficile à étudier.

L'architecture du système racinaire est difficile à mesurer, elle a souvent été simplement caractérisée de façon descriptive par des dessins et des typologies qualitatives (Köstler *et al.*, 1968 ; Drenou, 2003). Les premières caractérisations quantitatives ont été effectuées en mesurant la surface des sections de racines à différentes distances radiales « cross section area » – CSA en Anglais) sur les racines traçantes d'arbres à enracinement superficiel (Coutts, 1983), puis sur des arbres à enracinement profond, en mesurant les CSA à plusieurs profondeurs (Drexhage *et al.*, 1999).

L'architecture peut maintenant être précisément mesurée en 3 dimensions par numérisation manuelle ou semi-automatique combinée à un codage architectural (Danjon *et al.*, 1999a ; Oppelt *et al.*, 2000 ; Dupuy *et al.* 2003). Cette mesure est destructive, elle a été utilisée sur des systèmes racinaires de grande taille (Danjon *et al.* 2005) et réclame une grande rigueur dans les mesures. Les systèmes de mesure in situ par radar sont non destructifs, mais

ils sont peu précis et pour l'instant ils peuvent tout au mieux être utilisés pour quantifier des biomasses de racines dans certains sols (Butnor *et al.* 2001 ; Danjon *et al.* 2007b).

La numérisation 3D permet de quantifier le volume de racines en fonction de sa localisation, par type de racines et permet aussi d'étudier le mode de branchaison, le défilement et la forme des racines, ou par exemple la localisation des anastomoses (soudures de racines - Danjon *et al.* 2005). Elle permet aussi d'estimer le volume de racines perdues pendant l'arrachage (Danjon *et al.* 2006). Dupuy *et al.* (2005) ont utilisé des fonctions de densité pour modéliser les propriétés du système racinaire dans l'espace à 3 dimensions. Le volume de racines peut être converti en biomasse à partir de la pesée d'un échantillon de segments de racines dont on connaît les dimensions par numérisation (Danjon *et al.* 2007a). Danjon *et al.* (2007a) ont proposé une chaîne d'outils permettant de calculer précisément le renforcement du sol que procurent des systèmes racinaires à partir de numérisations en 3D de l'architecture de systèmes racinaires ou de simulations de cette architecture à partir de maquettes.

6. Importance de la résistance des racines à la traction

Ces vingt dernières années, les ingénieurs ont de plus en plus utilisé la végétation pour stabiliser des pentes instables. (Gray et Sotir 1996 ; Coppin et Richards 1990 ; Schiechl 1980 ; Greenway 1987). Le renforcement du sol par les racines des végétaux ligneux a donc été étudié. La résistance à la traction est considérée comme l'un des facteurs les plus importants régissant la stabilisation et la fixation de sol, il a donc étudié précisément (Hathaway et Penny 1975, Burroughs et Thomas 1977, Schiechl 1980, Nilaweera 1994). La résistance à la traction de la racine joue un grand rôle dans l'armement du sol, mais peut également affecter l'ancrage des plantes. Chez les arbres, la majorité de l'ancrage est fourni par les grandes racines de structure (Stokes 2002), cependant, les racines tenues en tension fournissent autour de 60% de la résistance au renversement pendant une tempête (Coutts 1983). Par conséquent, une plus grande résistance à la traction des racines sera également salutaire pour l'ancrage de l'arbre.

La résistance à la traction peut être estimée en tirant des racines hors du sol verticalement et en mesurant la force exigée pour causer la rupture (Norris 2005), ou en effectuant des essais en laboratoire à l'aide d'une machine d'essai de traction universelle

(Genet *et al.* 2005). Cette résistance peut être influencée par le mode de plantation : des Pins sylvestres (*Pinus sylvestris*) régénérés naturellement ont des racines plus résistantes que ceux des pins plantés (Lindström et Rune, 1999). Les saisons influencent également la résistance à la traction, les racines étant plus résistants en hiver qu'en été, en raison de la diminution de la teneur en eau (Turmanina 1965). La résistance à la traction diminue habituellement avec l'augmentation du diamètre de la racine (Wu 1976 ; Burroughs et Thomas 1977 ; O' Loughlin et Watson 1979, Operstein et Frydman, 2000, Bischetti *et al.* 2005) et dépend du taux de cellulose (Genet *et al.* 2005).

7. Teneur des racines en cellulose

La cellulose est particulièrement résistante en traction à cause de sa structure microfibrillaire et existe en plus grande quantité dans les bois juvéniles (Sjostrom, 1992). La structure de la cellulose est optimale pour la résistance à la traction (Sjostrom, 1992). La cellulose se compose de chaînes de polymères formées d'unités de glucose qui sont liées ensemble par des liaisons hydrogène de haute résistance (Delmer et Amor, 1995). Ces chaînes de cellulose sont alors groupées ensemble dans une matrice d'hémicellulose et la structure entière se nomme une microfibrille. Chaque couche de la paroi des cellules de bois se compose de microfibrilles disposées en structure hélicoïdale. Quand ces microfibrilles sont presque parallèles à l'axe de cellules, comme dans le bois jeune, l'effet combiné de ces chaînes de cellulose donne une forte résistance à la tension, mais une faible résistance à la flexion (Archer, 1986).

8. Réponse des plantes aux contraintes statiques et dynamiques

L'effort abiotique peut être défini comme une charge externe et non-biologique imposée à une plante qui peut avoir comme conséquence une modification des processus de croissance. Ces changements de croissance peuvent correspondre à une modification de la rigidité de la tige (Telewski, 1995) ou de la répartition spatiale des racines sur une pente (Chiatante *et al.* 2003). Plusieurs efforts abiotiques peuvent avoir une influence sur la croissance des arbres et des plantes sur des pentes. Ces forces peuvent être l'effet du vent, l'érosion, les mouvements de masse du sol, les avalanches, l'écoulement de débris,

l'abrouissement par les herbivores. La manière dont un arbre ou une plante répond aux chargements mécaniques aura des conséquences sur la croissance et l'ancrage sur la pente.

Quand une plante ligneuse ou un arbre est soumis à un effort abiotique, une contrainte correspondante résultante apparaît (Telewski, 1995). Deux types de contraintes, élastique et plastique, peuvent se manifester dans différentes parties de la tige, des branches et des racines. La contrainte élastique représente un changement réversible, la structure retourne à son état original. Le déplacement du tronc d'un arbre dû par exemple au chargement du vent, où la tige revient à la verticale suite à cet événement, est un exemple de contrainte élastique. Si la contrainte est plastique, le changement qui se produit est irréversible, entraînant des dommages à l'arbre ou à la plante. Le déplacement permanent ou la rupture du tronc pendant une tempête, ou après un éboulement ou une avalanche, est un exemple de ce type de contrainte.

En réponse à un chargement statique, par exemple un habillage lent de neige ou des débris derrière un arbre poussant sur une pente, un arbre peut former du bois de réaction (Figure 4) ; (Timell, 1986). Le bois de réaction peut être formé dans la tige, les branches et parfois dans les racines des arbres (Timell, 1986). Dans les angiospermes, ce bois se forme dans les zones de traction et s'appelle le bois de tension, tandis que chez les gymnospermes, le bois de compression se trouve dans les zones tenues en compression. Les deux types de bois sont anatomiquement, chimiquement et physiquement différents du bois normal, ce qui a des conséquences énormes sur la qualité technologique du bois (Telewski, 1995).

Peu de corrélations entre un effort abiotique externe et la réponse des racines ont été identifiées pour des arbres poussant sur des pentes. Scheichtl (1980) suggère que les racines poussant vers le haut sont plus résistantes que celles situées en bas de la pente à cause des différences de structure des tissus. Les racines latérales se prolongent vers le haut de la pente, avec une augmentation de l'angle de pente entraînant une diminution dans la croissance en bas de la pente (Chiatante *et al.* 2003).

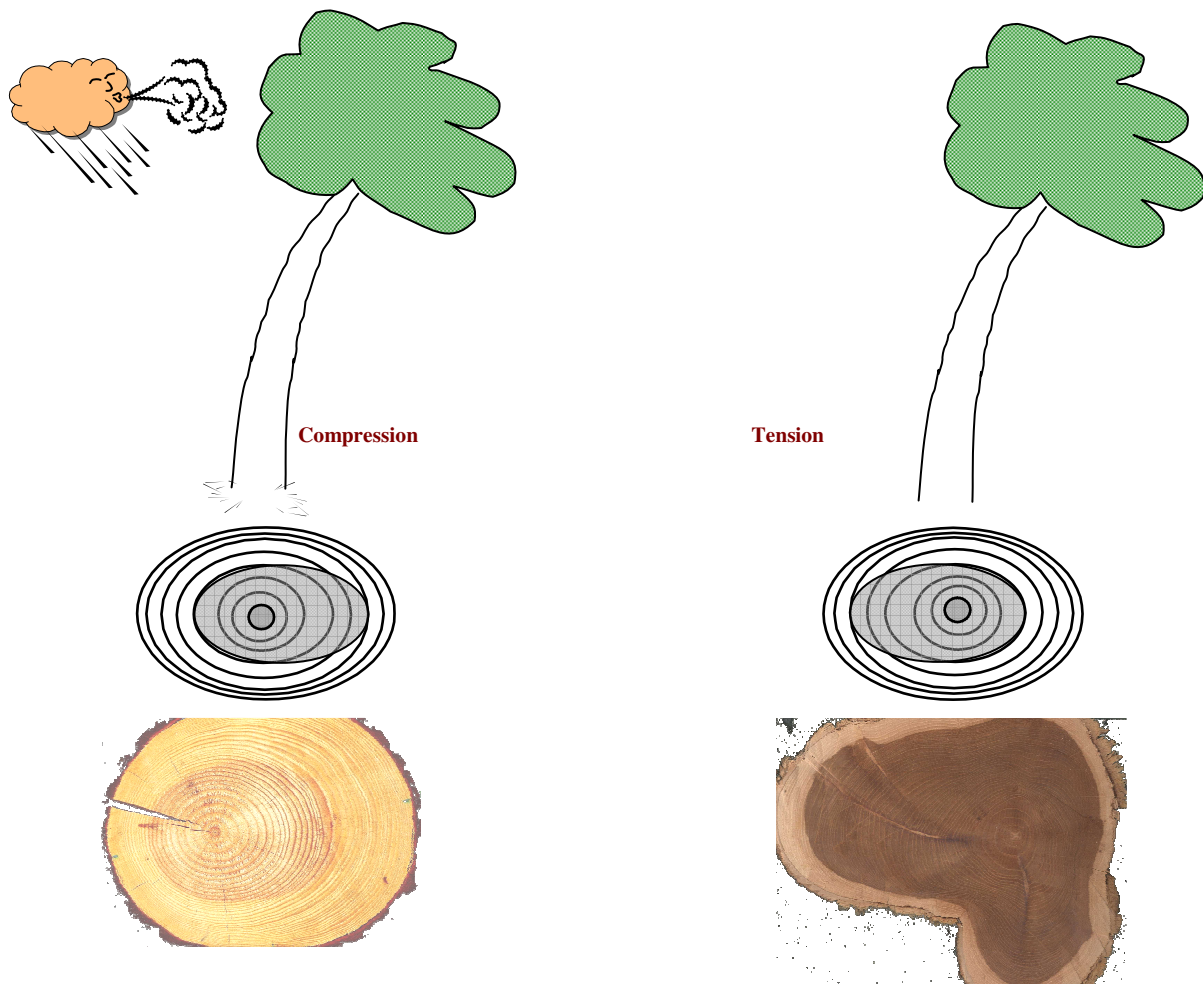


Figure 4 : bois de réaction située dans les branches ou le tronc dans les zones soumises mécaniquement à une contrainte due au chargement du vent ou de la neige. a) chez les conifères, ce bois se forme dans les zones en compression, b) chez les feuillus, ce bois se forme dans les zones en traction. La formation du bois de réaction est habituellement accompagnée de croissance secondaire supplémentaire. (D'après Stokes *et al.* 2000).

9. Définition de la « Thigmomorphogenèse »

Bien que l'adaptation de la croissance des arbres ait un effort abiotique connu depuis longtemps (Telewski, 1995), sa mise en place et les mécanismes qui entrent en jeu ne sont pas toujours clairement décrits (Gardiner et Quine, 2000). La réponse adaptative de croissance des arbres au chargement mécanique a été appelée « Thigmomorphogenèse » par Jaffe (1973). « Thigmo » du grec signifie toucher et « morphogénèse » signifie impliquant les changements pendant la croissance. Les premières expériences effectuées par Jaffe (1973, 1980) et Jaffe et Telewski (1984) étudient les effets du toucher, du frottement et du fléchissement des espèces herbacées. Bien qu'elles ne soient pas tout à fait réalistes, ces perturbations mécaniques peuvent être comparées au chargement dynamique du vent ou au mouvement fréquent de la masse du sol sur une pente. Les réponses typiques sont une augmentation du défilement de la tige, une réduction de la longueur des branches et des changements de l'anatomie du bois. L'augmentation du défilement de la tige est habituellement le fait d'une réduction de l'élongation de la tige et/ou une augmentation de la croissance radiale (Telewski, 1995).

Les premières études combinant les effets de l'action du vent sur la croissance des racines ont été effectuées sur des épicéas de Sitka (*Picea sitchensis*) et des mélèzes européens (*Larix decidua*) par Stokes *et al.* (1995, 1997). Les résultats ont montré que les changements de morphologie et de topologie du système racinaire ont influencé l'ancrage des jeunes arbres soumis au vent. Les racines en traction étaient plus nombreuses et plus ramifiées que les racines en compression, qui étaient plus épaisses et plus rigides (Stokes, 1999). L'épaississement secondaire supplémentaire et les changements anatomiques peuvent également se produire dans les zones où l'effort mécanique est élevé, afin de réduire la probabilité de rupture (Nicoll et Ray, 1996 ; Stokes et Guitard, 1997). Les arbres et les arbustes poussant sur des pentes sont dans une situation semblable de chargement et des changements de l'architecture racinaire ont également été observés (Nicoll *et al.* 2006).

10. Objectif de la thèse

Le but de cette étude est dans un premier temps d'étudier le rôle du système racinaire dans la fixation du sol sur les pentes. Dans un deuxième temps, d'étudier l'architecture racinaire et le comportement mécanique des plantes sur les pentes et soumises à des sollicitations aérodynamiques.

Pour étudier la réponse des jeunes arbres aux différentes inclinaisons du sol, nous présentons dans le deuxième chapitre de cette thèse une expérience menée sur le robinier (*Robinia pseudoacacia* L.) et le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). Des graines ont été semées dans des pots avec trois niveaux d'inclinaison : le témoin (0° pas d'inclinaison), pente moyenne (22,5°) et pente forte (45°) avec deux répétitions. Le robinier et le pin ont été choisis car ils sont connus comme étant des espèces utiles pour renforcer le sol sur les pentes instables. Après 14 semaines les jeunes plants ont été déracinés et la longueur et la biomasse de la tige ont été mesurées. Les systèmes racinaires ont été excavés in situ, la géométrie 3D et la topologie ont été mesurées manuellement. Une fois les mesures d'architecture de systèmes racinaires accomplies, des racines latérales ont été choisies autour de chaque plant pour des essais de traction à l'aide d'une machine d'essai de traction. Sur les mêmes racines, la teneur en cellulose a été également déterminée.

Dans le troisième chapitre, nous présentons une expérience effectuée avec des plantes de robinier (*Robinia pseudoacacia* L.). Ceux-ci ont été élevés dans des pots inclinés à 0° et à 45° et ont été soumis à des perturbations mécaniques non directionnelles de courte durée cinq fois par semaine. Vingt-trois semaines après, la biomasse de la partie aérienne (tige et branches) a été mesurée et le diamètre, la topologie et les coordonnées spatiales 3D des racines ont été mesurés in situ. Des essais de tension ont été effectués sur les racines latérales et la quantité de cellulose a été dosée pour déterminer si la réponse à la pente affectait la structure interne des racines.

Dans le quatrième chapitre, nous présentons une étude de la dynamique du développement et de la croissance racinaire de jeunes plants de robinier (*Robinia pseudoacacia* L.) et de pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) sur une pente en utilisant des Rhizotrons. Les graines ont été semées sur une mince couche de terre maintenue par des parois en matière plastique (40cm*30cm*3cm) ayant une face amovible en Plexiglas transparent. Les graines ont été semées dans les rhizotrons à trois inclinaisons différentes (0°, 22,5° et 45°).

Après la germination, le relevé des données s'est fait par le traçage une fois par semaine des racines apparues entre temps sur un film plastique transparent en utilisant différentes couleurs par période. A la fin de l'expérience, la longueur de la tige a été mesurée et les données de l'architecture racinaire ont été analysées en utilisant le logiciel RhizoDigit v1.3 (Jourdan, 2006).

La dernière partie de cette thèse est composée d'une conclusion générale qui présente les résultats du travail et les conséquences pour la croissance des jeunes arbres en pente : le rôle du système racinaire dans la fixation du sol sur les pentes et le comportement mécanique et l'architecture racinaire des plantes sur les pentes et soumises à des sollicitations mécaniques.

Chapitre 2

Effets de l'angle de la pente sur la croissance, l'architecture racinaire et les propriétés mécaniques de semis de pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) et de robinier (*Robinia pseudoacacia* L).

| | |
|--|----|
| 1. Introduction..... | 23 |
| 2. Matériels et méthodes..... | 25 |
| 2.1. Matériel végétal..... | 25 |
| 2.1.1. Pin maritime (<i>Pinus pinaster</i>)..... | 25 |
| 2.1.2. Robinier (<i>Robinia pseudoacacia</i>)..... | 26 |
| 2.2. Dispositif et protocole expérimental..... | 26 |
| 2.3. Humidité de sol..... | 27 |
| 2.4. Hauteur et Biomasse sèche..... | 28 |
| 2.5. Architecture racinaire..... | 28 |
| 2.6. Résistance à la traction des racines..... | 29 |
| 2.7. Teneur en cellulose..... | 31 |
| 3. Analyse des données..... | 35 |
| 3.1. Architecture racinaire..... | 35 |
| 3.2. Résistance à la traction et teneur en cellulose..... | 36 |
| 4. Résultats..... | 37 |
| 4.1. La température et l'humidité du sol..... | 37 |
| 4.2. Croissance en hauteur et en diamètre..... | 37 |
| 4.3. Biomasse sèche..... | 38 |
| 4.3.1. Partie aérienne..... | 38 |
| 4.3.2. Partie racinaire..... | 39 |
| 4.4. Architecture racinaire..... | 40 |
| 4.4.1. Caractéristiques générales des semis..... | 40 |
| 4.4.2. Caractéristiques de ramification des racines..... | 40 |
| 4.4.3. La distribution dans les différents compartiments..... | 41 |
| 4.4.4. La distribution circulaire..... | 42 |
| 4.5. Résistance à la traction et teneur en cellulose..... | 47 |
| 4.5.1. Le point de rupture..... | 47 |
| 4.5.2. Contrainte de rupture à la traction en fonction du diamètre de la racine..... | 47 |
| 4.5.3. Teneur en cellulose en fonction de diamètre des racines..... | 49 |
| 4.5.4. Contrainte de rupture à la traction en fonction du pourcentage de cellulose..... | 51 |
| 4.5.5. Effet de la position des racines..... | 51 |
| 5. Discussion..... | 53 |
| 5.1. Méthode d'étude..... | 53 |
| 5.2. La pente a pour effet d'augmenter les dimensions de la plante..... | 54 |
| 5.3. La pente a influencé la distribution des racines dans les différents compartiments..... | 54 |
| 5.4. La répartition circulaire..... | 56 |
| 5.5. Résistance des racines en traction..... | 58 |

1. Introduction

Les plantes répondent généralement aux stimulations mécaniques par une modification de leur structure (Jaffe, 1973 ; Gartner, 1994). Cependant, jusqu'à une époque récente (Gartner, 1994 ; Stokes *et al.* 1995), peu d'informations étaient disponibles concernant les effets sur la croissance des racines, malgré le rôle essentiel du système racinaire qui est celui de l'ancrage de la plante dans le sol. Les racines des plantes aident en particulier à stabiliser les pentes couvertes de forêts en procurant à celles-ci une résistance additionnelle, celle des racines, et en modifiant le régime de l'eau dans le sol (Burroughs et Thomas, 1977 ; O' Loughlin et Watson, 1979 ; Abe et Ziemer, 1991). Les plantes y sont quotidiennement soumises à des forces mécaniques qui sont des chargements : le chargement dynamique du vent et le chargement statique de la pente. La pente est un état environnemental complexe qui soumet les plantes à plusieurs efforts mécaniques tels que le moment de rotation induit par la combinaison de l'inclinaison et les poids du tronc et du sol.

En conséquence, la plante subit un état normal d'instabilité où la croissance elle-même change constamment son propre chargement et induit un effort mécanique dans le système racinaire qui doit renforcer l'ancrage afin d'éviter le déracinement (Chiatante *et al.* 2001, 2003). Cet ancrage est l'une des deux fonctions principales du système racinaire (Coutts, 1983, 1987 ; Coutts *et al.* 1999). Mickovski et Ennos (2003) suggèrent que des informations détaillées sur la morphologie et l'architecture du système racinaire de différentes espèces peuvent nous renseigner sur la façon dont la forme est liée à la fonction dans les systèmes racinaires. Bien qu'il y ait une littérature importante sur les effets de l'environnement du sol sur l'architecture racinaire (Coutts, 1987 ; Canadell *et al.* 1996), les systèmes racinaires sont habituellement décrits comme un ensemble de racines latérales et plongeantes, dont la densité diminue avec la profondeur à partir de la surface du sol et avec la distance du tronc. Le développement des racines (diversité et plasticité) est régi par l'interaction entre le contrôle d'origine génétique et l'influence des facteurs exogènes, localisés et largement quantifiables (Fitter, 1994). Ainsi, il est très difficile de déterminer ce que sera l'architecture finale d'un système racinaire donné.

L'analyse de la symétrie de systèmes racinaires ayant cru sur des pentes indique bien la présence d'une direction préférée d'allocation de biomasse. Cette mesure/évaluation n'a été

réalisée correctement et de façon détaillée sur des arbres poussant sur des pentes que par Nicoll *et al.* 2006 sur des épicéas de sitka de 23 cm de DBH. La symétrie des systèmes racinaires a déjà été mesurée en termes de centre de la masse de toutes les racines brutes latérales principales (Coutts *et al.* 1990). La biomasse des racines peut être estimée par le diamètre des racines (Quine *et al.* 1991) ou la section des racines à une distance donnée du collet (CSA) (Nicoll et Ray, 1996). Bien que les mêmes auteurs aient récemment remis en question ces travaux antérieurs en expliquant que ce n'était pas la manière idéale d'exprimer la symétrie (Coutts *et al.* 1999), le recours aux informations 3D sur l'architecture racinaire permet une meilleure connexion avec les facteurs biomécaniques et environnementaux. Une mesure de l'architecture 3D des systèmes racinaires peut maintenant être réalisée manuellement ou de façon semi-automatique, fournissant une mesure de la topologie et de la géométrie ainsi que les représentations détaillées du système racinaire (Danjon *et al.* 1999 ; Sinoquet et Rivet, 1997).

Le but de ce chapitre est de comprendre les adaptations du système racinaire des arbres à la pente, en analysant l'effet d'une pente sur la branchaison/ramification, la distribution de la biomasse, la géométrie des systèmes racinaires et les propriétés mécaniques des racines de jeunes plantes d'arbres. Une amélioration des connaissances sur le développement et la forme des systèmes racinaires sont nécessaires afin de comprendre l'effet d'un système racinaire sur la stabilité d'un sol en pente.

Pour ce faire, des graines de robinier (*Robinia pseudoacacia*) et pins (*Pinus pinaster*) ont été semées dans des bassines avec trois niveaux d'inclinaison : le témoin (0° : pas d'inclinaison), pente moyenne (22,5°) et pente forte (45°) selon une conception entièrement aléatoire. Le robinier et le pin ont été choisis car ce sont des espèces recommandées pour renforcer le sol sur les pentes instables (Tokgös 2005).

La longueur et la biomasse de la tige des jeunes plants ont été mesurées après 14 semaines de croissance. Les systèmes racinaires ont été excavés in situ, la géométrie 3D et la topologie ont été mesurées manuellement. Une fois les mesures d'architecture de systèmes racinaires accomplies, des racines latérales ont été choisies autour de chaque plant pour des essais de traction. En effet, la résistance à la traction est l'un des facteurs les plus importants de la racine lui permettant de renforcer le sol en place. Cette caractéristique a été mesurée à l'aide d'une machine d'essai de traction. Sur les mêmes racines, la teneur en cellulose a été

également mesurée car celle-ci détermine la résistance en tension des racines (Genet *et al.* 2005).

2. Matériels et méthodes

2.1. Matériel végétal

Les expériences ont été réalisées sur deux espèces : un conifère, le pin maritime, (*Pinus pinaster*), et un feuillu, le robinier (*Robinia pseudoacacia*). Les graines ont été achetées chez Vilmorin et ont les caractéristiques suivantes (Tableau 2-1) :

Tableau 2-1 : Caractéristiques des graines utilisées.

| Caractéristiques | Conifère | Feuillu |
|--------------------------------------|----------------------------------|------------------------------|
| Nom botanique | <i>Pinus pinaster</i> Ait | <i>Robinia pseudoacacia</i> |
| Nom commun | Pin maritime | Robinier ou Faux-Acacia |
| Région de provenance | PPA301 massif landais. France | Prov. Pusztavac. Hongrie. |
| Altitude | – | 100 m |
| Année de maturité | 1999 | 1999 |
| Type de matériel de base | Provenance | Peuplement |
| Organisme génétiquement modifié | non | non |
| Pouvoir germinatif | 92% | 83% |
| Conservation dans une chambre froide | oui | oui |

2.1.1. Pin maritime (*Pinus pinaster*)

Les graines ont été trempées dans l'eau à deux périodes différentes de 10 heures, espacées d'une nuit. Après la seconde période elles ont été laissées pour ressuyer pendant quelques heures. Les semences ont été enfermées dans un sac plastique perforé au dessus pour permettre l'aération. Le sac a été disposé dans un réfrigérateur (+2° - +4°) pendant 21 jours.

Les semences ont fait l'objet de surveillance, elles ont été aérées et remuées deux fois par semaine pour éviter le développement de moisissures et surveiller l'apparition des premières radicules. Les graines ont été semées dès l'apparition d'environ 10% des radicules.

2.1.2. Robinier (*Robinia pseudoacacia*)

Une quantité d'eau proportionnelle au volume de semences a été portée à ébullition. Cette eau bouillante a ensuite été versée sur les semences préalablement étalées sur un tamis. L'eau a été recueillie et laissée jusqu'à tiédir. Ensuite, les semences ont été trempées pendant 12 heures environ, puis ressuyées avant le semis.

2.2. Dispositif et protocole expérimental

Les graines de pin maritime et de robinier ont été semées dans des bassines avec 3 niveaux d'inclinaison : le témoin (0° pas d'inclinaison), pente moyenne (22.5°) et pente forte (45°) (Figure 2-1).

Cinq graines ont été semées dans chaque bassine. Deux semaines après la germination, la plantule la plus vigoureuse de la bassine a été conservée, les autres ont été coupés à la base de la tige avec des ciseaux.

La température ambiante et l'humidité relative ont été surveillées tout le long de l'expérience. Pour la température de l'air, le maximum et le minimum ont été enregistrés quotidiennement, il était de 22°C pendant le jour (06 h – 24 h) et de 12°C la nuit.

L'humidité relative était constamment autour de 80%. Pour mesurer la température du sol, des thermistances ont été installées dans 6 bassines, elles ont été placées à trois profondeurs, et à trois niveaux par rapport à la pente, en haut de pente, mi-pente et bas de pente. Les mesures ont été effectuées avec un enregistreur de données.

Les bassines ont été arrosées deux fois par semaine en utilisant un jet léger pour éviter d'endommager la surface du sol. La chambre de croissance a été réglée pour avoir 18 heures de lumière (06 h – 24 h). Les plants ont été prélevés après 14 semaines de croissance.

Le dispositif comporte donc trois modalités de pente, deux espèces et deux répétitions, c'est à dire six combinaisons élémentaires, de six arbres chacune.



Figure-2-1 : 36 bassines sont disposées dans la serre de cette façon.

2.3. Humidité de sol

Pour s'assurer que la disponibilité de l'eau est la même pour les racines dans les bassines de différents traitements, la teneur en eau du sol a été mesurée à la fin de l'expérience. Le jour suivant l'arrosage, des échantillons de sol d'un pot témoin et deux autres inclinés à 22 et 45° aux différentes profondeurs ont été prélevés et la teneur en eau du sol a été ainsi évaluée (%) à partir de l'équation suivante :

$$teneureneau = 100 \times \frac{(P_f - P_s)}{P_f}$$

Où P_f indique le poids à l'état frais et P_s le poids sec.

Le poids sec a été obtenu à partir d'échantillons ayant séjourné dans un four à 105° C jusqu'à ce que le poids soit constant.

2.4. Hauteur et Biomasse sèche

Les plants ont tous été prélevés à l'âge de 14 semaines, le diamètre au collet et la hauteur totale des plants ont été mesurées à l'aide d'une règle et d'un pied à coulisse électronique précis au $1/50^{\text{e}}$ de millimètre.

Pour étudier l'allocation de biomasse chez les plants des différents traitements, ils ont été divisés en deux composants : partie aérienne (tige et branches) et partie souterraine (le système racinaire). Les échantillons ont été pesés après avoir été séchés au four à 80°C jusqu'à ce que le poids devienne stable. La biomasse racinaire a été mesurée une fois que les mesures d'architecture ont été réalisées (voir ci-dessous).

2.5. Architecture racinaire

Le sol a été soigneusement enlevé pour exposer les racines d'ordre 2 les unes après les autres et des mesures ont été effectuées. Pour ces mesures, il s'agit de déterminer le diamètre et d'enregistrer les coordonnées cartésiennes dans un repère orthonormé (x, y, z) de la position spatiale des racines. La topologie et la position spatiale (coordonnées x, y, z) des différents segments au sein du système racinaire peuvent être mesurées simultanément (Danjon *et al.* 1999a). Il est ainsi possible d'obtenir une représentation numérique du système racinaire, et de reconstruire une image du système racinaire en trois dimensions. Les racines de moins de 10 millimètres de long ont été exclues de la mesure.

Nous avons construit un cadre en aluminium qui s'adapte aux bords supérieurs de la bassine et équipé d'une règle graduée (détermination du X) sur laquelle coulisse un bloc d'aluminium (détermination du Y) percé d'un trou dans lequel coulisse verticalement un pointeau qui permet de déterminer le Z (Figure 2-2).

Le diamètre de la racine a été mesuré en utilisant un pied de coulisse. Les coordonnées, le diamètre de la racine et la topologie de tous les segments de racine ont été simultanément enregistrés dans un fichier de format MTG (Godin *et al.* 1997). Les segments de racine sont définis de façon arbitraire, de façon à représenter au mieux les changements de direction et la diminution de diamètre des racines. Les racines ayant un diamètre à la base inférieur à 7 mm n'ont pas été mesurées de la même manière. Mais le nombre et la longueur moyenne de ces

«racines fines» sur chaque segment de racine ont été relevés. Nous avons considéré comme « pivot » (racine d'ordre 1) la plus grosse racine verticale partant de la souche.



Figure 2-2 : Dispositif de la mesure les cordonnées de la position de racines (x, y, z).

2.6. Résistance à la traction des racines

Les racines dans les différentes directions ont été coupées et stockées dans le congélateur (-5°) pendant deux semaines avant l'essai de traction, la longueur approximative des racines était de 10 à 12 cm. Avant chaque essai et pour chaque racine, le diamètre a été mesuré avec un pied à coulisse puis corrélé aux valeurs de contrainte de rupture.

La méthode utilisée est décrite par Genet *et al.* (2005), le principe de cette machine consiste à soumettre un échantillon de racine à une traction et mesurer la valeur de la force F qui provoque la rupture. La résistance à la traction des racines a été mesurée dans le sens longitudinal (Figure 2-3). La machine de mesure (ADAMEL) est constituée d'un bâti rigide qui comprend deux traverses entre lesquelles la racine est maintenue. L'une est fixe et l'autre, mobile, se déplace à la vitesse de 2 mm s^{-1} . La traverse porte un capteur de force d'une capacité de 100daN. Ce capteur et la machine de tests mécaniques sont connectés à un ordinateur. Il enregistre la force appliquée à la racine en fonction du temps. La force est relevée deux fois par seconde

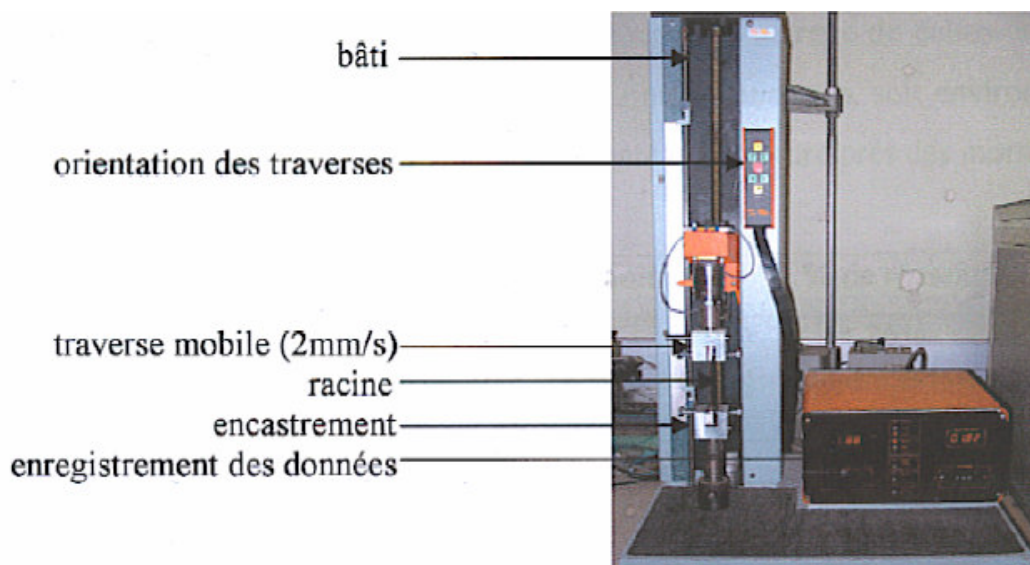


Figure 2-3 : Mini machine de traction de capacité de 10 dN.

Pour éviter le glissement des racines sans pour autant les détériorer, la fixation des racines est assurée par deux plaques métalliques montées manuellement, sur lesquelles est disposée une couche de liège. La fixation des racines est délicate, l'ajout de la couche de liège semble permettre une meilleure accroche des racines en les protégeant de l'écrasement lors du serrage tout en minimisant leur glissement (Figure 2-4).

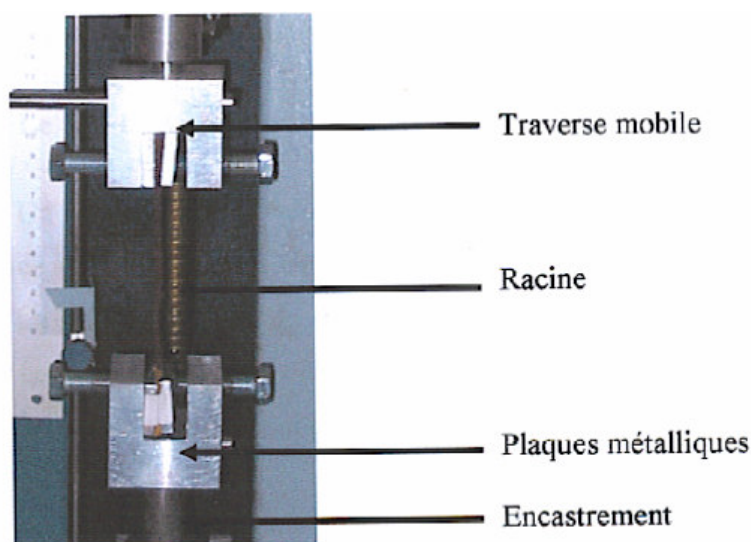


Figure 2-4 : Système de fixation des racines sur la machine de traction.

Plusieurs difficultés sont apparues lors de ce test. Tout d'abord la fixation des racines est délicate si l'on ne veut pas les endommager. De plus tous les essais ne peuvent pas être pris en compte. En effet si la rupture de la racine a lieu au voisinage des mors, la rupture

pourrait être influencée par le système d'accroche. Ainsi les résultats ne traduisent pas la résistance en traction pure de la racine mais également la défaillance du système de serrage de celles-ci (Tableau 2-2).

Tableau 2-2 : Pourcentage d'essais exploités en fonction de l'espèce et du traitement.

| traitements | Nombre d'essais | Essais exploités | % de réussite |
|----------------|-----------------|------------------|---------------|
| Robinier 0° | 21 | 9 | 43 |
| Robinier 22.5° | 30 | 11 | 37 |
| Robinier 45° | 33 | 7 | 30 |
| Pin 0° | 39 | 12 | 27 |
| Pin 22.5° | 41 | 11 | 27 |
| Pin 45° | 32 | 11 | 34 |

A partir de la force de rupture appliquée en tension, la contrainte de rupture de la racine peut être calculée. La contrainte σ (MPa) et la force appliquée F (N) est liée par la relation suivante:

$$\sigma = \frac{F}{S}$$

Avec S (mm²) : section de la racine.

Le diamètre de chaque racine a été mesuré avec un pied à coulisse électronique précis au 1/50^e de millimètre.

2.7. Teneur en cellulose

La quantité en cellulose dans les racines a été également mesurée afin de déterminer si le taux de cellulose est lié à la résistance à la traction. Cette expérience consiste à extraire étape par étape tous les composés non cellulosiques afin d'obtenir un composé final enrichi en cellulose. Puis en pesant la quantité initiale de racine et la quantité finale, le pourcentage de

cellulose présent dans l'échantillon de racine peut être déterminé (Lambrot et Porté, 2000 ; Genet *et al.* 2005).

Les racines sont écorcées puis découpées au cutter en petits morceaux avant d'être défibrées et réduites en poudre par un broyeur ultrafin. Les racines doivent être broyées pour que les différents composés chimiques soient accessibles aux solvants (Figure 2-5).

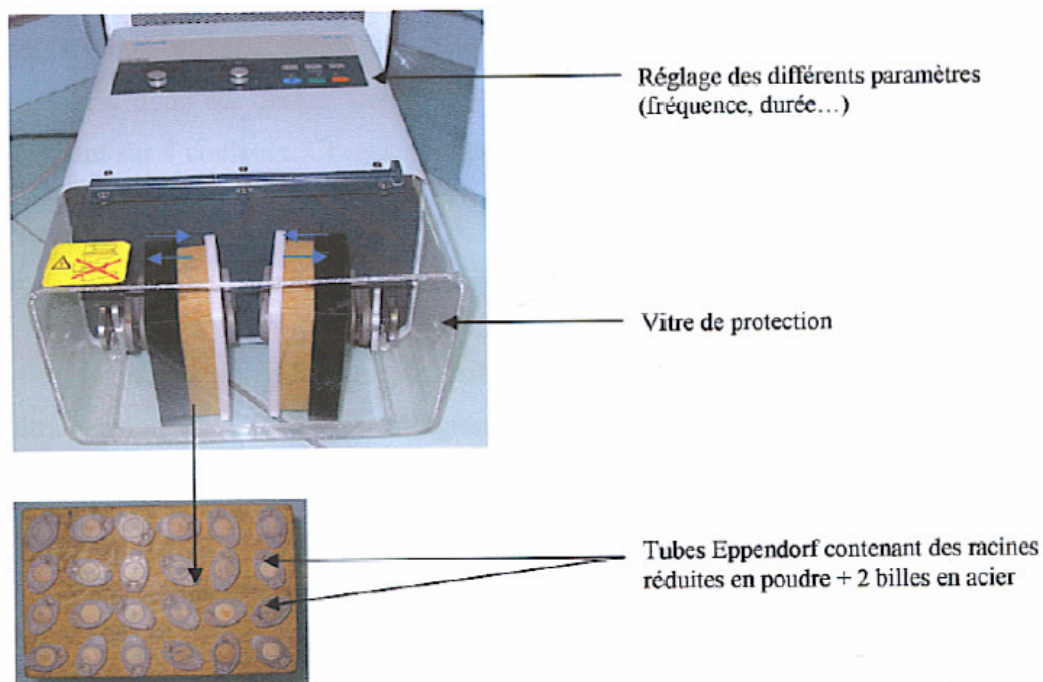


Figure 2-5 : Broyeur ultrafin des racines

Les racines découpées ont été mises dans un tube « Eppendorf » avec des billes d'acier. 24 tubes « Eppendorf » ont ensuite été placés dans une boîte compartimentée qui est fixée à la machine. Le broyeur va agiter les tubes à une fréquence de 30 Hz pendant 3 min. maximum pour ne pas échauffer les racines et ne pas modifier la composition chimique des composés. Les billes d'acier permettent alors de réduire les racines en poudre. Cette opération est répétée jusqu'à ce que les racines soient entièrement broyées. La poudre est ensuite séchée pendant 24h à 60°C. En effet, des quantités faibles sont manipulées, aussi une variation de quantités d'eau pourrait fausser les résultats.

Les différentes racines réduites en poudre sont déposées dans des sachets en téflon. Tous ces sachets sont déposés en même temps dans un « soxhlet » (Figure 6), puis dans différents béchers. Les sachets de racines étant tous identiques, il est nécessaire de trouver un

moyen pour les différencier. Etant donné la température à laquelle les sachets sont chauffés et vu l'agressivité des solvants utilisés, il est impossible d'utiliser des étiquettes ou un marqueur. Un code couleur a donc été choisi. Celui-ci est établi à partir d'une suite logique de combinaisons reposant sur quatre couleurs. Chaque couleur est matérialisée par une perle enfilée le long d'un fil de téflon.

Une fois les codes couleurs établis, les échantillons sont pesés, à l'aide d'une balance ultra sensible au $1/100^{\text{e}}$ de mg près. Leur masse est estimée de deux manières différentes. La poudre de racine est pesée seule, puis le sachet (téflon + racine) en entier. Il est préférable de peser le sachet en entier pour éviter de perdre une partie de la poudre restée sur le sachet. Dans ce cas, il faut prendre en compte les éventuelles variations du poids du Téflon. 10 sachets de Téflon ont alors été placés, sans sciure à l'intérieur, dans les mêmes conditions expérimentales que les autres échantillons. Leur masse a été mesurée avant et après l'expérience. Les variations de poids se sont avérées négligeables, de l'ordre du $1/100^{\text{e}}$ de mg près.

On notera qu'une grande prudence a été apportée au niveau de l'humidité présente dans les échantillons. Ils ont été séchés avant et après l'expérience et ont été placés dans un dessiccateur dès la sortie de l'étuve et pendant toute la fin de préparation des échantillons, de sorte qu'ils ne reprennent pas d'humidité. Le dosage de la cellulose par extraction se fait en trois étapes :

- a) élimination des « graisses » et des résines
- b) élimination des molécules hydrosolubles (sucres...)
- c) élimination de la lignine

Cette 1^{ère} étape se fait à l'aide d'un soxhlet (Figure 2-6).

Les échantillons sont disposés dans l'extracteur, lui-même posé sur un ballon contenant un mélange de toluène-éthanol (2-1 ; v/v), chauffé à ébullition. Au bout de 24 heures, le ballon de toluène-éthanol est remplacé par un ballon d'éthanol afin d'éliminer les possibles liaisons apolaires. L'expérience est laissée dans les mêmes conditions pendant 24 heures.

Les échantillons sont sortis du soxhlet et plongés dans de l'eau distillée, chauffée à 100°C , pendant 6 heures.

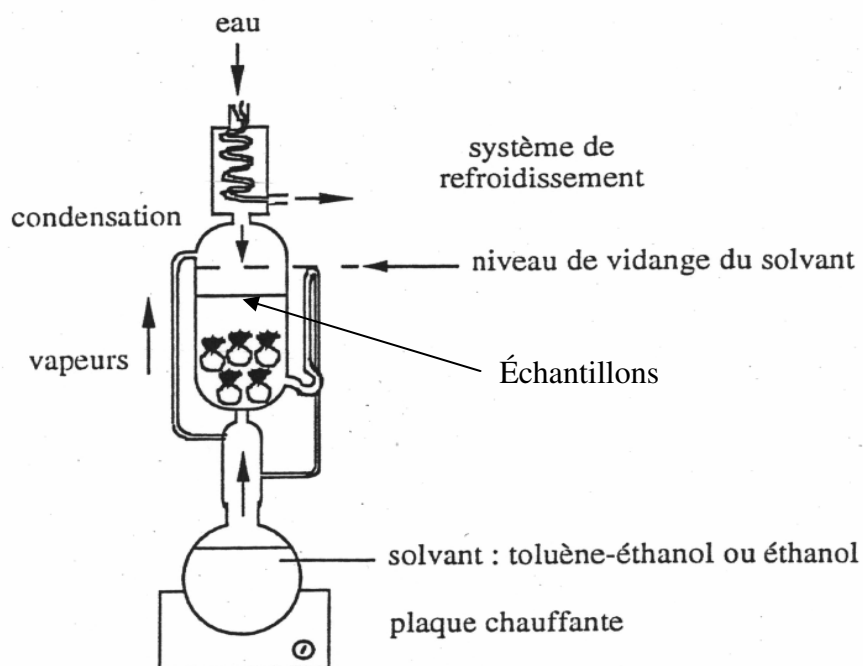


Figure 2-6 : Présentation d'un soxhlet.

L'élimination de la lignine se fait à partir de chlorite de sodium (NaClO_2). En effet les échantillons sont déposés dans un bécher contenant le mélange suivant :

1. 700 ml d'eau distillée
2. 7 g de NaClO_2
3. 1 ml d'acide acétique

La solution est mélangée avec un agitateur magnétique et chauffée à 60 - 70°C pendant 12 heures. Cette opération est alors répétée en concentrant de plus en plus la solution. Puis, les échantillons sont rincés, séchés et pesés, Ce qui donne le taux final de holocellulose.

3. Analyse des données

3.1. Architecture racinaire

Nous avons analysé l'information topologique et géométrique recueillie sur le système racinaire avec le logiciel AMAPmod (Godin *et al.* 1997), logiciel d'analyse de l'architecture des végétaux. Il permet de réaliser toutes sortes d'analyses en termes de ramification, de volume, de répartition dans l'espace et de visualiser des architectures (Danjon *et al.* 1999).

AMAPmod fournit aussi des reconstructions graphiques en 3D qui ont été employées pour vérifier les données et faire les corrections en conséquence. Les informations topologiques et géométriques à partir de fichiers de données ont été analysées en calculant les caractéristiques de chaque segment de racine et de chaque racine (longueur, diamètre inférieure, diamètre supérieur, coordonnées, ordre, etc.). Les calculs des moyennes par arbre, les tests statistiques et les figures autres que les représentations des systèmes racinaires ont été effectués avec le logiciel de statistique R (Ihaka et Gentleman 2001).

Nous avons réutilisé les méthodes d'analyse mise au point par Danjon *et al.* (1999ab et 2005). Jusqu'à maintenant les analyses avaient été faites sur de plus grands arbres et les mesures faites à l'aide d'un numériseur 3D.

Pour nous adapter aux spécificités de cette expérimentation (croissance sur une pente et en conteneur, petits arbres, mesures manuelles), nous avons dû adapter la méthode d'analyse de la façon suivante :

1. Les racines fines ont été incluses dans l'analyse de longueur, nombre de racines et de topologie.
2. La longueur de segment moyenne était grande comparée à la taille du système de racine. Par conséquent chaque segment de racine a été divisé en segments virtuels de 10 millimètres de long pour l'analyse de la distribution spatiale.
3. Pour analyser finement les effets sur l'architecture, nous avons classé les segments de racine en plusieurs catégories : (1) Souche, (2) pivot, (3) zone de défilement rapide (ZRT), (4) racines traçantes au delà de ZRT, (5) racines plongeantes, (6) racines profondes, (7) racines horizontales à profondeur intermédiaire et (8) racines obliques. Les limites entre les racines traçantes, intermédiaire et profondes ont été fixées

respectivement à -35 et à -70 mm. Mais comme les arbres n'avaient pratiquement pas de « racines plongeantes », cette classe a été regroupée avec le pivot. De même, les racines obliques ont été ajoutées au compartiment « racines à profondeur intermédiaire ».

Pour chacun des paramètres d'architecture racinaire, une analyse de variance a été faite pour examiner les effets de l'espèce, de la pente et du bloc :

$$Y = m + \text{bloc} + \text{espèce} + \text{pente} + (\text{espèce} \times \text{pente}) + E$$

Trois secteurs centrés sur le collet ont été définis, pour examiner l'hétérogénéité circulaire, haut de la pente (HP), bas de la pente (BP) et perpendiculaire (PP). Une analyse de variance a été faite pour examiner les différences entre les secteurs dans chaque traitement.

Des régressions ont été effectuées pour évaluer le rapport entre la résistance à la traction de racine et le diamètre (Genet *et al.* 2005, 2006). Avant cette analyse, les données ont été transformées en logarithme pour refléter le rapport de puissance dans des régressions linéaires. L'analyse de covariance (ANCOVA) a été utilisée pour détecter les différences dans la teneur de cellulose et la résistance à la traction entre les racines dans les différents traitements, avec le diamètre en tant que covariant.

3.2. Résistance à la traction et teneur en cellulose

Premièrement des régressions ont été effectuées pour évaluer le rapport entre la résistance à la traction de la racine et son diamètre. Les données ont été transformées en logarithme avant l'analyse, pour refléter le rapport de puissance dans des régressions linéaires. Une analyse de covariance (ANCOVA) a été utilisée pour détecter les différences dans la teneur en cellulose et la résistance à la traction entre les racines dans différents traitements, avec le diamètre en tant que covariant.

4. Résultats

4.1. La température et l'humidité du sol

Pour la température, nous voulions nous assurer qu'il n'y avait pas de gradient entre le haut et le bas de la pente. Nous craignons qu'un tel gradient puisse induire des effets non désirés sur la croissance des racines en haut et bas de pente. Nous l'avons donc mesurée et nous n'avons pas observé de différence significative ($F_{2,11} = 25.45$, $P = 5.25$).

Des résultats identiques ont été observés sur l'humidité du sol : il n'y a pas de différences significatives ni entre les différents traitements ($F_{2,20} = 16.25$, $P = 5.23\%$), ni entre le haut et le bas de la pente. ($F_{2,20} = 13.25$, $P = 9.14$) (Tableau 2-3).

Tableau 2-3 : les moyennes et les erreurs types de l'humidité du sol dans les différents traitements et dans trois niveaux du sol.

| Humidité du sol (%) | | | | | | | | |
|---------------------|-----------|----------|----------|-----------|----------|---------|-----------|----------|
| 45° | | | 22.5° | | | 0° | | |
| en haut | au milieu | en bas | en haut | au milieu | en bas | en haut | au milieu | en bas |
| 10.2±3.6 | 10.4±3.0 | 11.0±3.1 | 11.0±2.3 | 10.9±2.0 | 10.6±3.1 | 9.2±2.1 | 10.7±3.1 | 11.1±3.1 |

4.2. Croissance en hauteur et en diamètre

Les semis d'robinier poussent très vite et arrivent à 1 m de hauteur au bout du troisième mois, les semis de pin poussent beaucoup plus lentement, ils ne mesurent que 20 cm à la fin de l'expérimentation, il apparaît donc important de ne pas comparer directement les deux essences qui n'ont pas la même taille, mais d'examiner leurs réactions aux traitements.

Chez le pin maritime, les arbres ayant poussé sur une pente moyenne ont une hauteur et un diamètre significativement supérieurs aux plantes sur pente forte et aux témoins ($F_{2,29} = 5.15$, $P = 0.02$) pour la hauteur et ($F_{2,29} = 10.66$, $P = 0.002$) pour le diamètre (Figure 2-7), tandis que les différences entre les témoins et les plantes ayant poussé sur une forte pente sont très faibles (Tableau 2-4). Chez le robinier, nous avons trouvé que les plantes ayant poussé sur les différents niveaux de pente ont une hauteur et un diamètre significativement supérieurs

aux plants témoins ($F_{2,29} = 5.99$, $P = 0.01$) pour la hauteur et ($F_{2,29} = 5.40$, $P = 0.002$) pour le diamètre (Tableau 2-5).

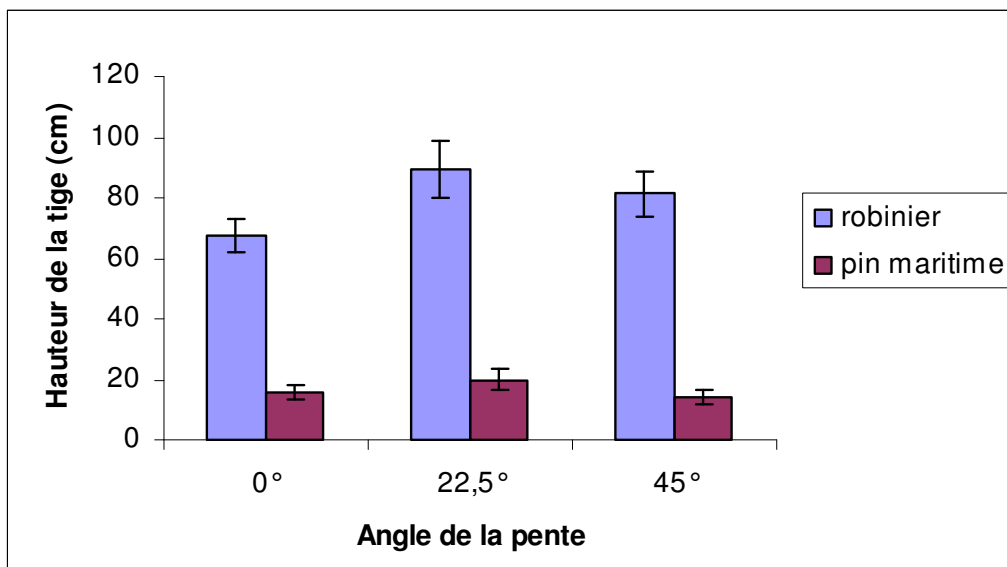


Figure 2-7 : Comparaison des moyennes et écarts types des hauteurs des plants par espèce et par traitement.

4.3. Biomasse sèche

4.3.1. Partie aérienne

Chez le pin maritime, les arbres ayant poussé sur une pente moyenne ont une biomasse significativement supérieure aux plantes sur pente forte et aux témoins ($F_{2,29} = 8.84$, $P = 0.004$).

Chez le robinier, nous avons remarqué que les plantes ayant poussé sur les différents niveaux de pente ont une biomasse sèche de la partie aérienne significativement supérieure à celle des plants témoins ($F_{2,29} = 20.37$, $P = 0.001$), par contre il n'y a pas de différences significatives entre les deux niveaux de pente (Tableau 2-5).

4.3.2. Partie racinaire

Pour le pin maritime, les plants poussés sur une pente moyenne ont une biomasse sèche du système racinaire significativement supérieure aux témoins ($F_{2,29} = 12.84$, $P = 0.001$), tandis que les différences entre les témoins et les plants ayant poussé sur une pente forte sont très faibles (Tableau 2-4).

Par contre nous avons trouvé que les robiniers ayant poussé sur une pente moyenne et forte ont une biomasse sèche du système racinaire significativement supérieure à celle des témoins ($F_{2,29} = 23.46$, $P = 0.001$) (Tableau 2-5).

Donc, pour les deux espèces, l'inclinaison des pots a nettement augmenté la biomasse totale des plants, sans influence du niveau de l'inclinaison (Tableau 2-4). La biomasse totale des robiniers est de l'ordre de 3,5 fois plus élevée que celle des pins

Tableau 2-4 : Les moyennes \pm erreurs types, valeur du test F et probabilité associée entre les différents traitements chez le pin maritime, nous avons mis les a et b en exposant quand la différence est significative $P < 0.05$.

| Variable | 0° | 22.5° | 45° | F | P |
|-------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-------|-------|
| Diamètre au collet (mm) | 3.8 \pm 0.5 ^b | 5.8 \pm 0.3 ^a | 3.4 \pm 0.2 ^b | 10.66 | 0.002 |
| Hauteur (cm) | 15.6 \pm 1.1 ^b | 19.7 \pm 1.8 ^a | 14.2 \pm 0.6 ^b | 5.15 | 0.02 |
| Biomasse tige (g) | 3.3 \pm 0.3 ^b | 5.6 \pm 0.4 ^a | 4.8 \pm 0.3 ^b | 8.84 | 0.004 |
| Biomasse racines (g) | 1.3 \pm 0.1 ^b | 2.3 \pm 0.1 ^a | 1.5 \pm 0.2 ^b | 12.54 | 0.001 |

Tableau 2-5 : Les moyennes \pm erreurs types et les différences significatives entre les différents traitements chez la robinier, nous avons mis les a et b en exposant quand la différence est significative $P < 0.05$.

| Variable | 0° | 22.5° | 45° | F | P |
|----------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-------|-------|
| Hauteur (cm) | 67.4 \pm 5.7 ^a | 89.4 \pm 3.7 ^b | 81.2 \pm 3.9 ^b | 5.99 | 0.01 |
| Biomasse tige (g) | 11.3 \pm 1.1 ^a | 24.5 \pm 2.2 ^b | 25.7 \pm 1.8 ^b | 20.37 | 0.001 |
| Biomasse racines (g) | 2.9 \pm 0.1 ^a | 5.7 \pm 0.4 ^b | 5.6 \pm 0.2 ^b | 23.46 | 0.001 |

4.4. Architecture racinaire

4.4.1. Caractéristiques générales des semis

L'influence de la pente sur le coefficient d'allocation aux racines (RPC – root partitioning coefficient = % de racines dans la biomasse totale) varie selon l'espèce : l'inclinaison du pot n'a pas d'effet sur le robinier. En revanche, elle diminue le RPC chez le pin, mais l'effet du niveau d'inclinaison n'est pas net. Les robiniers sur pente ont une souche proportionnellement plus petite. Le RPC est d'environ 19% chez le robinier et de 27% chez le pin (Tableau 2-6).

La longueur spécifique des racines hors pivot (SRL – specific root length) est plus faible chez le robinier, la pente a pour effet de diminuer la SRL du robinier mais elle a pour effet de l'augmenter sur forte pente chez le pin.

La pente ne semble pas influencer le rapport hauteur de tige/diamètre au collet. Mais influe sur la longueur relative du pivot chez le pin, ce qui est peut-être dû à la géométrie du substrat en interaction avec la direction de croissance du pivot (Tableau 2-6).

4.4.2. Caractéristiques de ramification des racines

L'influence de la pente sur le nombre total et le nombre relatif de racines (le nombre des racines comprenant les racines fines additionnelles divisé par le poids sec des racines) varie selon l'espèce : l'inclinaison du pot n'a pas d'effet sur le robinier, en revanche, elle diminue le nombre relatif de racines chez le pin, mais l'effet du niveau d'inclinaison n'est pas net (Tableau 2-7).

La pente a une influence positive sur les dimensions individuelles des racines des robiniers. Les racines traçantes des robiniers sur pente ont un diamètre 50% plus grand que les témoins. Elles ont par conséquent un volume plus élevé, 300% de plus que les témoins et le volume relatif de la ZRT (zone de défilement rapide) est donc aussi plus élevé. Il n'y a pas de différences dues à la pente sur les caractéristiques des racines à profondeur intermédiaire et pour l'ensemble des deux espèces étudiées (Tableau 2-7).

Les robiniers sur les différents niveaux d'inclinaison montrent également une longueur relative de racines pratiquement doublée par rapport au témoin. Il n'y a pas d'effet de la pente

pour l'ensemble des espèces sur la distance moyenne entre les racines latérales d'ordre 2 le long du pivot, mais pour les robiniers cette distance augmente avec la pente, sur les racines d'ordre 2.

Seulement chez le robinier, l'angle moyen de ramification des racines d'ordre 2 sur le pivot a augmenté de 20% par rapport aux différents niveaux de pente (Tableau 2-7).

La pente a pour effet de diminuer l'angle d'inclinaison moyenne des pivots par rapport à la surface du sol, les pivots des témoins des pins ont une inclinaison moyenne de 83° par rapport à la verticale. Cette inclinaison était plus faible (60°-70°) sur la pente, qui correspond à une orientation proche de la verticale. Une différence significative de l'angle moyen par rapport à la surface du sol, pour les racines d'ordre 2 a été mise en évidence entre les traitements de robinier seulement (Tableau 2-7).

4.4.3. La distribution dans les différents compartiments

Chez les témoins des robiniers, la souche représente plus de 53% du volume des racines (Tableau 2-3). Si on enlève la souche du volume total du système racinaire, le pivot représente 45 % du volume des racines, 20 % correspondant aux racines traçantes et 20 % aux racines parallèles à la surface du sol à profondeur intermédiaire. La proportion de volume des racines obliques (9 % du volume des racines) et profondes (4,5%) est faible. La pente ne semble influencer que le volume relatif de la souche qui est renforcé de 36% (Tableau 2-8).

En revanche, la souche des pins témoins ne représente que 28 % du volume des racines. Si on enlève la souche du volume total du système racinaire le pivot représente 20% du volume des racines, plus de 52% correspond aux racines traçantes et près de 27 % aux racines à profondeur intermédiaire. La proportion de volume des racines profondes (1,5 %) et des racines obliques (6 %) est très basse (Tableau 2-8).

Le niveau d'inclinaison du sol n'a pas d'effet net sur le volume relatif de la souche : le volume de la souche est plus élevé sur la pente moyenne seulement chez le pin. En revanche, la pente a diminué significativement le volume de la souche de robinier (Tableau 2-8).

Pour les deux espèces, les traitements n'ont eu aucun effet sur la distribution de la longueur des racines par compartiment, ni pour le nombre des racines comprenant les racines fines additionnelles.

4.4.4. La distribution circulaire

Aucune différence dans la distribution circulaire n'a été trouvée dans les témoins de deux espèces. Les robiniers sur la pente forte seulement ont alloué globalement la moitié du volume total, du nombre, et de la longueur de racines dans le secteur perpendiculaire à la pente. Par contre nous avons plus de racines en bas qu'en haut de pente. Donc, sur pente forte, les arbres ont plus de racines dans les secteurs perpendiculaires et bas de la pente (Tableau 2-9).

De la même façon, les deux compartiments de traçantes (ZRT et traçantes au delà de la ZRT) ont aussi presque la moitié du volume de racines dans le secteur PP et plus de volume en BP qu'en HP. Par contre, dans les compartiments profondeur intermédiaire et racines profondes, la pente n'a pas d'effet sur la répartition circulaire (Tableau 2-9).

Pour l'ensemble des plantes et l'ensemble des caractéristiques étudiées, la pente n'a pas trop influencé la distribution circulaire : la longueur spécifique de racines (SRL) de pin maritime était plus élevée dans les secteurs PP et BP. L'angle de branchaison moyen des racines latérales sur la souche atteignait près de 105° en HP, 83° dans le secteur PP et 63° dans le secteur BP. Ceci parce que le pivot est proche de la verticale, tandis que les racines latérales croissent parallèlement à la surface de sol (Tableau 2-8). En revanche, chez le robinier, la pente a influencé le diamètre moyen des axes racinaires qui était plus grand en HP et PP seulement de 20%.

Tableau 2-6 : Caractéristiques générales de la partie racinaire, RPC = coefficient d'allocation aux racines, SRL = longueur spécifique des racines, P = effet pente, B = effet bloc, d0 = diamètre au collet.

| Variable | Effet espèce | Unité | Robiniér | | | pinie maritime | | | | | | | | |
|--|--------------|--------------------|----------|---|-----|-------------------|-------------------|-------------------|------|---------|-----|--------------------|-------------------|-------------------|
| | | | P | B | P*B | Moyenne | P | B | P*B | Moyenne | | | | |
| Poids sec (aérien+ racines) | **** | g | *** | | | 0° | 22° | 45° | P | B | P*B | 0° | 22° | 45° |
| RPC (coefficient d'allocation aux racines (biomasse)) | **** | % | | | | 21,40 | 19,10 | 18,10 | **** | *** | | 29,2 ^a | 27 ^a | 24,1 ^b |
| RPC sans souche | **** | % | | | | 10,20 | 12,30 | 11,20 | *** | | | 21,10 ^a | 15,9 ^b | 17,3 ^b |
| RPC (souche) | | % | * | | | 11,2 ^a | 6,88 ^b | 6,88 ^b | **** | | | 8,14 ^a | 13,1 ^b | 6,89 ^a |
| Distance radiale maximale | | cm | | | | 20,20 | 25,10 | 19 | | | | 21,70 | 22,9 | 21,4 |
| profondeur maximale | | cm | | | | -14,50 | -20,80 | -9,29 | | | | -14,20 | -9,4 | -18,4 |
| SRL (racines d'ordre1) | * | cm/cm ³ | | | | 62,60 | 9,21 | 19,20 | | | | 57,20 | 61,7 | 85,5 |
| longueur de racines avec les racines fines | *** | cm | | | | 520 | 734 | 888 | | | | 413 | 429 | 521 |
| SRL (longueur spécifique des racines sans pivot) | ** | cm/cm ³ | ** | | | 753 ^a | 255 ^b | 296 ^b | **** | | | 468 ^a | 491 ^a | 916 ^b |
| Diamètre moyen de racines | **** | cm | | | * | 0,05 | 0,07 | 0,07 | | | | 0,03 | 0,03 | 0,03 |
| (longueur du pivot + de la souche)/ diamètre au collet | *** | cm | | | | 27,20 | 28,30 | 31,80 | ** | | | 34,1 ^a | 40,6 ^a | 80,2 ^b |
| Longueur de la tige/ Diamètre au collet | **** | | | | | 9,06 | 9,70 | 9,06 | * | | | 4,19 ^a | 3,34 ^b | 4,15 ^a |

Tableau 2-7 : caractéristiques de branchaison des racines. crfa = comprenant les racines fines Additionnelles, racines, DM = diamètre moyen, LM = longueur moyenne, VM = volume moyen, RDD = déviation directionnelle de racines, P = effet pente, B = effet bloc.

| Variable | Espèce | Unité | Robinier | | | | | | pin maritime | | | | | |
|---------------------------------|--------|-----------------|----------|-----|----|--------------------|--------------------|--------------------|--------------|-----|---|--------------------|--------------------|----------------------|
| | | | P | PxB | B | 0° | 22° | 45° | P | PxB | B | 0° | 22° | 45° |
| nombre de racines | | n | | | | 11.2 | 17.8 | 16.3 | | | | 10.6 | 11 | 9.17 |
| LM axes | | cm | | * | | 11.5 | 15.7 | 12.4 | ** | | | 18.2 ^a | 16.6 ^{ab} | 15.1 ^b |
| nombre relative des racines | | n/g | | | | 3.85 | 3.17 | 2.91 | ** | | | 7.72 ^a | 4.8 ^b | 6.12 ^b |
| DM axes (sans pivot) | | cm | ** | | | 0.09 ^a | 0.176 ^b | 0.18 ^b | | | | 0.08 | 0.0859 | 0.07 |
| DM axes (sans pivot) | | cm | * | | | 0.085 ^a | 0.13 ^{ab} | 0.161 ^b | | | | 0.08 | 0.0676 | 0.07 |
| DM base axes (sans pivot) | | cm | ** | | | 0.13 ^a | 0.247 ^b | 0.26 ^b | | | | 0.12 | 0.127 | 0.112 |
| DM base axes (sans pivot) | | cm | * | | | 0.11 ^a | 0.19 ^{ab} | 0.23 ^b | | | | 0.121 | 0.106 | 0.11 |
| VM axes (sans pivot) | | cm ³ | * | | | 0.094 ^a | 0.455 ^b | 0.443 ^b | | | | 0.105 | 0.09 | 0.06 |
| VM axes (sans pivot) | | cm ³ | * | | | 0.08 ^a | 0.29 ^b | 0.22 ^{ab} | | | | 0.08 | 0.05 | 0.07 |
| VM axes (sans pivot) | | cm ³ | *** | ** | ** | 0.05 ^a | 0.31 ^b | 0.281 ^b | | | | 0.102 | 0.09 | 0.06 |
| VM axes (sans pivot) | ZRT | cm ³ | * | | | 0.05 ^a | 0.50 ^b | 0.36 ^{ab} | | | | 0.104 | 0.1 | 0.06 |
| L relative des racines | | % | * | | | 15.3 ^a | 37.9 ^b | 32.3 ^{ab} | | | | 3.15 | 0.79 | 2.59e ⁻¹⁶ |
| LM inter-ramification (crfa) | | cm | * | | | 0.148 ^a | 0.72 ^b | 0.55 ^{ab} | | | | 0.195 | 0.07 | 2.08e ⁻¹⁷ |
| AM de ramification | | degré | * | | | 65.1 ^a | 88.5 ^b | 81 ^{ab} | ** | | | 84.8 | 83.8 | 81.7 |
| Angle pivot vers surface du sol | | degré | * | | | -64.8 | -70.8 | -41.7 | *** | | | -84.7 ^a | -61.3 ^b | -73.6 ^c |
| Moyenne absolue (RDD) | | degré | **** | | | 13.7 | 16.4 | 15.6 | | | | 2.7 | 0.053 | 5.8e ⁻⁰⁵ |
| AM vers la surface du sol | | degré | **** | *** | * | -20.1 | -14.8 | -5.69 | | | | -5.84 | -5.25 | -5.39 |

Tableau 2-8 : volume, longueur et nombre des racines dans les différents compartiments. La souche est seulement incluse dans la première ligne. ZRT = zone de défillement rapide, P = effet pente, B = effet bloc.

| | Effet espèce | Robinier | | | | | Pin maritime | | | | | | | |
|-----------------------------|--------------|----------|-----|----|-------------------|-------------------|-------------------|-----|-----|---|----|-------------------|-------------------|-------------------|
| | | P | PxB | B | 0° | 22° | 45° | P | PxB | B | 0° | 22° | 45° | |
| | unité | | | | | | | | | | | | | |
| volume | | | | | | | | | | | | | | |
| souche | % | | | * | | | | | | | | | | |
| | | | | | 53.5 ^a | 35.9 ^b | 37.9 ^b | *** | | | | 27.8 ^a | 45.3 ^b | 28.4 ^a |
| pivot & racines plongeantes | % | | | | 45.7 | 43.7 | 33.7 | | | | | 19.4 | 28.3 | 36 |
| ZRT | % | | | | 6.06 | 5.13 | 11.5 | | | | | 6.78 | 8.72 | 5.24 |
| Traganties au delà de ZRT | % | | | ** | 14 | 15.9 | 27.5 | | | | | 46 | 47.3 | 30.7 |
| intermédiaires & Obliques | % | | | | 29.8 | 26.9 | 26.7 | | | | | 26.4 | 13.6 | 20.5 |
| profonds | % | | | | 4.39 | 6.07 | 0.55 | | | | | 1.52 | 2.07 | 7.6 |
| longueur | | | | | | | | | | | | | | |
| Traganties | % | | | ** | 23 | 28.7 | 46.6 | | | | | 54.4 | 64.8 | 48.4 |
| intermédiaires & Obliques | % | | | * | 45.6 | 47.1 | 45.9 | | | | | 32.5 | 22.4 | 29.5 |
| nombre | | | | | | | | | | | | | | |
| traganties | % | | | ** | 20.2 | 33.5 | 43.2 | | | | | 51.2 | 60.9 | 39.8 |
| intermédiaires & Obliques | % | | | * | 41.9 | 43.5 | 46.1 | | | | | 23 | 16.1 | 23.3 |
| profonds | % | | | | 16.6 | 12.4 | 1.65 | | | | | 2.34 | 0.93 | 11.7 |

Tableau 2-9 : Distribution circulaire de différentes caractéristiques du système racinaire dans les trois secteurs définis précédemment (haut de la pente (HP), bas de la pente (BP) et perpendiculaire (PP). Pour le secteur de « PP », quand la variable est un volume, une longueur ou un nombre de racines, la valeur dans le tableau et pour l'analyse statistique est divisée par 2. crfa = comprenant les racines fines additionnelles; ND=données non disponibles.

| | Robinier | | | | | | Pin maritime | | | | | | | | | | | |
|---|----------|-------|-------|-------|-------|------|--------------|-------|------|-----|-------|------|------|------|------|------|------|------|
| | 22,5° | | | 45° | | | 22,5° | | | 45° | | | | | | | | |
| | 0° | 22,5° | 45° | 0° | 22,5° | 45° | 0° | 22,5° | 45° | 0° | 22,5° | 45° | | | | | | |
| | P% | HP | PP | BP | P% | HP | PP | BP | P% | HP | PP | BP | | | | | | |
| Volume de racines (% par secteur crfa) | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| total | 74 | 90 | 24.2 | 23.5 | 28.9 | 4.7 | 5.13 | 29.1 | 36.7 | 70 | 22 | 29 | 20.6 | 29.8 | 2.9 | 16.7 | 24.1 | 35 |
| ZRT | 42 | 47 | 45 | 19.9 | 15.3 | 3.6 | 4.16 | 25.4 | 45 | 14 | 94 | 26.2 | 23.6 | 26.7 | 23 | 18.2 | 31.2 | 19.4 |
| Tragantès au delà de ZRT | 31 | 79 | 31.7 | 20.1 | 28.1 | 11 | 6.1 | 27.9 | 38.2 | 64 | 32 | 26.5 | 21.4 | 30.6 | 3.5 | 14.4 | 26.2 | 33.2 |
| Profonds | 55 | 6.3 | 1.23 | 18.5 | 61.7 | ND | ND | ND | ND | ND | ND | ND | ND | ND | 9.6 | 13.5 | 10.9 | 64.8 |
| Nombre de racines (% par secteur crfa) | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| total | 91 | 41 | 18.2 | 28.5 | 24.8 | 0.97 | 6.73 | 27.2 | 38.8 | 44 | 34 | 27.7 | 20.3 | 31.7 | 66 | 20.7 | 25.7 | 27.9 |
| tragantès | 78 | 72 | 37.5 | 20 | 22.5 | 3.5 | 5 | 34.2 | 26.7 | 33 | 14 | 28.2 | 18.7 | 34.4 | 7.1 | 15.6 | 28.9 | 26.7 |
| Intermédiaires | 26 | 31 | 22.9 | 29.6 | 18 | 17 | 10.7 | 23.1 | 43 | 7.3 | 97 | 24 | 24.4 | 27.1 | 23 | 29.8 | 13.7 | 42.8 |
| Profonds | 73 | 22 | 1.56 | 28.5 | 41.4 | ND | ND | ND | ND | ND | ND | ND | ND | ND | 5.5 | 11.8 | 8.66 | 70.8 |
| Longueur de racines (% par secteur crfa) | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Total | 99 | 36 | 18 | 29.5 | 23 | 1.8 | 6.42 | 29.3 | 34.9 | 44 | 23 | 27.1 | 20.3 | 32.3 | 23 | 17.7 | 25.8 | 30.8 |
| tragantès | 45 | 68 | 38.9 | 19.3 | 22.6 | 3 | 6.95 | 33.2 | 26.7 | 21 | 90 | 25 | 23.6 | 27.8 | 25 | 19.4 | 31.1 | 18.3 |
| Intermédiaires | 42 | 26 | 23.1 | 29.7 | 17.5 | 19 | 9.81 | 25.1 | 40 | 8.9 | 87 | 24 | 23.3 | 29.5 | 20 | 27.7 | 14.7 | 43 |
| Profonds | 53 | 16 | 2.24 | 25.3 | 47.1 | ND | ND | ND | ND | ND | ND | ND | ND | ND | 5.2 | 7.26 | 12.3 | 68.1 |
| Angle d'embranchement moyen (ordre 2 sue la soche) | 32 | 0.01 | 103 | 89 | 57.7 | ND | ND | ND | ND | 90 | 0.3 | 105 | 83.2 | 62.7 | 0.04 | 97.2 | 85.8 | 66.5 |
| Angle moyen des racines superficielles vers la surface de sol | 89 | 58 | -15.2 | -13.2 | -17.5 | ND | ND | ND | ND | 9.4 | 33 | -4.2 | -4.1 | -5.4 | 3.4 | -4.1 | -6.2 | -8.9 |
| SRL longueur spécifique de racines (cm) | 86 | 5.4 | 57.9 | 59 | 105 | ND | ND | ND | ND | 64 | 2.6 | 171 | 172 | 231 | 33 | 198 | 282 | 238 |
| SRL (ordre 2) | 55 | 7.6 | 39.5 | 39.7 | 106 | ND | ND | ND | ND | 75 | 2.9 | 171 | 170 | 231 | 33 | 198 | 282 | 238 |
| Diamètre moyen des axes | 65 | 2.5 | 0.12 | 0.11 | 109 | ND | ND | ND | ND | 60 | 2.1 | 0.08 | 0.08 | 0.07 | 62 | 0.08 | 0.07 | 0.08 |

4.5. Résistance à la traction et teneur en cellulose

4.5.1. Le point de rupture

La courbe de la force appliquée à la racine en fonction du temps permet de relever les coordonnées du point de rupture (Figure 2-8). La rupture de la racine de robinier n°13 a lieu sous une force de traction de 902 N au bout de 33 secondes.

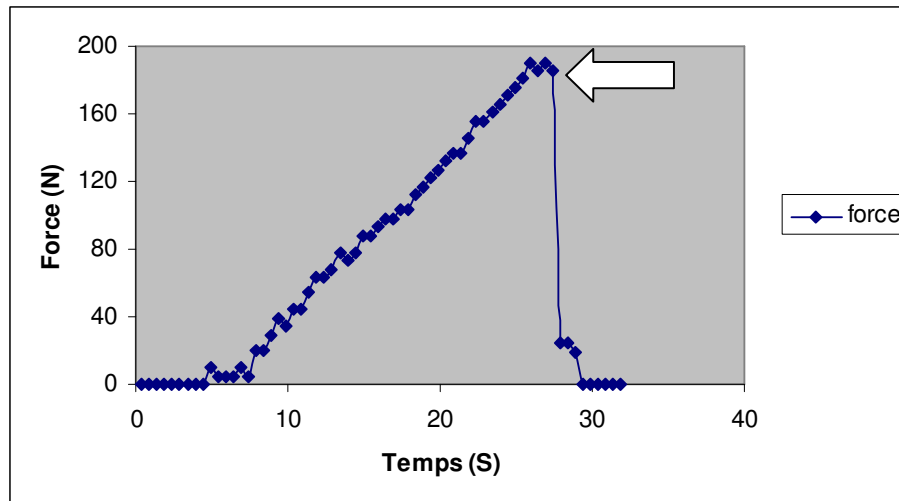


Figure 2-8 : Graphique de la force appliquée sur la racine en fonction du temps. Le point de rupture de coordonnées (28s, 190 N) est représenté.

Jusqu'à $t = 7$ secondes la force appliquée est proche de 0, puis augmente ensuite de façon quasi linéaire. Ceci peut s'expliquer par un décalage entre l'enregistrement des données et le démarrage de la machine. De plus, le temps mis par la machine pour redresser et tendre la racine au début de l'expérience doit également être pris en compte.

4.5.2. Contrainte de rupture à la traction en fonction du diamètre de la racine

La contrainte de rupture en traction et pour les deux espèces décroît lorsque le diamètre des racines augmente ($F_{5,45} = 8.32$, $P = 0.001$) (Figure 2-9).

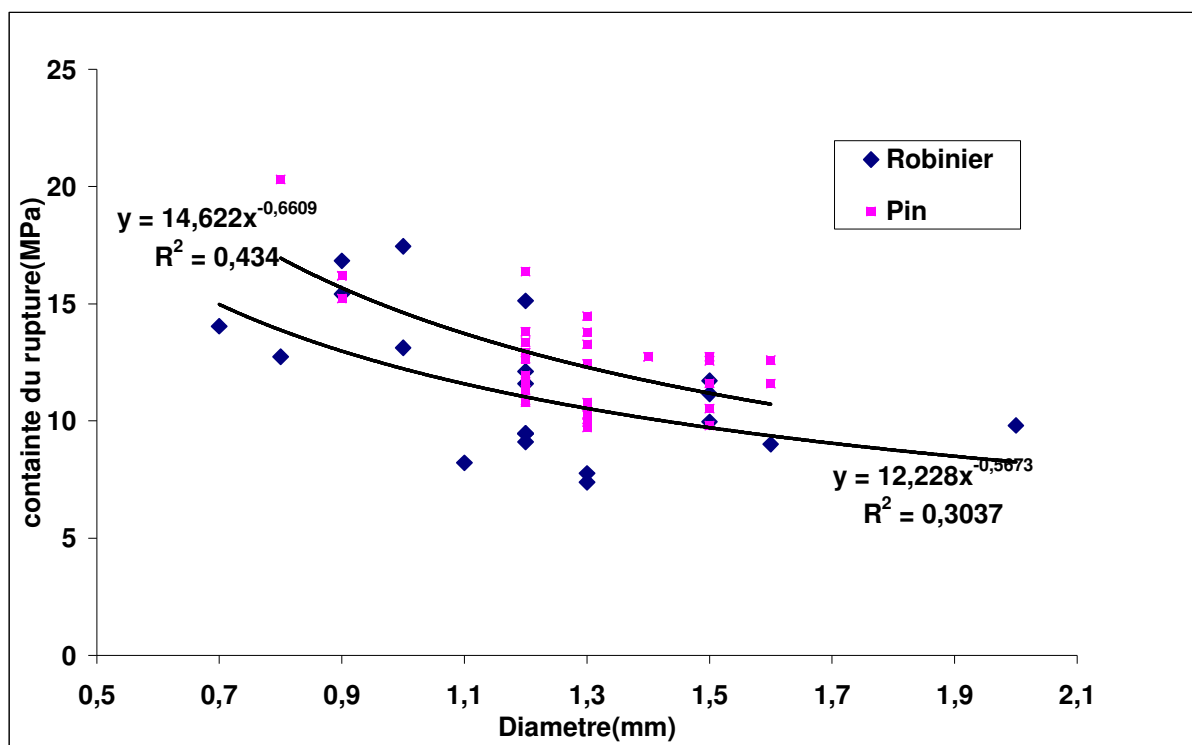


Figure 2-9 : Graphique de la contrainte de rupture en tension de racines de robinier et de pin maritime en fonction de leur diamètre.

La résistance en tension des racines varie selon le diamètre mais également selon l'espèce considérée, pour pouvoir comparer les deux espèces, il est nécessaire de les comparer par traitement (Figure 2-10).

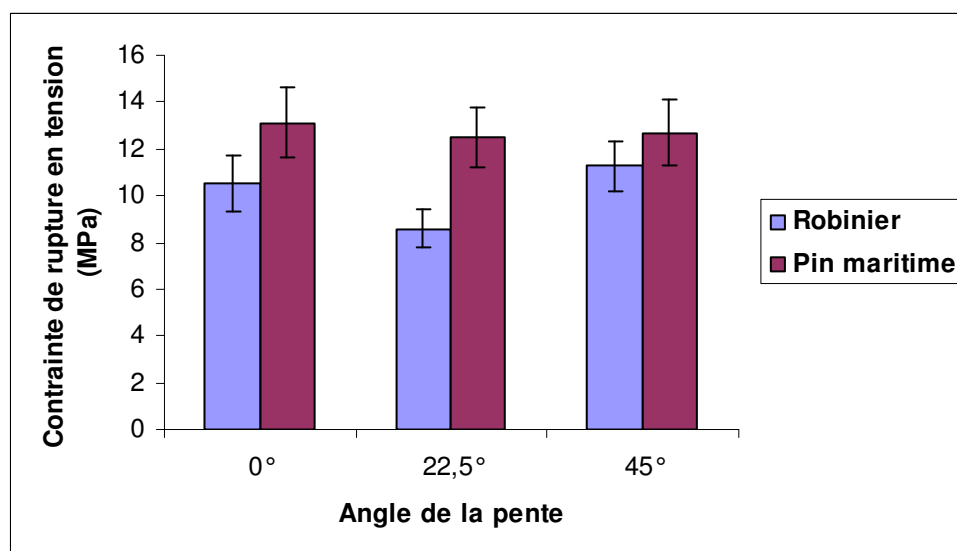


Figure 2-10 : comparaisons des moyennes et écarts types de la moyenne des contraintes de rupture en tension par espèce et par traitement.

La contrainte de rupture est plus élevée chez le pin maritime, les racines de pin maritime ont en moyenne une résistance en tension significativement plus élevée que celles du robinier ($F_{2,24}=3.25$, $P=0.012$), le diamètre est considéré comme covariant dans ce test. (Figure 2-13, Tableau 2-10).

Tableau 2-10 : Les différences dans la résistance à la traction et dans le contenu en cellulose étaient significatives entre les traitements. Les données sont les moyennes \pm erreur type ; nous avons mis les a et b en exposant quand la différence est significative $P<0.05$.

| Variables | Robinier | | | Pin maritime | | | F | P |
|--|------------------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|------|-------|
| | 0° | 22.5° | 45° | 0° | 22.5° | 45° | | |
| Diamètre de racines testées (mm) | 1.30 \pm 0.20 ^a | 1.90 \pm 0.21 ^b | 1.24 \pm 0.13 ^a | 1.11 \pm 0.05 ^a | 1.44 \pm 0.04 ^a | 1.27 \pm 0.03 ^a | 4.71 | 0.001 |
| Contrainte de rupture en tension (MPa) | 10.5 \pm 1.44 ^a | 8.5 \pm 1.3 ^b | 11.2 \pm 0.8 ^a | 13.11 \pm 0.9 ^c | 12.5 \pm 0.35 ^c | 12.6 \pm 0.57 ^c | 3.25 | 0.012 |
| Pourcentage de cellulose (%) | 65.1 \pm 2.22 ^a | 63.3 \pm 2.4 ^b | 65.3 \pm 3.3 ^a | 71,9 \pm 1.01 ^c | 67.4 \pm 1.2 ^c | 68.7 \pm 0.58 ^c | 7.22 | 0.014 |

Chez le robinier, les racines dans la pente moyenne sont plus épaisses et présentent une résistance en tension moins élevée que les racines des témoins. Mais si on prend le diamètre des racines comme covariant, ces différences disparaissent. Par contre chez le pin maritime, la résistance en traction ne varie pas selon le niveau de la pente.

4.5.3. Teneur en cellulose en fonction de diamètre des racines

Pour ces deux espèces, le pourcentage de cellulose augmente lorsque le diamètre de la racine diminue. ($F_{2,24} = 1.91$, $P = 0.04$), mais le coefficient de détermination de la régression est faible (Figure 2-11).

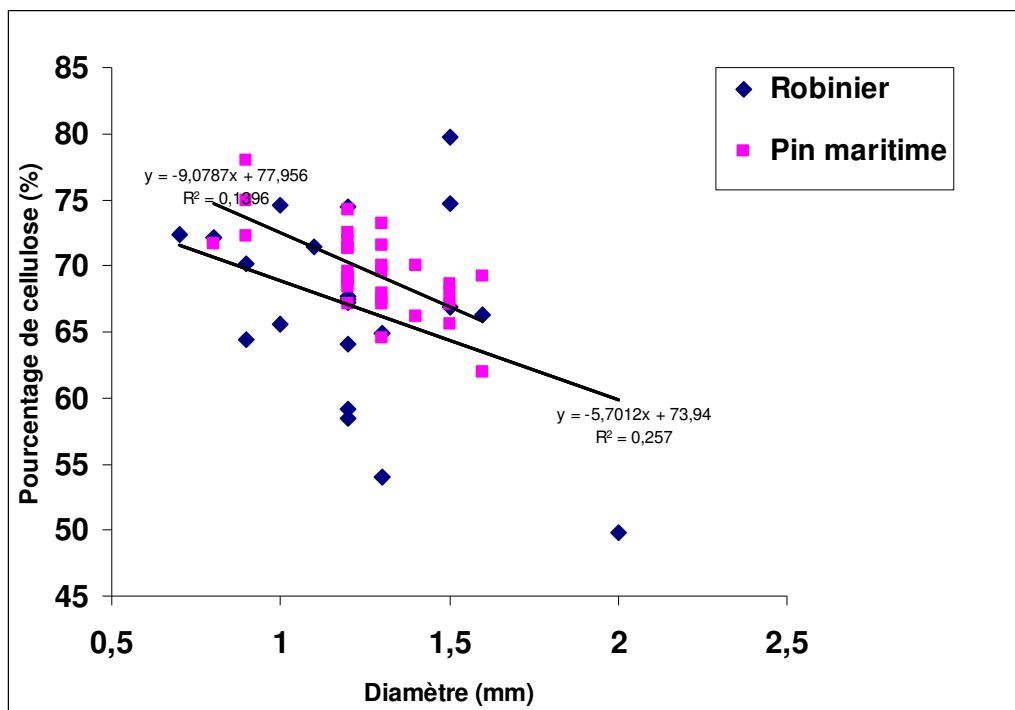


Figure 2-11 : pourcentage de cellulose dans les racines de deux espèces en fonction du diamètre de racines.

Le pourcentage de cellulose dans les racines de pin maritime est plus élevé que chez le robinier. En ce qui concerne les différentes pentes, aucune des deux espèces ne présente de différences significatives (Tableau 2-10).

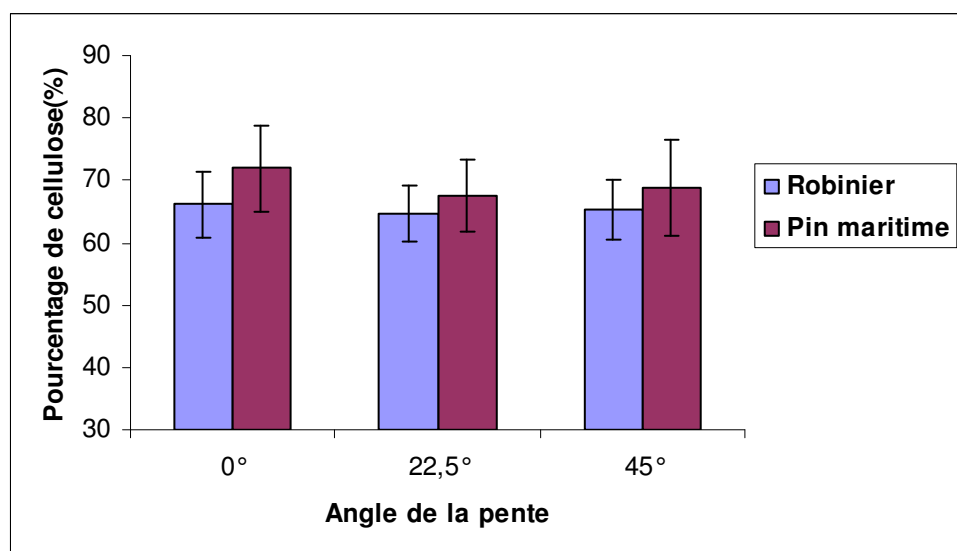


Figure 2-12 : Comparaison des moyennes et écarts-types des pourcentages de cellulose par espèce et par traitement.

4.5.4. Contrainte de rupture à la traction en fonction du pourcentage de cellulose

Quand les racines de tous les traitements ont été considérées ensemble pour chaque espèce, un rapport linéaire positif significatif a été mis en évidence entre la résistance à la traction des racines et le contenu en cellulose, bien que R^2 soit petit ($R^2 = 0,08$, $P = 0,001$) pour le pin maritime et ($R^2 = 0,04$, $P = 0,001$) pour le robinier. Les racines de pin maritime ont tendance à avoir une teneur en cellulose plus importante que celles du robinier (Tableau 2-10).

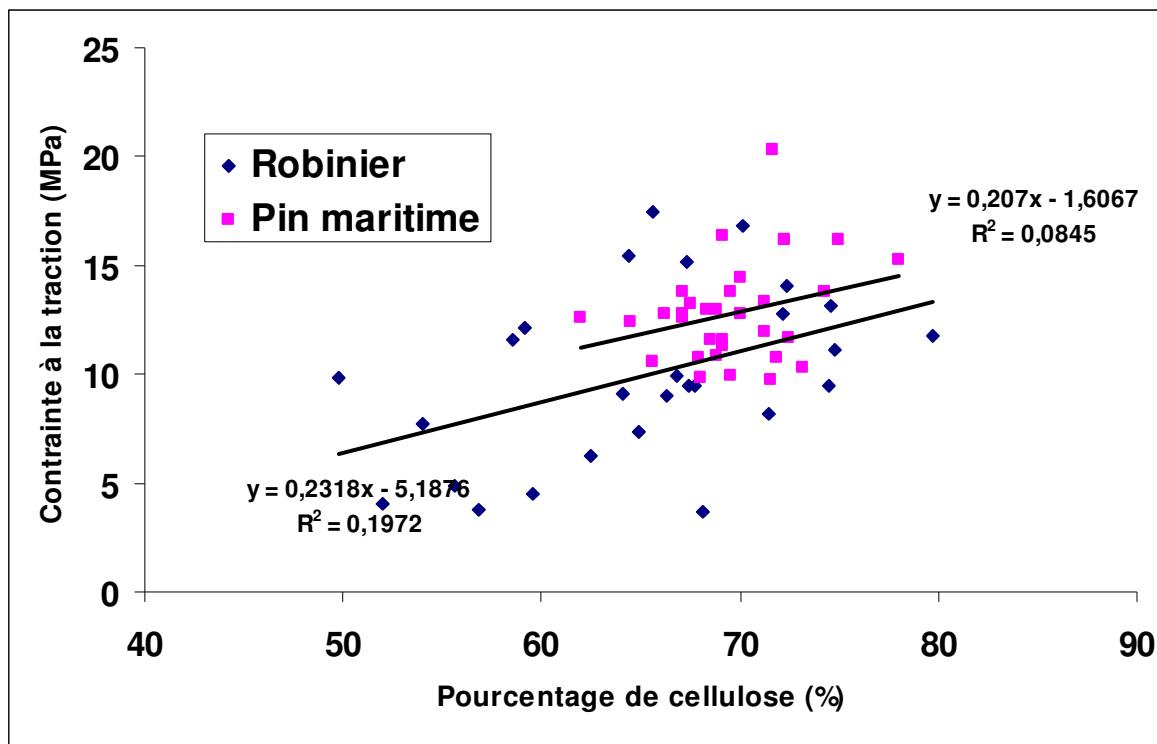


Figure 2-13 : Contrainte de rupture à la traction en fonction du pourcentage de cellulose présenté par espèce.

4.5.5. Effet de la position des racines

La résistance des racines à la traction et la teneur en cellulose ne changent pas selon la direction des racines (haut, bas et perpendiculaire) dans le système racinaire, donc il n'y a pas d'effets de la direction des racines sur la mécanique et chimie de la racine : ($F_{2,22} = 1,97$, $p = 0,14$) pour la contrainte du rupture en traction et ($F_{2,22} = 1,47$, $p = 0,23$) pour le teneur en cellulose (Figure 2-14, 2-15).

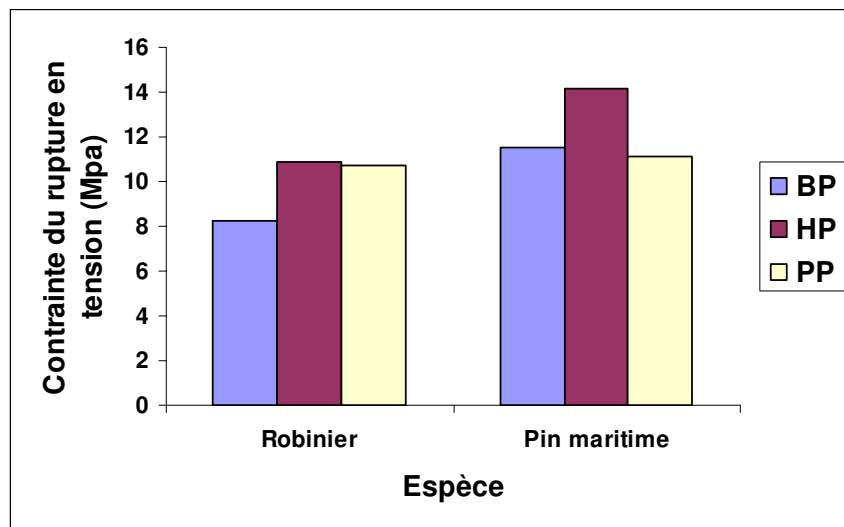


Figure 2-14 : Comparaisons des moyennes de contraintes de rupture en tension dans les différents secteurs : (HP) haut de la pente, (BP) bas de la pente et (PP) perpendiculaire.

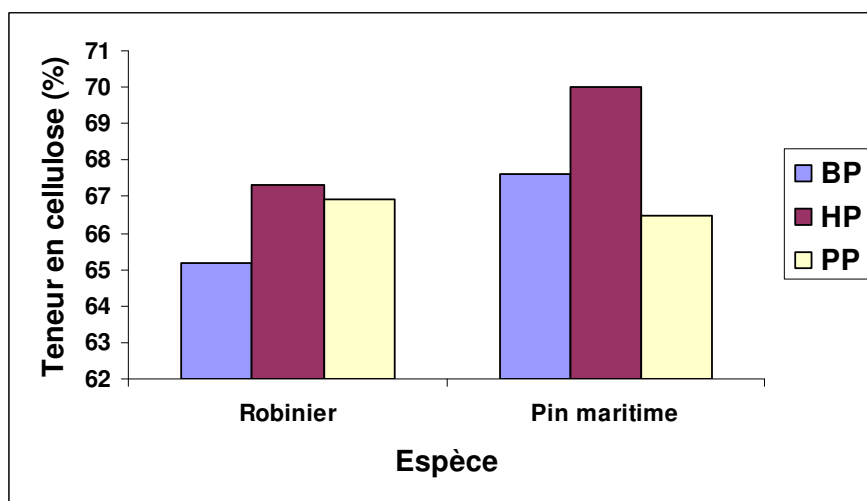


Figure 2-15 : comparaisons des moyennes de pourcentage de cellulose dans les différents secteurs : (HP) haut de la pente, (BP) bas de la pente et (PP) perpendiculaire.

5. Discussion

5.1. Méthode d'étude

Les études effectuées sur l'architecture racinaire se sont concentrées en grande partie sur une seule caractéristique de la plante. Par exemple, Coutts et Nicoll (1991) et Tamasi *et al.* (2005) ont principalement examiné les dimensions du pivot ou le nombre et la taille des racines latérales. Stokes *et al.* (1995, 1997) ont surtout regardé si les racines avaient plutôt une structure dichotomique ou une structure en arrête de poisson. A l'inverse, les méthodes développées par Danjon *et al.* (2005) explorent l'architecture dans son ensemble, en analysant à la fois la topologie et la géométrie. Dans notre travail, nous avons d'ailleurs amélioré cette prise en compte en examinant non seulement la répartition spatiale et par type de racine du volume de racine, mais aussi la répartition par nombre et longueur de racines ainsi que les caractéristiques détaillées de ramification.

Une mesure manuelle des coordonnées XYZ des segments de racines est donc relativement efficace, alors qu'elle est très difficile sur des grands arbres (Henderson *et al.* 1981). Pour bien caractériser cette architecture, il était essentiel de bien adapter l'analyse aux spécificités de cette expérimentation : croissance sur une pente et en conteneur, petits arbres, mesures manuelles... Nous avons seulement compté les racines fines et mesuré leur longueur car il est difficile de mesurer leur géométrie. En revanche, il est très utile d'avoir le nombre et la longueur de ces racines, car fines au stade du semis, elles constitueront en grande partie l'ossature du système racinaire adulte. Et elles interviennent de façon marginale dans la répartition du volume mais ont une importance prépondérante dans la répartition en longueur et nombre de racines et dans les indices topologiques. Nous avons également divisé la longueur moyenne de chaque segment mesuré en segments virtuels de 10 mm car les arbres sont jeunes et leurs systèmes racinaires sont petits. Enfin, nous avons prolongé les racines qui avaient atteint un bord ou le fond de la bassine dans la direction que suivait la racine avant d'atteindre le bord ou le fond de la bassine, ce qui permet de minimiser les artefacts liés à la taille du conteneur

5.2. La pente a pour effet d'augmenter les dimensions de la plante

La meilleure manière d'étudier l'influence de la pente sur l'architecture racinaire est de comparer le système racinaire d'arbres ayant poussé sur une pente aux arbres semblables voisins ayant poussé dans des conditions similaires sur un emplacement plat (Drexhage et Gruber 1998).

L'effet le plus visible de la pente est son effet sur la taille des semis (biomasse totale, hauteur de la tige et diamètre au collet). Celle-ci a largement augmenté chez le robinier et en partie chez le pin. Les mêmes résultats ont été obtenus par Scippa *et al.* (2006) : la biomasse totale de la tige et des racines était plus élevée pour les plantes de *Spartium junceum* L. ayant poussé sur une pente inclinée à 45°. L'effet était donc moins net pour le pin pour la croissance duquel une pente de 25° semble optimale. On peut donc suggérer que la réponse des deux espèces aux contraintes abiotiques est variable (Telewski 1995), ce qui traduit une variabilité dans la plasticité de ces espèces (Smith et Ennos 2003), fonction de la géométrie du substrat.

5.3. La pente a influencé la distribution des racines dans les différents compartiments

1. Dans les arbres témoins :

Le pin maritime a développé un pivot vertical de taille moyenne et des racines horizontales le long du pivot. Le pivot représentait 20 % du volume total du système racinaire, les racines traçantes 50 % et les racines à profondeur intermédiaire 27 % du volume total. Le volume de racines obliques et de racines profondes était faible.

Par contre, le robinier a développé un système racinaire avec un très grand pivot qui représente 45 % du volume du système racinaire : 40 % du volume correspondait aux racines traçantes et intermédiaires, les racines obliques et profondes ne représentaient que 15 % du volume total du système racinaire. Donc, sur les deux espèces, nous avons un développement de racines traçantes et à profondeur intermédiaire, et peu de racines profondes. Les semis de robinier et de pin maritime régulièrement arrosés développent donc un pivot et des racines parallèles à la surface du sol dans les 7 premiers cm de sol et très peu de racines plus profondes.

2. Sur la pente :

Les caractéristiques du pivot et des racines latérales ont été modifiées par la pente, et elles confirment la littérature (Coutts et Nicoll 1991), les pivots ont poussé verticalement et les racines latérales se sont développées approximativement parallèlement à la surface du sol. Le pivot du pin maritime était à peu près vertical et plus long, les racines latérales se sont développées parallèlement à la surface du sol, elles étaient plus longues et moins nombreuses. La tendance normale des racines latérales de certaines espèces de conifères est de croître parallèlement à la surface de sol (Coutts et Nicoll 1991).

Chez le robinier, la pente a entraîné une croissance préférentielle de racines dans la ZRT (Zone de défilement rapide) dans le secteur perpendiculaire à la pente. Plus de racines traçantes au-delà de la ZRT ont également été observées dans ce secteur, ces racines sont efficaces pour la prise d'éléments nutritifs et d'eau. Ces racines latérales poussent parallèlement et horizontalement à la surface du sol (Coutts et Nicoll 1991). Donc les plantes étaient principalement ancrées par un pivot vertical de taille moyenne (Khuder *et al.* 2007) et un grand volume de ZRT dans le secteur perpendiculaire à la pente. Sur des terrains inclinés, un renforcement des racines traçantes a été observé par Drexhage et Gruber (1992) pour le *Picea abies*, le *Pinus radiata* à 8, 16 et 25 ans (Watson et O'Loughlin 1990), au sein de trois espèces de conifère (Eis, 1974) et dans *Quercus ilex* L. (Canadell et Roda 1991). Les racines peu profondes suivent la pente tandis que les plongeantes étaient la plupart du temps verticales et non perpendiculaires à la pente, à cause d'un fort géotropisme positif (Coutts et Nicoll, 1991).

La pente n'a pas influencé les caractéristiques de branchaison de racines de pin maritime car ces arbres sont trop petits, ils sont composés seulement d'ordre 2. Par contre, elle a eu pour conséquence d'augmenter l'angle moyen de ramification de racines d'ordre 2 sur le pivot et la distance entre les racines latérales sur le pivot. Comme il y a moins de racines vers le haut de la pente et plus vers le bas, l'angle de ramification devrait pourtant être plus faible. La distance entre ramifications est plus élevée, c'est peut-être parce que l'émission de racines est fonction de la distance à la surface du sol et non pas de la distance sur la racine

5.4. La répartition circulaire

La répartition circulaire des racines des arbres sur pente est différente de celle des arbres témoins. Selon Chiatante *et al.* (2001), la morphologie du système racinaire sur une pente est différente de celle d'un système racinaire ayant poussé sur un terrain plat. Chez les deux espèces de notre étude, la zone de défilement rapide (ZRT) a bénéficié d'un fort renforcement des secteurs perpendiculaire à la pente et bas de la pente. La pente a eu pour effet d'augmenter le diamètre de ces racines et en conséquence d'augmenter le volume racinaire dans ces secteurs.

Il n'y avait aucune différence significative dans la distribution circulaire du volume des racines à profondeur intermédiaire et pour les deux espèces. Les racines d'ordre 2 sur la souche avaient une longueur spécifique de racines plus élevée dans les secteurs perpendiculaire et bas de la pente. La croissance racinaire en HP était faible, ce qui n'est pas dû à un effet d'hydrotropisme car nous n'avons pas observé des différences significatives dans l'humidité du sol entre le haut et le bas de la pente.

Dans une autre étude sur des épicéas de sitka (*Picea sitchensis*) de 23 cm de diamètre à hauteur de poitrine poussant sur du plat et une pente de 30° en Ecosse avec un vent dominant, Nicoll (2006) a montré qu'il n'y avait aucune différence significative dans la distribution verticale du volume des racines entre les témoins et les arbres sur une pente. Cependant, dans notre étude, une forte différence dans la distribution circulaire a été trouvée, le système racinaire sur les pentes a développé plus de racines en bas de la pente et sous l'effet de géotropisme. Selon Coutts et Nicoll (1991) et Di Iorio *et al.* (2005), pour améliorer l'ancrage sur la pente, les plantes doivent transférer les forces appliquées sur la tige au sol par les racines. Sur de fortes pentes les racines sont orientées vers le bas de la pente (Figure 2-16). Sur une pente naturelle les systèmes racinaires des arbres adultes sont soumis aux facteurs de poids de l'arbre, à l'effet du vent, au glissement du sol vers le bas. On peut alors imaginer que les racines vers le haut de la pente agissent comme des haubans et travaillent en tension, alors que les racines vers le bas de la pente travaillent en compression, comme des béquilles et des éléments de soutient (Mattheck C, Breloer H. 1994). L'angle moyen par rapport à la surface de sol était plus grand dans les secteurs perpendiculaire et bas de la pente, permettant à ces racines d'arriver au coin inférieur de la bassine du côté du bas de la pente pour une raison géométrique. Le pivot a montré un angle significativement plus faible dans la direction du bas

de la pente, c'est à dire une déviation moyenne de 15° par rapport à la verticale : comme prévu le pivot a eu un géotropisme fort même sur la pente (Marler et Discekici, 1997).

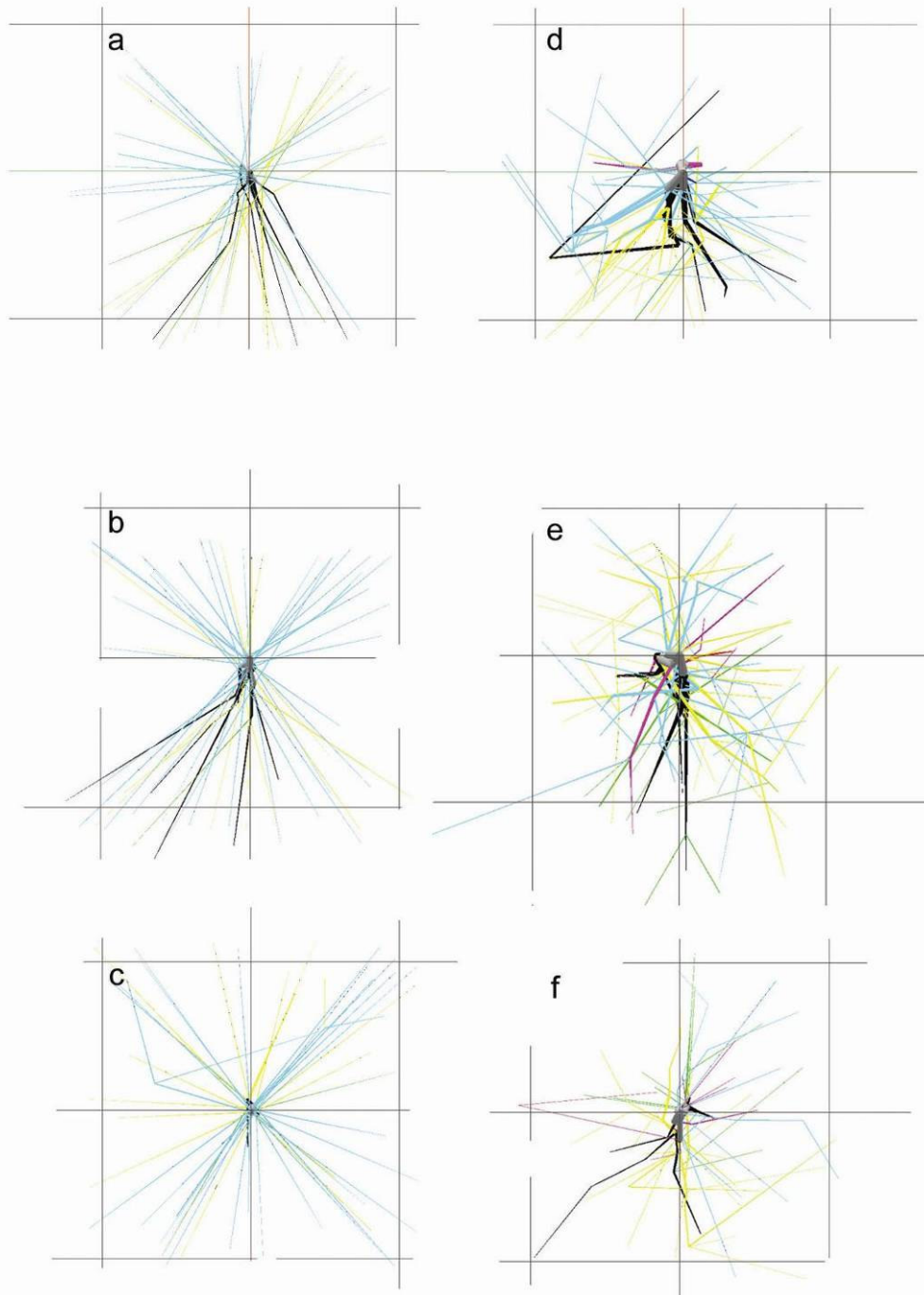


Figure 2-16 : représentation 3D des systèmes racinaires dans le plan parallèle à la surface du sol pour six traitements différents, (a) pin 45° (b) pin 22.5° (c) pin 0° (d) robinier 45° (e) robinier 22.5° (f) robinier 0° , les systèmes racinaires de tous les arbres d'un traitement ont été superposés. La couleur des racines est fonction du compartiment racinaire : gris = souche, noir = pivot, bleu clair = traçantes, jaune = racines à profondeur intermédiaire, vert = racines profondes.

5.5. Résistance des racines en traction

La résistance à la traction a été considérée comme l'un des facteurs les plus importants régissant la stabilisation et la fixation de sol, et a donc été étudiée de façon détaillée (Hathaway et Penny 1975, Burroughs et Thomas 1977, Schiechtl 1980, Nilaweera 1994, Phillips et Watson 1994). Les mesures de résistance à la traction des racines ont toujours été délicates à réaliser vu la difficulté de manipuler les échantillons sans les abîmer. De plus aucun test standard n'a alors été mis en place (Phillips and Watson, 1994 et Genet *et al.* 2005). La résistance à la traction peut être estimée en tirant des racines hors du sol verticalement et en mesurant la force exigée pour causer la rupture (Norris 2005), ou en effectuant des essais en laboratoire à l'aide d'une machine d'essai de traction universelle (Genet *et al.* 2005).

Pour les deux espèces étudiées, la tendance générale entre résistance en traction et diamètre des racines est la même. La résistance en tension varie alors selon le diamètre des racines : Les expériences de traction ont montré que la résistance des racines diminue lorsque le diamètre augmente. Cette résistance varie également selon l'espèce considérée : Les racines de pin maritime ont, en moyenne, une résistance en tension significativement plus élevée que celles du robinier. Cette résistance peut être influencée par les dimensions de racines testées (Lindström et Rune, 1999). La saison influence également la résistance à la traction, selon Turmanina (1965) les racines étant plus résistantes en hiver qu'en été, en raison de la diminution de la teneur en eau.

La résistance à la traction diminue lorsque le diamètre augmente. Chez le pin, toutes les racines avaient un diamètre inférieur à 16 mm. La diminution de la résistance à la traction semble moins rapide chez le pin que chez le robinier. Mais le stade auquel les mesures ont été faites sur les pins, pratiquement toutes les racines ont un diamètre compris entre 1.2 et 1.6 cm, la résistance en traction ne peut donc pas être déterminée avec précision que sur cette plage de diamètre.

La pente a influencé la résistance de racines en traction car elle a influencé les dimensions de racines, les racines sur une pente moyenne de 22° étaient plus épaisses et par conséquent moins résistantes à la traction (Genet *et al.* 2005). Par contre les racines sur la pente forte étaient plus fines et plus résistantes à la traction, donc la résistance globale à la

traction était plus élevée sur la pente forte que sur une pente moyenne, pour une même quantité de biomasse.

Pour comprendre la variation de la résistance en tension des racines selon leur diamètre, nous avons testé l'influence de la teneur en cellulose des racines. Les résultats obtenus sur les deux espèces montrent tout d'abord une corrélation entre la teneur en cellulose et le diamètre des racines, le pourcentage de cellulose diminue de façon linéaire quand le diamètre des racines augmente. Cela a déjà été observé chez de nombreuses espèces (Wu 1976 ; Burroughs et Thomas 1977 ; O' Loughlin et Watson 1979, Operstein et Frydman, 2000, Bischetti *et al.* 2005). Le pourcentage de cellulose a alors été corrélé à la résistance des racines soumises à la traction. La résistance en tension a tendance à augmenter avec la teneur en cellulose de la racine. La cellulose est particulièrement résistante en traction due à sa structure microfibrillaire et existe en plus grande quantité dans les bois juvéniles (Sjostrom, 1992). La structure de la cellulose s'est avérée optimale pour la résistance à la traction (Sjostrom, 1992).

En conséquence, la pente a pour effet d'augmenter la taille des semis chez le robinier et en partie chez le pin. Les plantes sur la pente étaient principalement ancrées par un pivot vertical et un grand volume de racines de ZRT dans le secteur perpendiculaire à la pente et bas de la pente. La croissance racinaire en haut de la pente était plus faible qu'en bas de pente. La résistance globale à la traction était plus élevée sur la pente forte que sur la pente moyenne et pour une même quantité de biomasse. Cette résistance a tendance à augmenter avec la teneur en cellulose de la racine.

Chapitre 3

L'architecture racinaire et les propriétés mécaniques des semis de Robinier (*Robinia pseudoacacia* L.) poussant sur une pente et soumis à des perturbations mécaniques

| | |
|---|----|
| 1. Introduction | 63 |
| 2. Matériels et méthodes..... | 65 |
| 3. Mesures et analyses | 67 |
| 3.1. Mesure de l'architecture racinaire..... | 67 |
| 3.2. Résistance à la traction des racines et teneur en cellulose | 67 |
| 3.3. Analyse de l'architecture racinaire..... | 67 |
| 4. Les analyses statistiques..... | 70 |
| 5. Résultats | 71 |
| 5.1. Architecture racinaire | 71 |
| 5.1.1. Caractéristiques générales de la partie aérienne et racinaires | 71 |
| 5.1.2. Caractéristiques de branchaison des racines | 72 |
| 5.1.3. La distribution dans les différents compartiments | 76 |
| 5.1.4. La distribution circulaire | 76 |
| 5.1.5. Interaction de l'effet de la pente et l'effet de la PM..... | 80 |
| 5.1.6. Des observations de nodulation du rhizobium | 82 |
| 5.2. Résistance des racines à la traction | 82 |
| 5.3. Teneur en cellulose..... | 83 |
| 6. Discussion | 85 |
| 6.1. Caractéristiques générales de la partie aérienne et racinaire..... | 85 |
| 6.2. Le système racinaire a été simplement structuré..... | 86 |
| 6.3. Les systèmes racinaires sur la pente développent plus de racines traçantes | 86 |
| 6.4. Les arbres ont modifié leur architecture racinaire en réaction à une PM..... | 87 |
| 6.5. La répartition circulaire..... | 88 |

1. Introduction

L'utilisation de la végétation pour renforcer le sol sur des pentes instables est devenue une pratique courante dans beaucoup de pays autour du monde (Gray et Sotir 1996). Bien que les mécanismes par lesquels les racines des plantes fixent le sol soient relativement bien compris (Wu 1976; Waldron, 1977; Gray et Sotir, 1996; Dupuy *et al.* 2005; Mickovski *et al.* 2005; Norris, 2005), de nombreuses interrogations demeurent quant aux choix des espèces et leur gestion.

Comment peut-on manipuler ces mécanismes, et comprendre les processus physiologiques qui sont impliqués ? Les paramètres les plus importants régissant le renforcement du sol sur les pentes sont :

1. La résistance des racines à la traction (Burroughs et Thomas, 1977 ; Schiechl, 1980 ; Nilaweera et Nutalaya, 1999) ;
2. Le nombre de racines qui traversent la surface de cisaillement du sol (Cammeraat *et al.* 2005 ; van Beek *et al.* 2005)
3. La quantité de racines par unité de sol « root area ratio »(Wu 1976 ; Waldron, 1977 ; Bischetti *et al.* 2005).

La résistance à la traction augmente avec la diminution du diamètre des racines et dépend largement de la teneur en cellulose (Genet *et al.* 2005, 2006). Le rôle de l'architecture racinaire dans la fixation du sol est moins bien connu et demeure un secteur ouvert à la recherche (Dupuy *et al.* 2005).

Pour déterminer la capacité des espèces à renforcer le sol sur une pente donnée, il est nécessaire d'examiner la croissance et l'ancrage racinaire. Les expériences sur des jeunes arbres cultivés sur des pentes de différents angles ont montré que la croissance des racines latérales le long de la pente était accrue (Coutts *et al.* 1991) améliorant la force d'ancrage (Scippa *et al.* 2006). Des résultats semblables ont été également trouvés chez des arbres adultes poussant sur de fortes pentes (Di Iorio *et al.* 2005). Il a été supposé qu'une croissance racinaire asymétrique est une réponse adaptative aux efforts mécaniques statiques provoqués par la croissance d'un arbre sur une pente. Cependant, quand une plante se développe à partir d'une graine sur une pente, et qu'aucune autre condition environnementale telle que l'altitude,

l'eau ou la nutrition ne limitent sa croissance, et qu'aucun autre chargement mécanique comme le vent, n'existe, le seul effort imposé sur le système racinaire sera le poids du sol ou la tige et les branches (Scippa *et al.* 2006). Néanmoins, ces conditions sont rarement remplies dans un environnement normal, particulièrement sur des pentes de montagne où le chargement au vent et le mouvement superficiel du sol sont fréquents. Par conséquent, dans les études précédentes on a assumé que la croissance asymétrique du système racinaire sur les pentes est due au chargement mécanique statique et à d'autres facteurs pouvant contribuer à causer les changements observés. Il est nécessaire de distinguer et de séparer les différents types de chargement mécaniques qui peuvent influencer la croissance des plantes sur des pentes, et déterminer les réponses adaptatives aux différents stress mécaniques (Khuder *et al.* 2006).

La manière dont les plantes répondent au chargement mécanique dynamique, ou à la perturbation mécanique (PM), a été bien documentée pendant les dernières décennies (Jaffe, 1973 ; Telewski, 1995 ; Braam 2005). Le concept de thigmomorphogenèse est employé couramment pour décrire comment les plantes réagissent à une PM (Jaffe, 1973 ; Telewski, 1995). Chez les plantes soumises à un stress mécanique tel que le vent, les tiges sont souvent plus courtes et plus épaisses, mais plus flexibles, permettant aux plantes de se plier sans rupture. Dans les systèmes racinaires des espèces conifères, la topologie est modifiée ; on constate un taux plus élevé de ramification par unité de sol du côté au vent (Stokes *et al.* 1995). Des changements de la forme des racines et de la croissance radiale se produisent également (Nicoll *et al.* 1996), et on suppose que de telles modifications dans la croissance racinaire engendrent une amélioration de l'ancrage.

La réponse du système racinaire au chargement statique est moins claire, mais la tige et le houppier jouent un rôle important dans la détermination de la distribution des efforts internes de la tige (Fourcaud *et al.* 2003). Seulement une étude a été effectuée sur des plantes soumises au chargement statique et dynamique ou la réponse de la croissance a été analysée (Berthier et Stokes, 2006). Ces auteurs ont trouvé pour les jeunes arbres artificiellement inclinés de pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) que les plantes exposées au chargement quotidien du vent se sont redressées significativement plus rapidement que les témoins non exposés au vent.

Par conséquent, chez les jeunes arbres plantés sur des pentes et exposés à une PM, les réponses de croissance peuvent différer de ceux des arbres qui sont artificiellement inclinés après que la croissance secondaire ait déjà commencé.

Une expérience a été effectuée où des plantes de robinier (*Robinia pseudoacacia* L.) ont poussé dans des bassines inclinées entre 0° et à 45° et soumises à une PM. Le robinier a été choisi car cette espèce est utilisée pour renforcer le sol sur les pentes instables. 23 semaines après, la biomasse de la partie aérienne (tige et branches) a été mesurée et le diamètre, la topologie et les coordonnées spatiales 3D des racines ont été mesurées in situ. Des essais de traction ont été effectués sur les racines latérales et la quantité de cellulose a été dosée pour déterminer si la réponse au type de sollicitation a eu une influence sur la structure interne des racines. Les résultats sont discutés en ce qui concerne la croissance observée et les processus physiologiques impliqués.

2. Matériels et méthodes

Des graines de robinier (*Robinia pseudoacacia* L.) ont été semées dans 40 bassines en plastique (30*30*15 cm) (le traitement des graines est expliqué dans le chapitre 2) dans une serre. Le sol utilisé est un mélange du sol sableux landais, d'écorce de pin compostée et de tourbe blonde broyée. Les bassines ont été inclinées à 0° (témoins), ou à 45° (pente) dans une conception entièrement randomisée (Figure 3-1). La température de l'air était 22°C pendant le jour et 12°C la nuit avec 18 heures de lumière d'halogène continue (06h00 – 24h00), l'humidité relative était constante à 80%. Les plantes ont été arrosées quotidiennement en utilisant un jet léger pour éviter d'endommager la surface de sol. Trois semaines après la germination, une plante de chaque bassine a été choisie pour continuer l'étude et les plantes restantes ont été coupées avec des ciseaux à la base des tiges et jetées. Le traitement de la PM a alors commencé. La moitié des plantes a été aléatoirement assignées à une PM et le reste a été employé comme témoins. Avec une tige en bambou, les plantes ont été doucement agitées à 30° de la verticale, dans les différentes directions, 5 minutes par jour, 5 jours par semaine, pendant 23 semaines (Figure 3-2).

Les plantes ont alors été récoltées et la biomasse a été déterminée. L'humidité du sol a été mesurée à partir de différentes positions dans la bassine, pour examiner s'il n'y avait pas d'eau accumulée dans les bassines inclinées (Chiatante *et al.* 2002).

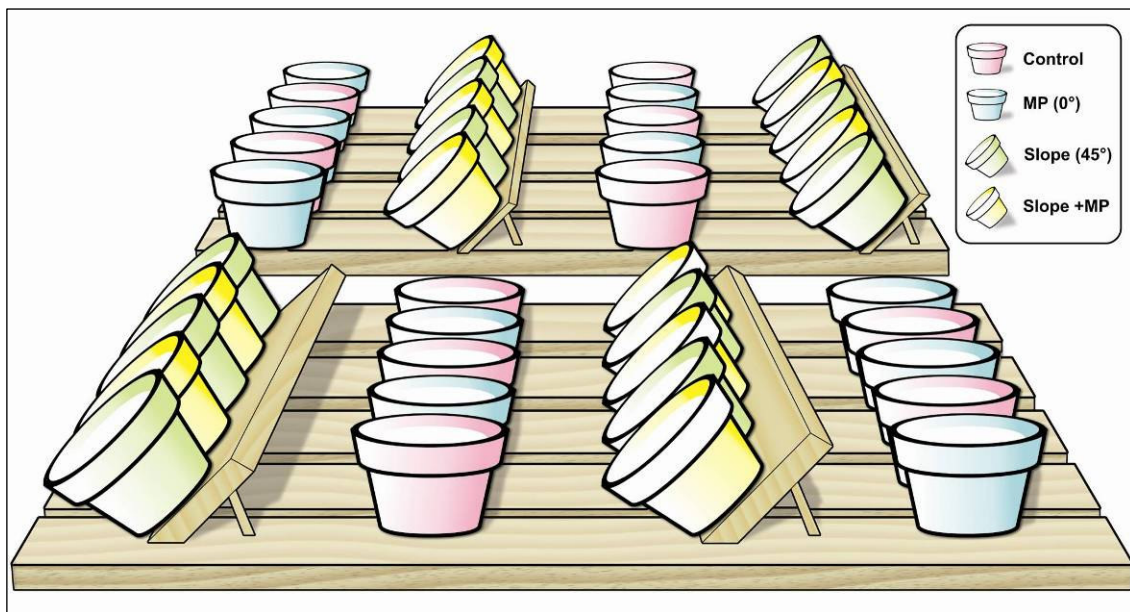


Figure 3-1 : traitements expérimentaux Témoin (0°), Pente moyenne (22.5°), Pente forte (45°).



Figure 3-2 : la moitié des plantes sont aléatoirement assignées au traitement de perturbation mécanique (PM).

3. Mesures et analyses

3.1. Mesure de l'architecture racinaire

Une armature d'aluminium s'adaptant sur les bassines a été mise en place afin de déterminer les coordonnées spatiales X, Y et Z de chaque racine (les mêmes méthodes utilisées dans le chapitre 2). Le diamètre de racine a été mesuré à la main en utilisant un pied à coulisse. Les coordonnées et la topologie spatiale d'origine de tous les axes de système racinaire et de la fin de tous les segments, ont été également mesurées à la main et simultanément enregistrées avec le diamètre des racines dans un fichier de format mtg «Multiscale Tree Graph » (Godin *et al.* 1997). Les racines avec un diamètre basique inférieur à 7 mm n'ont pas été mesurées de cette façon, mais le nombre et la longueur moyenne de ces « racines fines » sur chaque segment de racine ont été notés. Le pivot (racine d'ordre 1) est la plus grande racine qui prolonge verticalement la souche. Après que les systèmes racinaires aient été mesurés, plusieurs racines latérales ont été enlevées autour de chaque système racinaire pour les essais mécanique et chimique. La position exacte de chaque racine a été notée en ce qui concerne sa position dans le système racinaire.

3.2. Résistance à la traction des racines et teneur en cellulose

Description des méthodes dans le chapitre 2

3.3. Analyse de l'architecture racinaire

L'information topologique et géométrique à partir du fichier de données d'architecture racinaire a été analysée selon Danjon *et al.* (1999, 2005), avec les adaptations suivantes pour les petits d'arbres poussant sur une pente et les spécificités de la méthode de mesure (Khuder *et al.* 2006) :

1. Les racines fines ont été incluses dans l'analyse de la longueur des racines et le nombre des racines.

2. Comparée à la taille de système racinaire, la longueur moyenne du segment est grande. Par conséquent chaque segment mesuré a été divisé en segments virtuels de 10 mm de long pour analyser la distribution spatiale.
3. Selon Danjon *et al.* (2005), les segments ont été classifiés dans huit compartiments : (1) Souche, (2) pivot, (3) zone de défilement rapide (ZRT), (4) racines « traçantes » au delà de la ZRT, (5) racines plongeantes, (6) racines profondes, (7) racines de profondeur intermédiaire et (8) racines obliques. Les limites entre les racines traçantes, intermédiaire et profondes ont été fixées respectivement à -35 et -70 mm. Les systèmes racinaires ont un faible volume de racines plongeantes et obliques, ainsi le pivot et le compartiment "racines à profondeur intermédiaire" ont été respectivement mis en commun.
4. La souche et le pivot des plantes développées sur les pentes étaient 25% plus inclinés. Par conséquent, la limite inférieure de la souche a été calculée en employant une longueur standard de 45 mm pour tous les arbres, au lieu d'une profondeur standard de la souche. Dans le compartiment et les calculs de la distribution circulaire, la distance radiale et l'azimut d'un segment n'ont pas été calculés relativement à la position du collet, mais à la fin de pivot qui soutient les arborescences racinaires correspondantes. Cette distance radiale relative a été employée pour définir la limite entre le zone de défilement rapide « ZRT » et les traçantes au-delà de la ZRT, en utilisant les segments virtuels de 10 mm de long.
5. La plupart des racines étaient droites, mais ceux qui avaient atteint un bord ou le fond de la bassine ont généralement suivi le bord. Pour enlever cet artefact, les racines ont été prolongées dans la direction de croissance de la racine avant d'atteindre la bassine, en gardant la même longueur de segment (cf. Danjon *et al.* 1999a).
6. Deux index topologiques, QA et QB, ont été calculés selon Oppelt *et al.* (2001). Ils mesurent la position d'un arbre binaire arbitraire entre un modèle entièrement dichotomique ($QA = QB = 0$) et un modèle entièrement en arrête de poisson ($QA = QB = 1$). Le QA est basé sur la longueur du chemin maximal du collet aux liens extérieurs. Réciproquement, le QB est basé sur la somme de toutes les longueurs du chemin du collet aux liens extérieurs, il « rend compte » plus globalement de la topologie d'un système de racine que le QA. Pour vérifier l'hétérogénéité circulaire du

modèle de ramification, nous ne pouvons pas employer QB parce que des arborescences peuvent être partagées entre les différents secteurs. Au lieu de cela nous avons employé simplement l'ordre d'embranchement moyen (MBO - Izumi *et al.* 1996) :

$$MBO = \frac{1 + 2(N_2) + 3(N_3)}{N - 1}$$

Ou : N_2 : nombre de racines de deuxième ordre

N_3 : nombre de racines de troisième ordre

N : nombre total des racines

7. La déviation directionnelle de racine a été calculée pour chaque racine selon (Nicoll *et al.* 2006). Elle se définit comme le changement absolu de l'angle d'azimut de racine entre un point à un centimètre de l'origine de la racine et l'extrémité distale de la racine. Pour vérifier la rectitude dans les trois dimensions nous avons calculé l'« enroulement de la racine » qui est simplement la longueur de la racine divisée par la distance entre la base et le bout de racine.
8. La longueur de racine a été définie en prenant en compte la longueur entre la fin du segment de la racine mère portant la racine fille et la base de la racine fille, pour rendre compte de la croissance primaire des racines.

Le ratio entre la racine et la tige a été analysé selon Danjon *et al.* (1999a, b) comme le coefficient d'allocation aux racines» «RPC root partitioning coefficient », en %

$$RPC = \frac{V_{racine}}{V_{racine} + V_{Souche} + V_{tige}} :$$

Le diamètre moyen des racines est calculé en considérant la racine comme cylindre

Diamètre moyen de la racine = $2 \times \sqrt{\frac{\text{volume des racines}}{\text{longueur des racines} \times \pi}}$

$$D_{Racine}(n) = 2 \times \sqrt{\frac{V_{racine}}{L_{racine} \times \pi}}$$

4. Les analyses statistiques

Pour chacun des paramètres de biomasse et d'architecture racinaire, avec les résultats de la résistance à la traction et le dosage de cellulose, une analyse de variance à trois facteurs a été employée pour examiner l'effet de la pente et l'effet de PM ; l'effet de bloc également étant inclus (chaque facteur a deux niveaux) :

$$Y_{ij} = M + Bloc + Pente + PM + (Pente \times PM) + E_{ij}$$

Où M : moyenne générale
 Bloc : effet bloc
 Pente : effet de la pente
 PM : effet de la PM
 Pente*PM : effet de l'interaction Pente*PM
 Eij: effet résiduel

Des corrélations de chacun des paramètres d'architecture racinaire avec le diamètre au collet ont été faites. Dans la partie de résultats, les données des traitements sont comparées aux témoins et la différence a été donnée en pourcentage.

Une structure multi variables de la variabilité a été analysée avec une ACP (analyse en composantes principales).

Pour examiner l'hétérogénéité circulaire, trois secteurs orientés par rapport à la pente discontinue ont été définis, haut de la pente (HP), bas de la pente (BP) et perpendiculaire (PP). Une analyse de variance a été faite pour examiner les éventuelles différences entre les secteurs dans chaque traitement.

Des régressions ont été effectuées pour évaluer le rapport entre la résistance à la traction des racines et leur diamètre (Genet *et al.* 2005, 2006). Avant cette analyse, les données ont été transformées en logarithme pour refléter le rapport de puissance dans des régressions linéaires. L'analyse de covariance (ANCOVA) a été employée pour détecter les différences dans le teneur en cellulose et la résistance à la traction entre les racines dans les différents traitements, avec le diamètre en tant que covariant.

5. Résultats

5.1. Architecture racinaire

5.1.1. Caractéristiques générales de la partie arienne et racinaires

La biomasse globale a doublée pour les plantes poussant sur des pentes et qui avaient subi des PM, comparés aux témoins (Tableau 3-1). Le diamètre au collet était également 40% plus grand pour ces plantes. Ces résultats n'étaient pas dus aux différences d'humidité de sol, car aucune différence significative dans les bassines n'a été trouvée.

Seulement le RPC a été augmenté de 25% par la PM. Quand toutes les racines d'ordre 1 (souche+ pivot) sont exclues du rapport, le traitement PM a pour effet de diminuer le RPC de 20%, mais si le pivot est pris en compte, les arbres soumis à une PM montrent une augmentation de 71% du RPC. En conclusion, quand seulement la souche est prise en considération, les arbres poussant sur la pente ont montré une diminution de 17% du RPC et les arbres de PM ont montré une augmentation de 50% du RPC. Les deux traitements n'ont eu aucun effet sur la distance radiale maximale et sur la profondeur maximale du système racinaire qui a été principalement déterminé par la taille de la bassine.

La longueur spécifique des racines « SRL Specific root length » sans les racines du 1er ordre était inférieur d'1/3 pour les plantes poussant sur des pentes et supérieur de 2/3 pour les plantes ayant subi une PM comparés aux témoins (Tableau 3-1). Les plantes de PM ont eu des racines plus fines : elles ont eu également en moyenne des diamètres d'extrémités de racine plus petits de 25%. La SRL de la racine d'ordre 1 était 77% inférieure dans la PM. La longueur de tige/diamètre de collet était également inférieur pour les plantes de PM : les plantes soumises à une PM ont des tiges et des pivots plus épais. L'interaction de la pente x PM n'était jamais significative dans les variables énumérées dans le (Tableau 3-1), c.-à-d. la pente et les effets de PM étaient additifs. L'effet de bloc n'était jamais significatif dans toutes les variables étudiées, excepté pour RPC.

Tableau 3-1 : Caractéristiques générales, partie aérienne et partie racinaire. L'effet du traitement dans les colonnes 5, 6 et 7 est donné en % par rapport au témoin.

| Variable | unité | Moyenne du témoin | Témoin Écart type | Pente % | PM % | Pente x PM % | Bloc | Correlation avec d0 |
|--|--------------------|-------------------|----------------------|------------|-----------|-----------------|------|---------------------|
| Poids sec (aérien+ racines) | g | 17.5 | 4.99 | 106**** | 96.4**** | -34.3 | | 0.96**** |
| Diamètre au collet | cm | 1.01 | 0.152 | 39.4**** | 39.5**** | -9.38 | | 1**** |
| RPC ¹ coefficient d'allocation aux racines (biomasse) | % | 20.4 | 2.5 | -3.97 | 24.8**** | 4.18 | ** | 0.35* |
| RPC ¹ (sans racines d'ordre1) | % | 8.31 | 3.59 | 15.1 | -20.2* | -12.6 | | -0.26 |
| RPC ¹ (souche) | % | 9.17 | 2.51 | -17.4* | 50.6**** | -0.547 | * | 0.23 |
| RPC ¹ (pivot) | % | 2.94 | 2.38 | -20 | 71**** | 70.7 | | 0.52**** |
| Distance radiale maximale | cm | 23.6 | 7.1 | 8.94 | 3.96 | 2 | | 0.17 |
| profondeur max | cm | -10.7 | 3.97 | 25.9 | 18.2 | -25 | | -0.2 |
| Longueur des racines ^{crfa3} | cm | 247 | 119 | 104** | 93.8** | -4.54 | | 0.65**** |
| SRL ² longueur spécifique des racines (sans pivot) ^{crfa3} | cm/cm ³ | 87.9 | 41.1 | -31.3* | 68.8**** | 1.84 | | 0.17 |
| (diamètre moyen de l'extrémité des racines) | cm | 0.0647 | 0.0112 | 8.15 | -24.7** | 3.55 | | -0.07 |
| SRL ² (racines d'ordre1) | cm/cm ³ | 19.4 | 22.3 | -22.1 | -77**** | 16.1 | | -0.55**** |
| Longueur de la tige/ Diamètre au collet | | 94.5 | 5.19 | -0.823 | -6.12**** | -4.68 | | -0.83**** |

1 : RPC : root partitioning coefficient

2 : SRL : Longueur spécifique des racines

3 : crfa : comprenant les racines fines additionnelles

5.1.2. Caractéristiques de branchaison des racines

L'effet de la pente et des PM ont largement augmenté le nombre total de racines, mais elles n'ont eu aucun effet sur le nombre relatif de racine, c.-à-d., le nombre des racines comprenant les racines fines additionnelles divisées par le poids sec des racines.

La pente et la PM traitements ont eu une influence sur les dimensions individuelles des racines dans les compartiments superficiels et intermédiaires seulement. Les racines traçantes étaient 30% plus longues avec un diamètre de 15% plus petit dans le traitement PM, mais un diamètre moyen de 37% plus grand chez les arbres en pente. Il a eu comme conséquence un volume moyen doublé dans la pente mais un volume inférieur de 17% dans le traitement PM. Les racines intermédiaires dans traitement PM ont montré un diamètre de 16% inférieur qui résulte d'un volume de 40% plus petit. Les plantes du traitement PM ont montré également un volume inférieur 20% dans les racines de l'ordre 3. Le défilement moyen à la base des axes racinaires d'ordre 2 était encore plus petit dans les traitements PM.

Les indices topologiques du système racinaire entier indiquent que les témoins sont modérément en arrête de poisson (Q_b est de près de 60%). Les systèmes racinaires sur la pente sont 40% à 50% plus dichotomiques, et les plantes de PM sont environ 30% plus dichotomiques que les témoins. Cependant, la pente et la PM ont eu un effet significatif seulement dans la topologie des racines traçantes et pas pour les racines intermédiaires et profondes. Dans les racines traçantes, les arbres poussant sur les pentes ont montré une topologie plus dichotomique de 66%, les arbres de MP ont un système racinaire plus dichotomique de 50%. Dans la pente + PM, l'index topologique était le même que sur des pentes, indiquant un effet non additif de deux facteurs.

La distance moyenne entre les racines latérales le long du pivot était 40% inférieure dans le traitement PM. La longueur moyenne inter-ramification à l'exclusion de la racine du 1^{er} ordre était 60% plus petite dans la pente et le traitement MP, mais ces effets n'étaient pas additifs. Il n'y avait aucun effet de la pente et de PM sur la longueur apicale moyenne non ramifiée. L'angle de ramification moyen des racines d'ordre II sur le pivot a diminué de 17% au-dessous de la souche et dans les arbres de pente seulement.

Les pivots des témoins ont en moyenne un angle de 71° par rapport à l'horizontale, les pivots de le traitement PM étaient plus verticaux (84°). Les plantes sur la pente ont montré un angle significativement plus faible dans la direction du bas de la pente seulement (55°), qui signifie une déviation moyenne de 10° par rapport à la verticale : comme prévu, le pivot a eu un géotropisme fort même sur la pente, le pivot dans les arbres de PM est plus droit et plus vertical. Aucune différence de l'angle moyen par rapport à l'horizontal des racines d'ordre 2 n'a été mise en évidence entre les traitements sur la souche ou au-dessous de la souche. Les

plantes de PM ont montré également une déviation directionnelle relative inférieure (RDD) de 36%. Mais on n'a observé aucun changement crucial de l'enroulement des racines, seulement peu de racines n'étaient pas droites.

Tableau 3-2 : caractéristiques de branchaison des racines. L'effet de bloc n'était jamais significatif. crfa = comprenant les racines fines additionnelles, ep = en excluant le pivot

| Variable | | unité | moyen témoin | Témoin Écart type | Pente % | PM % | Pente x PM% | Bloc | Corrélation avec d0 |
|---|-------------------------|-----------------|--------------|-------------------|---------|-----------|-------------|-----------|---------------------|
| nombre de racine | total crfa | n | 20.1 | 8.6 | 139** | 125** | -28.5 | 0.64**** | 10.7 |
| Longueur moyenne des axes | Traçantes | dégré | 13.9 | 4.57 | 14.6 | 29.6* | -22.4 | 0.46** | 2.01 |
| Longueur moyenne des axes | Intermédiaires | dégré | 14 | 3.98 | 2.97 | 11.7 | -9.98 | 0.05 | 68.6 |
| Longueur moyenne des axes ^{ep} | profondes | dégré | 15 | 4.4 | -2.11 | 0.342 | 4.37 | 0.07 | 22.5 |
| Diamètre moyen des axes ^{ep} | Horizontales de surface | cm | 0.124 | 0.0269 | 37**** | -14.5**** | -19.2 | 0.16 | 60.8 |
| Diamètre moyen des axes ^{ep} | Intermédiaires | cm | 0.12 | 0.0306 | 1.86 | -16.3* | 1.68 | -0.08 | 39.3 |
| Diamètre moyen des axes ^{ep} | Ordre 2 sur la souche | cm | 0.127 | 0.0427 | 53.4*** | -11.4** | -30.5 | 0.18 | 59.4 |
| Diamètre moyen des axes ^{ep} | ordre 2 sous la souche | cm | 0.122 | 0.049 | 9.27 | -17.2* | -2.28 | 0.02 | 4.49 |
| Diamètre moyen des axes ^{ep} | profondes | cm | 0.102 | 0.0402 | -8.31 | -11.5 | 9.4 | 0.03 | 10.1 |
| Volume moyen des axes ^{ep} | Traçantes | cm ³ | 0.201 | 0.126 | 102*** | -17** | -55.1 | 0.3* | 30.7 |
| Volume moyen des axes ^{ep} | Intermédiaires | cm ³ | 0.207 | 0.125 | -13.7 | -38.5* | 19.6 | -0.17 | 8.72 |
| Volume moyen des axes ^{ep} | profonds | cm ³ | 0.136 | 0.128 | -22 | -28.2 | 18.4 | -0.04 | 0.189 |
| Volume relatif des racines | ordre 3 | % | 6.34 | 4.33 | 50.5 | -20* | -38.2 | -0.16 | 54 |
| Défilement moyen à la base des axes | Order 2 | %diam/cm | 4.25 | 0.934 | -8.84 | -13.5* | 4.57 | -0.54**** | 4.36 |
| Défilement moyen à la base des axes | Ordre 2 sur la souche | %diam/cm | 4.31 | 1.13 | -14.5 | -17.4 | 9.74 | -0.55**** | 67.4 |
| Défilement moyen à la base des axes | ordre 2 sous la souche | %diam/cm | 3.9 | 1.13 | 1.75 | -1.15 | -3.71 | -0.12 | 76.9 |

| Variable | | unité | moyen témoin | Témoin Écart type | Pente % | PM % | Pente x PM% | Bloc | Corrélation avec d0 |
|---|--------------------------------|--------|--------------|-------------------|-----------|--------|-------------|----------|---------------------|
| Qa | total crfa | | 0.635 | 0.133 | -38*** | -28.7* | 20.9 | -0.44** | 62.1 |
| Qb | total crfa | | 0.577 | 0.156 | -52.1**** | -34* | 28.8 | -0.46** | 93 |
| Qb | traçantes crfa | | 0.675 | 0.247 | -65.8**** | -50** | 44.8** | -0.56*** | 32.2 |
| Qb | Intermédiaire crfa | | 0.534 | 0.395 | 42.9 | -1.9 | -66.4 | -0.11 | 91 |
| Qb | profonds | | 0.673 | 0.388 | 43.2 | 19.3 | -43.2 | -0.02 | 1.05 |
| longueur moyenne inter-ramification | Pivot | cm | 0.726 | 0.378 | -31.4 | -39.3* | 28.1 | -0.51*** | 2.27 |
| longueur moyenne inter-ramification | ordre 2 | cm | 2.87 | 1.44 | -56.3* | -61.4* | 69.5** | -0.33* | 53 |
| Longueur apicale moyenne non ramifiée | | cm | 12.7 | 3.39 | 6.06 | 14.2 | -12.4 | 0.25 | 87.9 |
| Angle moyen de ramification | Ordre 2 sur la souche | degré | 82 | 8.3 | 1.55 | 4.12 | -5.23 | 0.14 | 62.2 |
| Angle moyen de ramification | ordre 2 sous la souche | degré | 87.1 | 10.7 | -16.6** | -2.82 | 3.44 | -0.46** | 53.1 |
| Angle du pivot par rapport à la surface du sol | | degré | -70.8 | 18 | -24.5**** | 18.2* | -9.97 | 0.13 | 6.31 |
| Angle moyen des racines par rapport à la surface du sol | traçantes ordre2 sur la souche | degree | -10.6 | 10.5 | 12.9 | -45.9* | 6.12 | 0.24 | 3.11 |
| Angle moyen des racines par rapport à la surface du sol | traçants ordre2 sous la souche | degree | -4.01 | 3.44 | 136*** | 1.16 | -89.7 | -0.06 | 69.9 |
| RDD (moyenne absolue de la déviation directionnelle relative) | ordre 2 | degré | 12.7 | 10.1 | -42.2 | -58.3* | 47.6 | -0.39* | 31.4 |
| l'enroulement moyen des axes | Ordre 2 sur la souche | degré | 104 | 3.53 | -0.777 | -1.1 | 1.95 | 0 | 41.1 |

5.1.3. La distribution dans les différents compartiments

Dans les témoins, la souche représente plus de 45% du volume des racines et les racines de premier ordre entier (souche + pivot) correspondent à presque 60% du volume des racines. Si on enlève le volume de la souche, 45% du volume correspond aux racines horizontales, un quart au pivot et un quart aux racines horizontales intermédiaires (Tableau 3-3). La proportion de volume des racines profondes était très faible (2,5%). Les racines obliques (0,9% du volume des racines) sont présentes dans seulement 5 arbres et les racines plongeantes (0,4%) dans un arbre.

Les plantes sur la pente ont eu un volume relatif de souche 13 % inférieur, tandis que la souche a été renforcée de 20% par la PM (Tableau 3-3). Les arbres de PM ont montré également un renforcement très grand (de 67%) dans le pivot, mais un volume inférieur de 22% dans la ZRT et même un volume inférieur de 46% dans les racines traçantes horizontales au delà de la ZRT. Les systèmes racinaires poussant sur la pente ont montré un renforcement de 75% du ZRT aux dépens des racines intermédiaires (- 47%) et des racines profondes.

Les traitements n'ont eu aucun effet sur la distribution par compartiment ni pour la longueur de racine ou pour le nombre des racines comprenant les racines fines additionnelles.

5.1.4. La distribution circulaire

Comme prévu, aucune différence dans la distribution circulaire n'a été trouvée dans les témoins, excepte la longueur de racine dans le compartiment de racines traçantes ($P = 2\%$). Les plantes sur la pente seulement ont alloué globalement 2/3 du volume total des racines, du nombre des racines et de la longueur dans le secteur perpendiculaire, ce qui correspond à $(66 - (25 + 25)) / (25 + 25) =$ renforcement de 32% (Tableau 3-5). Elles n'ont montré aucune différence entre les secteurs HP et BP. La pente + PM n'ont montré aucune différence significative dans cette répartition globale des racines, excepté le nombre des racines, où le secteur HP a été renforcé de 25%.

Dans la pente seulement, la répartition circulaire dans la ZRT, les traçantes au delà de la ZRT et les racines horizontales à profondeur intermédiaire ont montré également 2/3 du volume des racines dans le secteur PP. Dans le compartiment intermédiaire, le secteur HP a montré également une faiblesse de 64% de volume de racines. Il n'y avait presque aucune

racine en haut et en bas de la pente dans le compartiment profond. Quand les plantes sur les pentes ont été soumises à une PM, on a seulement observé une hétérogénéité circulaire dans la ZRT avec un renforcement en HP de 44% aux dépens des racines de BP. Le volume des racines en HP était également plus petit que le volume en BP dans les compartiments intermédiaires et profonds.

Tableau 3-3 : volume, longueur et nombre des racines dans les 6 compartiments. La souche est seulement incluse dans la première ligne.

| Variable | unité | Moyenne du témoin | Témoin Écart type | Pente% | PM% | Pente* PM % |
|-----------------------------------|-------|-------------------|----------------------|--------|----------|----------------|
| volume | | | | | | |
| (1) souche | % | 45 | 12.9 | -13.8* | 20.3** | -0.993 |
| (2) pivot & racines plongeants | % | 26.5 | 21.7 | -23.2 | 66.8**** | 44.1 |
| (3) ZRT | % | 11.6 | 9.04 | 72.7** | -21.7* | -41.9 |
| (4) traçants au delà de ZRT | % | 32.8 | 24.4 | 26.8 | -38** | -16.5 |
| (7 + 8) intermédiaires & Oblique | % | 26.5 | 25.1 | -40.3* | -18.3 | 5.23 |
| (6) profondes | % | 2.54 | 3.55 | -47.9 | 85 | -78.2 |
| longueur | | | | | | |
| (3 + 4) traçantes | % | 50.5 | 29.3 | 24.6* | -8.08 | -0.832 |
| (7 + 8) intermédiaires & Obliques | % | 32.2 | 22.9 | -20.3 | 15 | -5.79 |
| (6) profondes | % | 9.79 | 12.7 | -24.9 | 25.7 | -2.7 |
| nombre | | | | | | |
| (3 + 4) traçantes | % | 48 | 27.5 | 33* | -8.19 | -2.83 |
| (8 + 9) intermédiaires & Obliques | % | 31.5 | 24.1 | -21.7 | 19.4 | -9.76 |
| (7) profondes | % | 9.65 | 15.8 | -70 | -9.72 | 24.8 |

Dans la pente seulement, la proportion de longueur de racine et du nombre de racines était également de près de 2/3 dans les compartiments superficiels et intermédiaire. Elle a montré un affaiblissement en BP de 50% dans le compartiment superficiels et un affaiblissement en HP de 70% dans le compartiment intermédiaire. Une fois soumis à une PM, les arbres sur la pente ont montré seulement un renfort en BP de 33% dans la longueur et le nombre de racines.

Dans la pente, les arbres ayant subi le traitement PM ont un diamètre moyen des axes des racines traçantes plus grand en HP seulement de 30%, en conséquence le SRL correspondant était un plus petit de 33%.

Dans la pente, l'angle d'embranchement moyen des racines latérales sur la souche était de (100°) en HP, (80°) en PP et (67°) en BP, ceci est parce que le pivot est près de la verticale, tandis que les racines latérales sont parallèles à la surface de sol.

Avec la PM, l'angle d'embranchement moyen est plus étroit dans les secteurs HP et BP et plus grand dans le secteur PP. L'angle moyen des racines traçantes et intermédiaires vers la surface de sol était significativement différent dans le traitement pente + PM.

Les racines de PP et BP montrent un angle plus petit (-6°) que dans le HP secteur

Tableau 3-4 : La distribution circulaire de différentes caractéristiques du système racinaire dans les trois secteurs définis précédemment (haut de la pente (HP), bas de la pente (BP) et perpendiculaire (PP). Pour le secteur de « PP », quand la variable est un volume, une longueur ou un nombre de racines, la valeur dans le tableau et pour l'analyse statistique est divisée par 2. Les données ne sont pas montrées pour les témoins, et traitement PM, car aucune différence significative n'a été trouvée. Les données pour le compartiment profondes n'étaient pas disponibles parce que plusieurs arbres n'ont que très peu de racines dans ce compartiment.

| | pente | | | | Pente x PM | | | |
|----------------------------------|-------|-------|-------|-------|------------|-------|--------|-------|
| | P % | HP% | PP% | BP% | P% | HP% | PP% | BP% |
| % Volume des racines par secteur | | | | | | | | |
| Total | 0.17 | 19.7b | 33a | 14.3b | 11 | 29.4 | 23.8 | 23 |
| traçantes (ZRT) | 1.4 | 20b | 33.7a | 12.5b | 2.5 | 32.2a | 24.4ab | 18.9b |
| intermédiaires | 2.6 | 8.93b | 32a | 27.1a | 5.3 | 15.8b | 24.1ab | 36a |

| | pente | | | | Pente x PM | | | |
|--|---------|------------------------|-------------------|-------------------|------------|--------------------|--------------------|--------------------|
| | | | | | | | | |
| profondes | 2.1e-05 | 1.18e ⁻¹⁵ c | 44.5a | 11.1b | 5.9 | 4.55b | 31.4a | 32.6a |
| Nombre de racines (%par secteur crfa1) | | | | | | | | |
| traçantes | 0.66 | 22.7 ^{ab} | 33.3 ^a | 10.7 ^b | 0.13 | 36.1 ^a | 23.2 ^b | 17.4 ^b |
| intermédiaire | 0.77 | 6.06 ^b | 31.5 ^a | 30.9 ^a | 31 | 21 | 23.5 | 32.1 |
| profondes | 0.028 | 1.78e ⁻¹⁵ b | 45.8 ^a | 8.33 ^b | 16 | 8.39 | 29.1 | 33.5 |
| Longueur des racines (% par secteur crfa) | | | | | | | | |
| Total | 0.033 | 18.1 ^b | 33.1 ^a | 15.7 ^b | 26 | 27.9 | 23.9 | 24.4 |
| traçantes | 0.24 | 21.9 ^b | 33.2 ^a | 11.7 ^b | 1.1 | 32.6 ^a | 24.1 ^b | 19.2 ^b |
| intermédiaires | 0.95 | 8.29 ^b | 31.7 ^a | 28.3 ^a | 9.2 | 16.8 ^b | 25.2 ^{ab} | 32.8 ^a |
| profondes | 0.0028 | 0 ^c | 44.3 ^a | 11.4 ^b | 17 | 8.56 | 30.4 | 30.6 |
| SRL (cm/cm3) | | | | | | | | |
| traçantes | 22 | 40 | 36.7 | 50.2 | 1.3 | 53.2 ^b | 79.2 ^{ab} | 103 ^a |
| intermédiaires | 30 | 82.7 | 89 | 124 | 62 | 105 | 120 | 106 |
| MBO (ordre d'embranchement moyen) | | | | | | | | |
| Total | 0.32 | 1.43 ^a | 1.3 ^a | 1.14 ^b | 15 | 1.39 | 1.3 | 1.3 |
| traçantes | 0.45 | 1.43 ^a | 1.35 ^a | 1.11 ^b | 44 | 1.41 | 1.34 | 1.36 |
| Diamètre moyen des axes (cm) | | | | | | | | |
| traçantes | 61 | 0.17 | 0.173 | 0.162 | 0.32 | 0.157 ^a | 0.121 ^b | 0.122 ^b |
| l'angle d'embranchement moyen (degré) traçantes | 1.9 | 99.8 ^a | 79.7 ^b | 66.9 ^b | 0.063 | 90.4 ^a | 85.8 ^b | 60.7 ^c |
| L'angle moyen des racines traçantes vers la surface de sol (degré) | 89 | -11.6 | -11.5 | -11.6 | 0.0034 | -12.9 ^a | -6.21 ^b | -5.49 ^b |

crfa = comprenant les racines fines additionnelles

5.1.5. Interaction de l'effet de la pente et l'effet de la PM

L'effet de la pente et de la PM était additif pour la plupart des caractéristiques globales de la plante. Mais comme le PM avait modifié plus l'architecture racinaire que la pente, il signifie que la pente + PM étaient plus près des arbres de PM, comme vu dans l'ACP (Figure 3-3). En particulier, ces arbres ont eu une souche et un pivot très forts. L'effet n'était pas additif pour la longueur inter latérale moyenne (ILL) dans les racines de l'ordre 2 parce que le (ILL) était 60% plus court dans la pente et la PM était également approximativement 60% plus court dans des arbres de PM + pente en comparaison avec le control.

En comparaison avec traitement PM, la pente+PM ont montré un meilleur développement des racines traçantes (il a fait en moyenne 36% de volume de racine contre 30% pour les arbres de PM seulement et 60% pour les arbres de pente seulement), et un développement moindre pour les racines intermédiaires et profondes. Par conséquent, si avec ou sans PM, les racines latérales traçantes se développent plus dans les pentes.

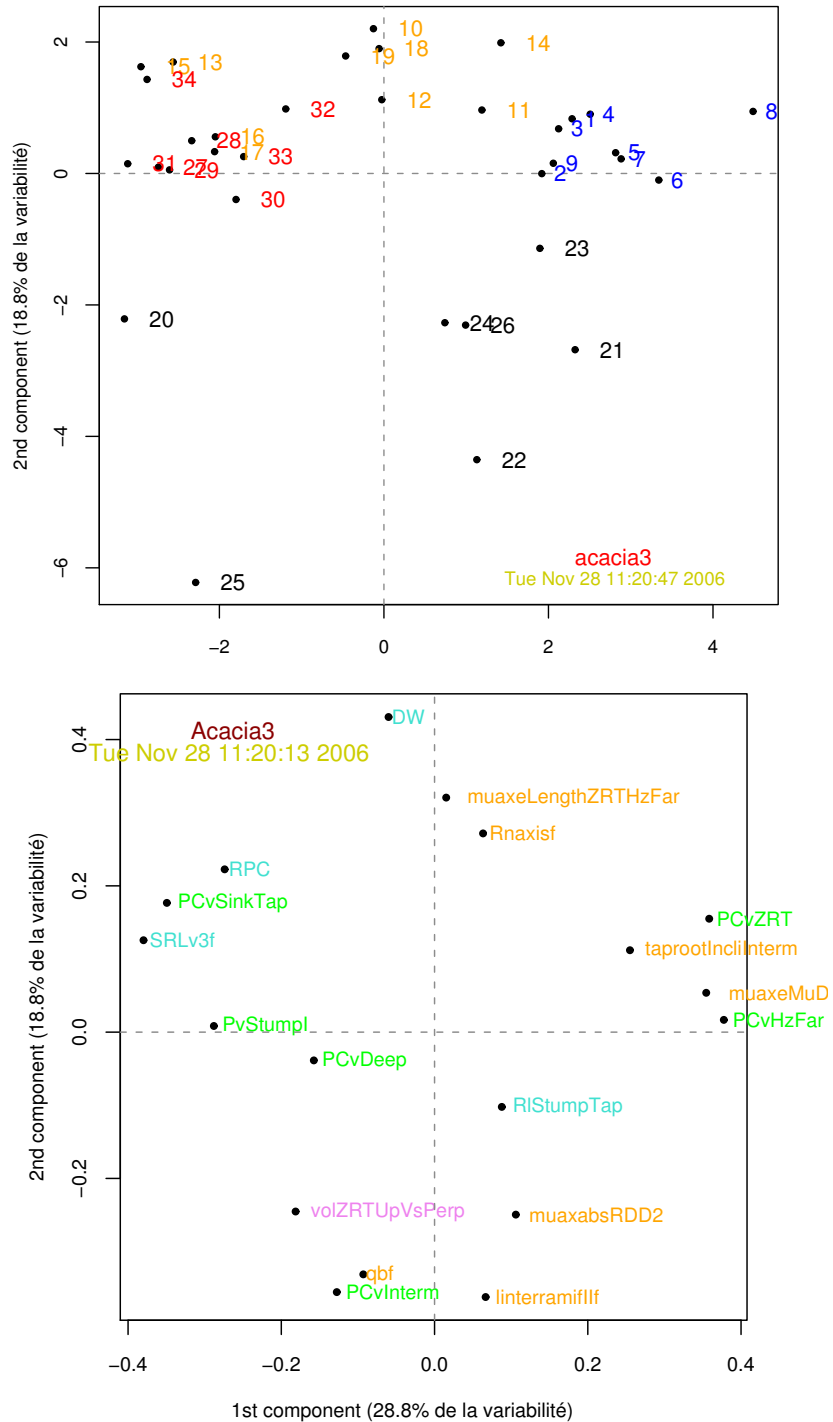


Figure 3-3 : Analyse en composantes principales (ACP) de 17 caractéristiques individuelles des arbres. (a) chargement de 17 variables d'origine Turquoise = volume des variables; vert = volume du compartiment comme un pourcentage de volume de la tige, (b) valeur des composantes pour les 24 arbres. Noir = témoin; bleu = pente; rouge = PM; orange = pente + PM

5.1.6. Des observations de nodulation de rhizobium

Des nodules de rhizobium ont été observés, mais non mesurés. Ces nodules ont été observés principalement sur la partie supérieure du pivot et sur les racines traçantes de deuxième ordre. Ces nodules améliorent de la respiration et l'assimilation atmosphérique symbiotique d'azote (Figure 3-4).

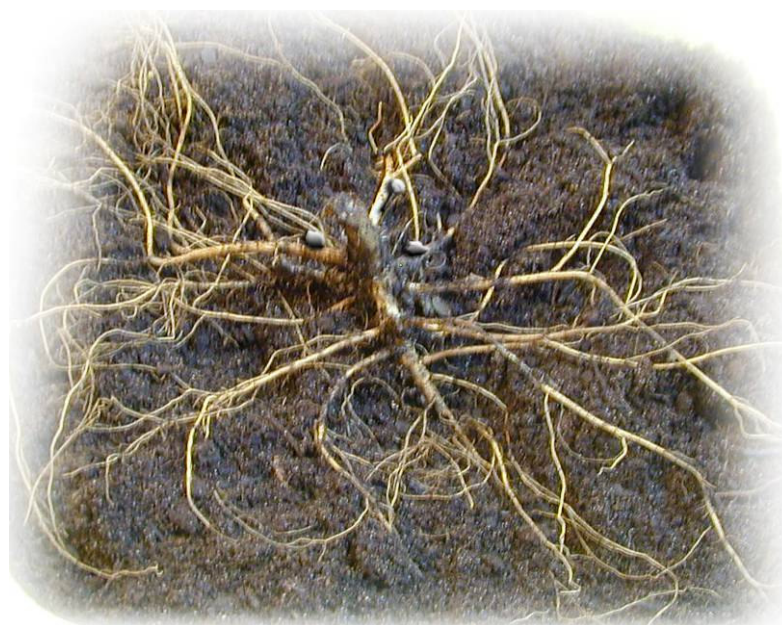


Figure 3-4 : les nodules observés sur la partie supérieure du pivot et sur les racines traçantes

5.2. Résistance des racines à la traction

Une relation puissance négative significative a été trouvée entre le diamètre des racines et la résistance à la traction quand toutes les racines ont été considérées ensemble ($y = -15,52x-0,81$, $R^2 = 0,67$, $P < 0,001$). Quand le traitement a été pris en compte, les racines du PM ont eu une résistance à la traction significativement plus élevée comparée à ceux de tous autres traitements (Tableau 3-5, Figure 3-5). Dans le traitement pente x PM, les racines étaient significativement plus résistantes que ceux des témoins et de la pente. Aucune différence significative dans la résistance à la traction n'a été trouvée entre les racines des témoins et des plantes sur la pente. Quand l'effet de la direction de la racine est pris en

compte, aucune différence significative dans la résistance à la traction n'a été trouvée entre les différents traitements. (Tableau 3-5).

Tableau 3-5 : Les différences dans la résistance à la traction et le contenu de cellulose étaient significatives entre les traitements. Les données représentent les moyennes \pm erreur type.

| Parameter | Treatment | | | | | F | P |
|--------------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-------|--------|---|
| | témoin | pente (45°) | PM (0°) | pente \pm PM | | | |
| Diametrede racines | 1.2 \pm 0.1 ^a | 2.5 \pm 0.1 ^b | 1.4 \pm 0.8 ^a | 2.1 \pm 0.1 ^a | 28.05 | <0.001 | |
| Résistance à la traction (MPa) | 10.8 \pm 0.5 ^a | 7.1 \pm 0.3 ^b | 15.5 \pm 1.2 ^c | 10.1 \pm 0.6 ^a | 21.96 | <0.001 | |
| contenu de cellulose (%) | 63.1 \pm 1.3 ^a | 52.8 \pm 1.3 ^b | 68.2 \pm 4.7 ^c | 60.5 \pm 2.1 ^a | 4.94 | 0.005 | |

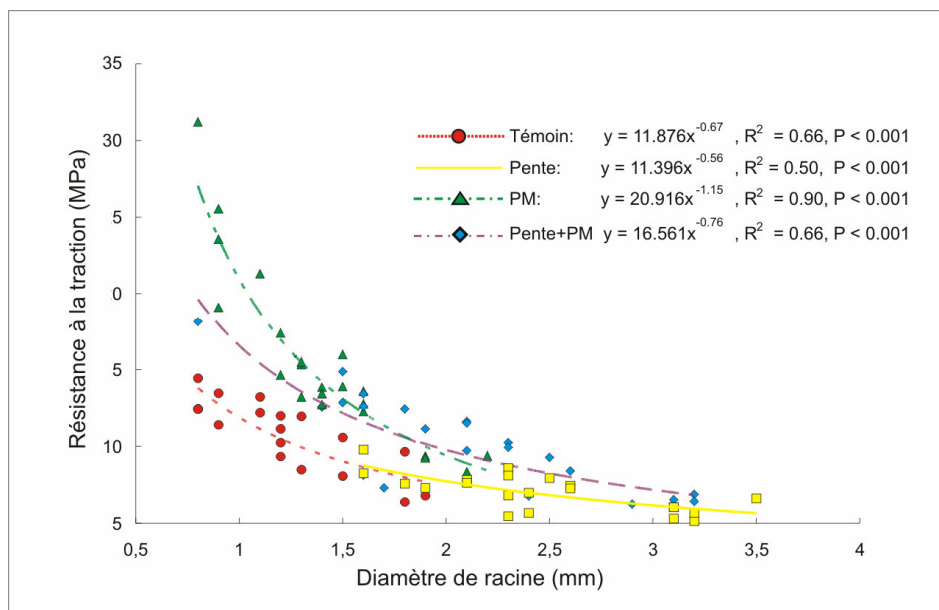


Figure 3-5 : Relation entre la résistance à la traction et le diamètre des racines, chaque traitement a été considéré séparément.

5.3. Teneur en cellulose

Le contenu moyen de cellulose était $59,11 \pm 9,19$ % dans toutes les racines. Quand des racines de tous les traitements ont été considérées ensemble, un rapport linéaire positif significatif a été mise en évidence entre la résistance à la traction des racines et le contenu de

cellulose, bien que R^2 soit petit (Figure 3-6), $y = 0,116x \pm 2,14$, $R^2 = 0,18$, $P = 0,001$). De même, un rapport linéaire négatif significatif a été trouvé entre le contenu de cellulose et le diamètre des racines, avec un R^2 faible ($y = -9,0314x \pm 79,67$, $R^2 = 0,32$, $P = 0,001$). Cependant, aucune différence significative dans le contenu en cellulose (Tableau 3-5) n'a été trouvée entre les traitements quand le diamètre de racine a été pris en compte.

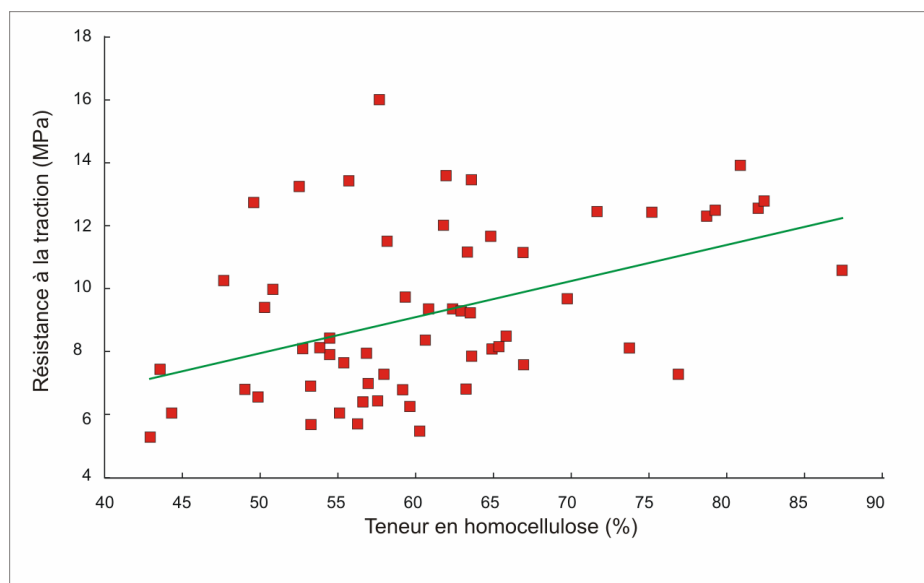


Figure 3-6 : la résistance à la traction a significativement régressé avec le contenu de cellulose dans toutes les racines ($y = 0.116x \pm 2.14$, $R^2 = 0.18$, $P = 0.001$).

6. Discussion

6.1. Caractéristiques générales de la partie aérienne et racinaire

Les différences significatives dans la croissance de la partie aérienne et partie racinaire se sont produites quand les jeunes arbres ont été soumis aux efforts statiques et dynamiques sur la pente. Le résultat le plus étonnant était pour les plantes poussant sur une pente et soumis à la PM, la taille de l'arbre a été largement augmentée. Scippa *et al.* (2006) ont également constaté que la biomasse augmente dans les racines et les tiges du *Spartium junceum* L. inclinées à 45°, ils ont attribué ce résultat aux changements de la croissance radiale ou de la densité du bois, qui n'ont pas été mesurés.

Dans les stimulations de croissance, l'influence du chargement mécanique sur la taille de l'arbre est généralement négative (Telewski 1995), bien que Smith et Ennos (2003) aient trouvé que les tournesols (*Helianthus annuus* L.) soumis au chargement du vent et à une PM ne réagissent pas de la même manière. Ces auteurs ont montré que la plasticité des espèces reflète l'histoire de l'évolution et les conditions écologiques spécifiques pour chaque espèce. Smith et Ennos (2003) ont montré que les arbres exposés au chargement du vent réagissent de différentes manières. Dans les expériences sur *Helianthus annuus* L., les arbres soumis au vent étaient plus grands avec une conductivité hydraulique de la tige plus élevée, tandis que les arbres fléchis étaient plus courts avec une conductivité hydraulique de tige inférieure. Par conséquent, la réaction de l'arbre au vent était la somme de deux réponses séparées : une réponse physiologique à la circulation d'air autour de l'arbre et la réponse de la tige aux perturbations mécaniques. Les plantes réagissent au chargement du vent en modifiant leur biomasse ou leurs propriétés mécaniques, comme la rigidité des feuilles ou la flexibilité de la tige, qui peuvent expliquer pourquoi la réponse de différentes espèces au chargement du vent est si variable (Telewski 1995).

Une PM a été utilisée plutôt que des chargements au vent dans cette expérience sur des robiniers, mais peu de données existent sur la réponse adaptative de jeunes arbres feuillus à tout quel type de chargement mécanique (Tamasi *et al.* 2005), les résultats obtenus peuvent donc être spécifiques pour cette espèce.

6.2. Le système racinaire a été simplement structuré

Les plantes étudiées ont un système racinaire de structure simple avec seulement une racine d'ordre 1 (le pivot) très grande et des racines latérales horizontales qui sont ramifiées le long du pivot avec divers niveaux de branchaison. La majeure partie de la longueur et du volume des racines se situent dans les 7 premiers cm du sol, la couche la plus profonde épaisse de 3,5 cm du substrat, a été principalement occupée par le pivot et par moins de 10% du nombre des racines, et environ 2,5% du volume des racines seulement. Donc, dans les plantes de Robinier régulièrement arrosées nous avons observé un développement racinaire précoce et peu profond.

6.3. Les systèmes racinaires sur la pente développent plus des racines traçantes

Les arbres sur la pente ont montré un développement des racines traçantes important. Ceci peut être expliqué de cette façon : dans des bassines arrosées, les racines traçantes sont plus efficaces que des racines plus profondes pour la prise d'éléments nutritifs et d'eau, la respiration et l'assimilation atmosphérique symbiotique d'azote. La prise d'azote du Robinier est en grande partie améliorée par nodulation de rhizobium. Des nodules ont été principalement observés, mais non mesurés, sur la partie supérieure du pivot et sur les racines traçantes de deuxième ordre.

Les propriétés directionnelles de la croissance du pivot et des racines latérales ont été modifiées par la pente. Elles confirment la littérature (Marler et Discekici, 1997) : les pivots ont poussé verticalement (légèrement orientée vers le haut de la pente) et les racines latérales se sont développées approximativement parallèlement à la surface du sol. Même à la profondeur de 10 cm, ces racines profondes seront considérées comme des racines peu profondes chez les jeunes arbres. Les racines traçantes ont montré un angle moyen de -12° par rapport à la surface du sol dans toutes les directions, respectivement -9° et -5.5° pour les racines intermédiaires et les profondes. Les systèmes racinaires se sont adaptés à la forme de la bassine, les racines traçantes ont été freinées par la surface de sol, et les racines profondes par le fond de la bassine.

La croissance préférentielle des racines latérales dans la direction perpendiculaire à la pente peut-être expliquée de cette façon : La tendance normale de ces racines latérales est de pousser parallèlement et horizontalement à la surface de sol (Coutts et Nicoll 1991), ce qu'elles peuvent faire dans la perpendiculaire à la pente. Dans les compartiments intermédiaires et profonds, la croissance racinaire en HP était faible, ce qui peut être due à l'hydrotropisme (Tsutsumi *et al.* 2004) : après arrosage, le coin haut du pot était certainement légèrement moins humide et le coin bas du pot était légèrement plus humide. Cependant, dans les systèmes racinaires des traitements de témoins et de PM, nous n'avons observé aucune prolifération de racine près du fond de la bassine où l'eau était susceptible d'être stockée temporairement. L'angle moyen par rapport à la surface du sol était plus grand dans les secteurs PP et BP (10°), permettant à ces racines d'arriver au fond et aux coins de la bassine. En plus, dans le compartiment profond, seulement 10% de la quantité de racine se développent par le bas de la pente : le pivot s'est développé verticalement, son côté en BP était près du bord latéral de la bassine, limitant la croissance potentielle des racines en BP.

6.4. Les arbres ont modifié leur architecture racinaire en réaction à une PM

La PM dynamique non directionnelle, malgré sa faible intensité, a amélioré en grande partie l'allocation de biomasse aux racines et spécifiquement à la souche et au pivot qui était également plus court mais plus droit et plus vertical. Parallèlement, les racines latérales étaient plus minces, plus longues et plus droites, avec une distribution verticale plus homogène.

La différence largement observée est l'adaptation morphologique spécifique, qui améliore la stabilité de l'arbre, résultat déjà montré sur les arbres forestiers par Danjon *et al.* (2005). Ennos a montré que dans les semis et les jeunes arbres, la composante principale de l'ancrage est souvent le pivot, qui agit comme un poteau dans le sol avec son fonctionnement en traction et en compression. Cela explique certainement pourquoi les plantes avec PM avaient en grande partie renforcée leur pivot pour améliorer leur résistance en traction et dans la compression dans toutes les directions. En effet, vu la manière dont la PM a été faite, le pivot a dû résister à la flexion dans toutes les directions. Et le niveau de la flexion est limité par les racines latérales tout le long du pivot et dans toutes les directions (Khuder *et al.* 2007). Le pivot est petit parce que la partie la plus profonde du pivot n'a plus de rôle mécanique. C'est peut être un artefact dû à l'expérience : les longs pivots ont été déviés par le fond de la

bassine et n'ont pas pu contribuer plus à la stabilité. Les racines fines latérales n'ont montré aucun rôle ou renfort à leur base, indiquant qu'elles peuvent agir seulement en traction. Les racines plus fines fournissent généralement une meilleure résistance en traction (Genet *et al.* 2005).

D'une certaine manière, Tamasi *et al.* (2005) observent le même type d'adaptations dans des plantes de *Quercus robur* L. soumis au vent et comparées aux témoins : ils ont montré que le pivot était moins long et les racines plus courtes et moins nombreuses tout le long du pivot, indiquant que ces jeunes arbres ont développé principalement des racines latérales où ils peuvent résister en traction. Ils ont observé également une augmentation de 137% en nombre et 160% dans la longueur des racines intermédiaires et profondes dans les arbres opposés au vent, mais une plasticité faible dans le diamètre et la longueur individuelle des racines d'ordre 2. Ils ont observé une diminution de la biomasse des racines latérales dans les arbres avec PM additionnelle.

La déviation directionnelle relative (RDD) est plus petite dans le traitement avec PM et le pivot est plus droit et plus vertical : intuitivement une racine latérale ayant une direction de croissance strictement radiale sera la plus efficace pour ancrer la souche et le pivot, et un pivot droit et vertical est plus efficace pour ancrer la tige.

On peut constater généralement que les expériences dans les serres diffèrent des conditions normales dans le champ car le sol disponible dans les bassines est limité par le substrat et par la composition atmosphérique. Mais l'absence générale de la PM est une spécificité qui est rarement prise en compte et peut avoir une grande influence sur la structure de l'arbre.

6.5. La répartition circulaire

La répartition circulaire des racines avec le traitement de PM a différé en grande partie de celle des arbres poussant sur des pentes seulement. Les ZRT et les racines traçantes au delà de la ZRT ont montré un grand renforcement vers le haut, aux dépens des racines vers le bas et perpendiculaires. Pour des raisons géométriques (Figure 3-7), les racines horizontales traçantes en HP peuvent fournir un meilleur ancrage qu'en BP parce qu'elles peuvent embrasser un plus grand volume de sol, et ce volume a une plus grande surface de contact avec le sol environnant. Ci-dessus, les racines en HP ont eu un diamètre moyen et un angle

vers la surface de sol plus grand que les racines traçantes dans les secteurs PP et BP. Ces racines sont certainement plus efficaces pour tenir la souche en aidant le pivot. Ils agissent certainement en traction et en compression. Dans des arbres de *Picea sitchensis* de 23 cm de DHP poussant sur du plat et une pente de 30° en Ecosse avec un vent dominant sur la pente (Nicolls *et al.* 2006), il n'y avait aucune différence significative dans la distribution verticale du volume des racines entre les témoins et les arbres poussant sur une pente. Cependant moins de développement racinaire était trouvé en bas de la pente et du côté sous le vent.

Les racines intermédiaire et profondes étaient plus développées en BP, pour tenir un plus grand volume de sol. Ils ne montrent aucun renfort de diamètre suggérant qu'ils fonctionnent en traction.

L'augmentation de la surface racinaire non seulement améliore l'absorption nutritive, mais améliore également le frottement de sol-racine et la résistance au déracinement (Dupuy *et al.* 2005b). Les systèmes racinaires d'arbre avec un degré plus élevé de branchaison et de croissance verticale sont habituellement mieux ancrés que des systèmes avec plus de racines traçantes, bien que le type de sol ait une influence forte sur le mode de rupture (Moore, 2000 ; Dupuy *et al.* 2005a). On peut donc supposer que les changements de l'architecture racinaire observés dans les plantes soumises au PM sur des pentes augmenteront l'ancrage des plantes (Stokes *et al.* 1995). On ne connaît pas pourquoi les plantes inclinées à 45° (sans PM) produisent plus de racines perpendiculaires à la pente, mais d'autres investigations devraient être effectuées sur la physiologie de cette réponse. Cette expérience était la première étude détaillée quantitative de l'influence de la pente et du PM sur l'architecture racinaire des plantes. Elle a prouvé que tous les outils sont maintenant disponibles pour évaluer l'architecture racinaire d'une façon détaillée. Cependant, la conception des containers devrait être améliorée, la position de nodules devrait être enregistrée. Généralement la plupart des caractères comprenant les caractéristiques de branchaison et la répartition par les compartiments ont montré une faible plasticité pour les deux traitements. Le secouage a raccourci la tige et le pivot et a donné plus de racines latérales, plus longues, et a eu, en conséquence, une attribution de biomasse aux racines plus élevée.

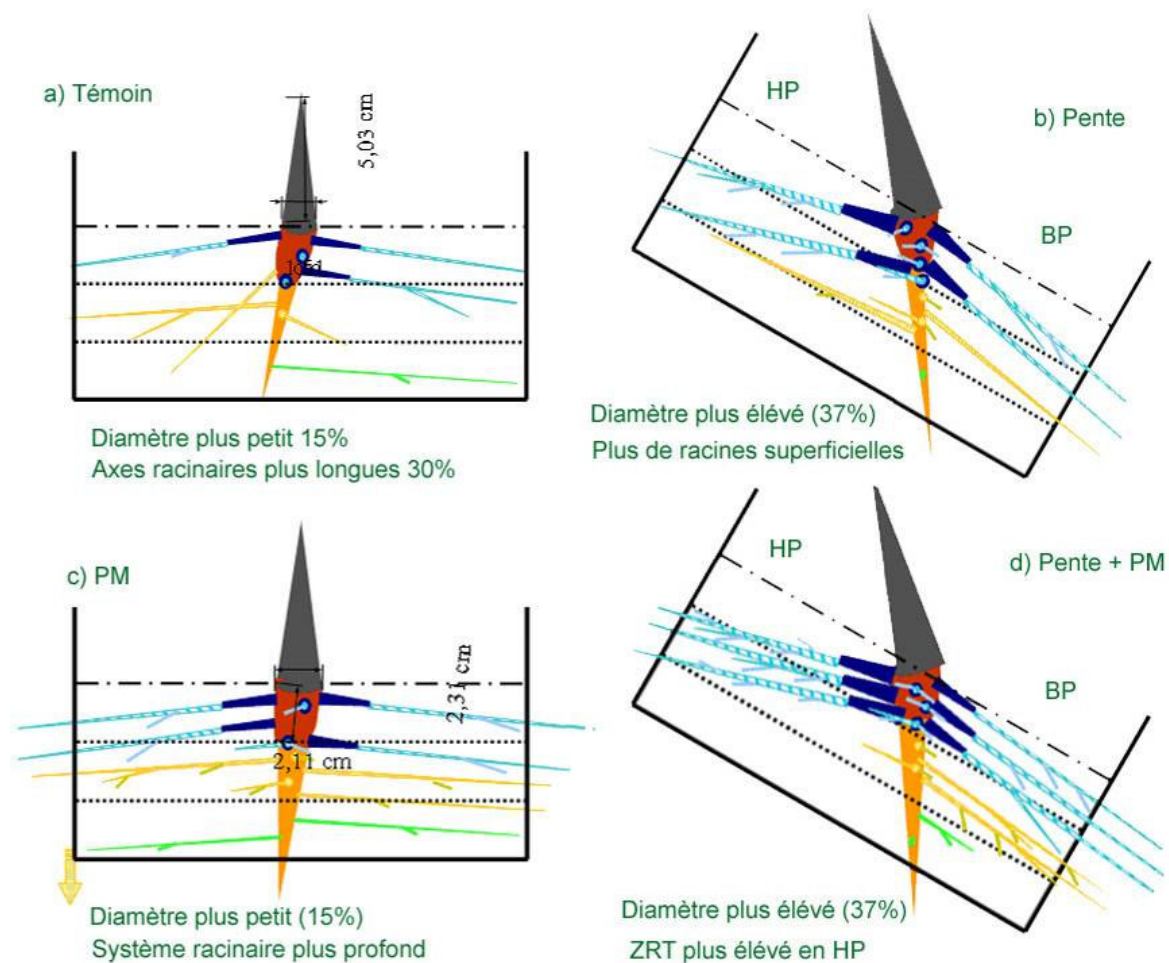


Figure 3-7 : Représentation 3D de systèmes racinaires de différents traitements. Les racines latérales perpendiculaires à la pente sont montrées comme des points sur le pivot. (a) témoin (b) pente (c) PM (d) pente x PM. Les caractéristiques de racines (nombre de racine, volume, ...) sont la moyenne dans chaque groupe. L'armature noire est le bord de la bassine et la surface de sol.

Chapitre 4

Comparaison de la dynamique de croissance des systèmes racinaires de jeunes plants de pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) et de robinier (*Robinia pseudoacacia* L) sur des pentes de différents angles en utilisant des rhizotrons

| | |
|--|-----|
| 1. Introduction | 93 |
| 2. Matériel et méthodes | 96 |
| 3. Mesures & analyse | 99 |
| 3.1. La teneur en eau du sol..... | 99 |
| 3.2. Parties aériennes | 99 |
| 3.3. Architecture racinaire :..... | 100 |
| 3.3.1. Numérisation des racines | 100 |
| 3.3.2. Fonctionnement du logiciel..... | 100 |
| 3.3.3. Vitesse de croissance..... | 102 |
| 3.3.4. Longueur d'un ordre racinaire..... | 102 |
| 3.3.5. Indice de colonisation (IC) du Rhizotron, et vitesse de colonisation (VIC) | 102 |
| 4. Résultats | 103 |
| 4.1. L'humidité du sol | 103 |
| 4.2. Croissance en longueur de la tige et en diamètre au collet | 103 |
| 4.3. Caractérisations de la dynamique de croissance du système racinaire | 105 |
| 4.3.1. Le Robinier..... | 105 |
| 4.3.2. Le Pin maritime | 107 |
| 4.4. Répartition de la longueur des racines par secteur..... | 109 |
| 4.5. Indice et vitesse de colonisation des racines | 111 |
| 4.6. Dynamique de croissance en fonction de l'ordre de ramification..... | 113 |
| 4.7. Croissance racinaire en fonction de la pente (niveau d'inclinaison du Rhizotron). 114 | |
| 5. Discussion | 116 |
| 5.1. Potentiel des deux espèces pour fixer une pente | 116 |
| 5.2. Les plantes inclinées développent beaucoup plus de racines en bas de la pente | 116 |
| 5.3. Quel est le signal du gravitropisme ? | 118 |
| 5.4. Avantages et inconvénients de la méthode | 119 |

1. Introduction

La mise en place et l'utilisation d'outils d'étude du système racinaire, en particulier l'étude de sa dynamique de croissance, sont un des thèmes de recherche qui a pour objectif de comprendre le fonctionnement du développement racinaire en fonction de paramètres extérieurs comme le taux d'humidité du sol, la spatialisation des éléments nutritifs ou encore des contraintes mécaniques. Les études des systèmes racinaires ont commencé au dix-huitième siècle par Hales (1727) qui a utilisé une technique simple d'excavation des racines des plants cultivés afin de déterminer leur morphologie, leur poids et longueur. Pendant plus d'un siècle aucune autre recherche importante sur les racines n'a été documentée.

En Allemagne dans la deuxième partie du dix-neuvième siècle, de plus en plus de scientifiques agronomes s'intéressent aux études des racines. Plusieurs excavations de racines ont alors été menées dans des parcelles agricoles, ils ont mis une grande quantité de sol dans une boîte en métal, et après avoir enlevé le sol avec de l'eau, ils ont observé les racines maintenues dans leur position naturelle (Fraas, 1872). Ensuite, l'écologiste américain J.E. Weaver (1884-1966) a développé une technique simple d'excavation avec des outils de jardin, il a démontré cela en exposant et en comptant le nombre de racines sur un profil de mur lissé, leur distribution dans un profil de sol peut être déterminée très facilement. Cette méthode d'étude de système racinaire sur des profils de sol ont des limites et ne permettent pas notamment d'étudier le développement des racines depuis la germination.

Le succès de l'implantation d'un végétal est lié aux caractéristiques germinatives de ses semences. Il dépend aussi en partie du développement du système racinaire pendant les jours qui suivent la germination. La connaissance du développement du système racinaire, notamment sa vitesse et son amplitude est très importante. Elle permet de sélectionner efficacement les espèces rapidement capables de s'ancrer sur le substrat instable et de fixer sur place la couche d'altération sensible à l'érosion. Elle permet également de caractériser la dynamique de réaction à un stimuli environnemental. C'est pourquoi nous avons entrepris une étude dynamique de la croissance racinaire, afin de montrer quelle est l'influence de la pente sur la vitesse de croissance des racines ainsi que sur la distribution spatiale des racines. L'étude de la dynamique de croissance racinaire est souvent limitée par des problèmes méthodologiques nombreux associés au prélèvement, à l'observation et à l'analyse. Il est

difficile de séparer les racines des plantes du sol, et la plupart des méthodes sont longues, difficile à mettre en oeuvre et perturbent l'environnement direct des racines (Glinski *et al.* 1993 ; Huck et Taylor, 1982). C'est pour cela que pour étudier la dynamique du développement des racines nous avons confectionné des rhizotrons, dans lesquels on peut observer les racines derrière les panneaux transparents (Böhm and Kopke, 1977 ; Pan, 1998). Le choix de la meilleure méthode d'étude des racines dépend des objectifs de recherche, aucune méthode idéale n'existe pour répondre à toutes les questions (Bohm, 1979)

Les rhizotrons (Figure 4-1) permettent de suivre le développement morphologique et la phénologie des racines dans un sol peu perturbé, mais avec une géométrie très particulière. Les rhizotrons peuvent être installés *in situ* dans une fosse au pied d'un arbre, avec des plaques transparentes placées contre le profil de sol (Böhm 1977). Ils peuvent aussi prendre la forme de pots très peu épais, avec une paroi transparente, permettant d'y faire pousser des végétaux de petite taille. Des observations telles que la durée de vie des racines, leur attaque par les bactéries ou autre micro-organisme sont aussi possibles (Caldwell et Fernandez, 1975). Un autre type de Rhizotron existe, c'est le minirhizotron : il s'agit d'une tube transparent vide enfoui dans le sol, dans lequel on peut descendre périodiquement une caméra. Ce dispositif permet d'étudier en détail la dynamique de croissance et le développement des racines fines, en particulier leur croissance et leur mortalité (Samson et Sinclair, 1994). L'interception des racines des plantes par ces tubes peut fournir des évaluations raisonnables de la dynamique de distribution des racines (Brown et Upchurch, 1987), bien que les tentatives de corrélérer la densité de racines déterminées par les minirhizotron avec des méthodes conventionnelles de mesure des racines aient eu un succès mitigé (Heeraman et Juma, 1993 ; Majdi *et al.* 1992).

De nombreux auteurs (Riedacker, 1974 ; Colin-Belgrand *et al.* 1989 ; Frossard *et al.* 1989; Devienne-Barre 2006) ont utilisé des rhizotrons en situ de formes variées telles que des rhizotrons rectangulaires, à plusieurs compartiments, en tronc de pyramide renversée et les quatre faces latérales inclinées à 45°, ou encore des rhizotrons plans. Ce sont les rhizotrons rectangulaires verticaux qui reproduisent le mieux les conditions naturelles dans lesquelles les racines se développent. Ils présentent cependant un inconvénient majeur : les racines ne sont pas toutes visibles. Un plan incliné à 45° serait plus efficace car le rhizotron est plus maniable, moins encombrant et le suivi de l'accroissement des racines est facile : sous l'effet du géotropisme, les racines viennent se plaquer contre la paroi inférieure du rhizotron.

Les observateurs des rhizotrons sont ensuite chargés de faire des relevés périodiques des racines observées. Pour cela un film plastique transparent est placé sur la vitre et les racines y sont dessinées avec des feutres indélébiles de couleurs (une couleur par date d'observation). Le diamètre des racines n'est pas relevé, cette méthode permet donc d'étudier la croissance primaire et les dynamiques de ramification. Ce film plastique correspond au relevé du rhizotron et sert de support à l'étude qui s'en suit. Ensuite, plusieurs paramètres de racine peuvent être estimés. Ceux-ci incluent la longueur de racine, la superficie de densité, et la dynamique de croissance (Taylor et Klepper, 1973 ; Taylor *et al.* 1970 ;). L'élongation de racine peut être mesurée directement par le traçage à la main (Cheng *et al.* 1991) ou indirectement avec des applications de la méthode de ligne-intersection avec un système fixe de grille (Bragg *et al.* 1983 ; Taylor *et al.* 1970) ou lignes aléatoirement orientées (Huck et Taylor, 1982). Ces deux dernières méthodes sont longues, fastidieuses, peu précises et obsolètes.

L'objectif de cette expérimentation est d'étudier la dynamique de la croissance du système racinaire et en particulier de la mise en place de l'architecture racinaire sur une pente et depuis la graine. Pour cela, nous n'avons pas utilisé le système conventionnel de rhizotron vertical, légèrement incliné, où l'on sème ou plante les végétaux sur la surface supérieure. Mais un dispositif original qui permet de simuler l'effet d'une pente sur des systèmes racinaires jeunes, pour voir comment la réponse à la pente est mise en place en deux dimensions au niveau du système racinaire des semis, avec des contraintes mécaniques minimales. Nous avons donc suivi la croissance du système racinaire de 30 semis de pin maritime et d'acacia dans des rhizotrons disposés de façons différentes : à plat, incliné à 22° et incliné à 45 degrés. Nous avons effectué les tracés avec la méthode traditionnelle. Mais nous avons numérisé ces tracés de manière à obtenir en 2D la dynamique de l'architecture, en mesurant les coordonnées spatiales XY de l'origine et de la fin des segments produits à chaque période. Cette étude doit permettre une estimation de la vitesse de croissance des racines par ordre de ramification et en fonction de leur répartition spatiale.

La numérisation des tracés sur film plastique a été réalisée de façon semi-automatique. Cette méthode consiste à saisir les coordonnées XY du début et de la fin de chaque segment de racine à l'aide d'une table à numériser (Jourdan, 2006).

Les informations sur la topologie des racines (connections des différents éléments de l'architecture entre eux, racine mère/racine fille), des informations spatiales en 2D (localisation et orientation de ces axes) et enfin des informations temporelles liées à l'utilisation de couleurs différentes suivant la date d'observation sont possibles. Ces données sont organisées afin de rendre possible une extraction sous Excel pour le calcul de longueur des axes racinaires, de vitesses de croissance et la répartition des racines par secteur.

2. Matériel et méthodes

Nous avons construit des rhizotrons similaires à ceux utilisés par Bailly-Marion (1993) : ils se présentent sous la forme de parallélépipèdes plats en P.V.C. de dimensions 40 x 30 x 3 cm, avec la face inférieure amovible en Plexiglas transparent. Le P.V.C. est collé et renforcé par des vis sur des parois latérales en bois, un trou a été fait au milieu pour semer les graines, le fond est percé de six trous de drainage de 0,4 cm de diamètre.

Les expériences sont réalisées sur le pin maritime et le robinier. Les graines proviennent de Vilmorin et sont contrôlées de la même façon que pour les deux expérimentations précédentes (Chapitre 2). Les graines ont été semées directement dans des rhizotrons le 15 avril 2004. [Deux plaques en matière plastique ayant une face amovible en plexiglas transparent inclinée par rapport à la verticale sont utilisées (Figure 4-1). Le sol utilisé était un mélange du sol sableux landais, d'écorce de pin compostée et de tourbe blonde broyée. Le sol a été déposé entre les deux plaques, l'épaisseur du sol est faible, afin que les racines se développent le long des plaques en plexiglas (Figure 4-2)

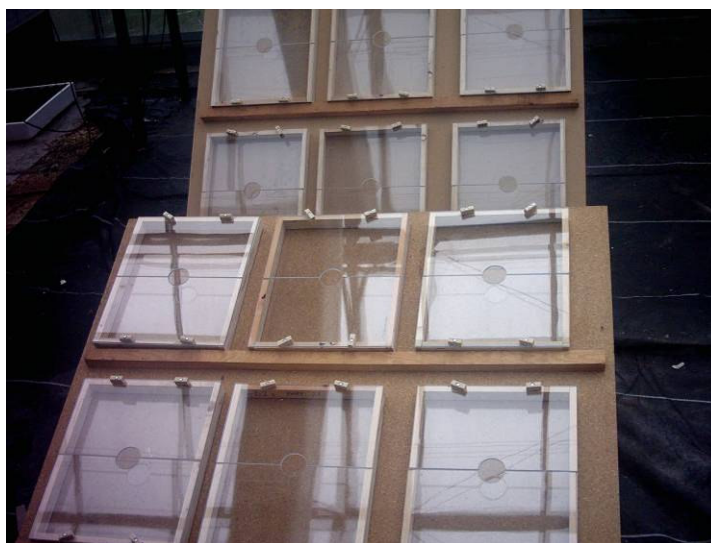


Figure 4-1 : les rhizotrons utilisés. Deux plaques en matière plastique ayant une face amovible en plexiglas transparent inclinée par rapport à la verticale



Figure 4-2 : les racines dans les rhizotrons se développent au contact des plaques en plexiglas.

Les dimensions du Rhizotron utilisées dans cette expérience favorisent un développement rapide du système racinaire. Cependant, au lieu de placer les rhizotrons verticalement, les rhizotrons ont été placés horizontalement ou inclinés (Figure 4-3) ; ce système représente mieux la croissance des systèmes racinaires sur les sols superficiels souvent observés dans la nature (Gray et Megahan, 1981). La plaque supérieure a été percée en son centre, où les graines ont été semées. A notre connaissance, ceci est la première fois qu'une telle expérience a été effectuée.

Pour chaque espèce, trois traitements ont été comparés, avec six répétitions. Les rhizotrons ont été installés dans la serre avec trois inclinaisons différentes : (0° , $22,5^\circ$ et 45°) (Figure 4-3), il y avait donc au total 36 rhizotrons. Cinq graines ont été semées dans chaque Rhizotron. Deux semaines après germination, la plante la plus vigoureuse dans chaque rhizotron a été conservée, les autres ont été coupées à la base de la tige avec des ciseaux.

L'arrosage a été effectué manuellement par le haut du rhizotron en enlevant la plaque supérieure (Figure 4-2) avec une alimentation en eau deux fois par semaine. La température ambiante était $23 - 28^\circ$ le jour et de 15° la nuit. Les plantes ont été éclairées 18 h par jour.

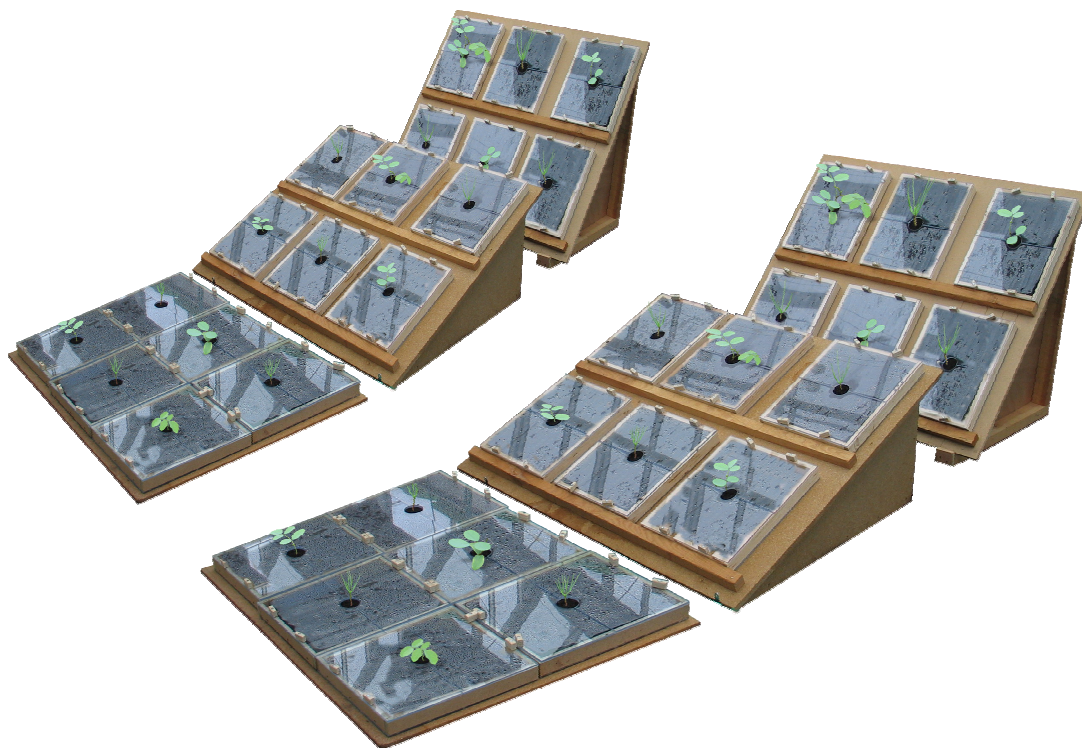


Figure 4-3 : dispositif expérimental : trois traitements (0°, 22,5°et 45°) ont été comparés, avec six répétitions, en totalité 36 rhizotrons

Le relevé de données s’est fait par recopiage de la trace des racines sur un film de plastique transparent en utilisant différentes couleurs par période, une fois par semaine pour le robinier et une fois toutes les deux semaines pour le pin maritime, la date entre deux observations pour les pins était plus longue car le pin maritime pousse moins vite que le robinier et il était difficile d’observer l’élargissement des racines chaque semaine. Nous pouvons alors observer la croissance des racines à intervalles réguliers (Figure 4-4). Cette technique est la même que celle utilisée par Grieu et Aussenac (1988) pour suivre la croissance et le développement du système racinaire de semis de trois espèces de conifères.

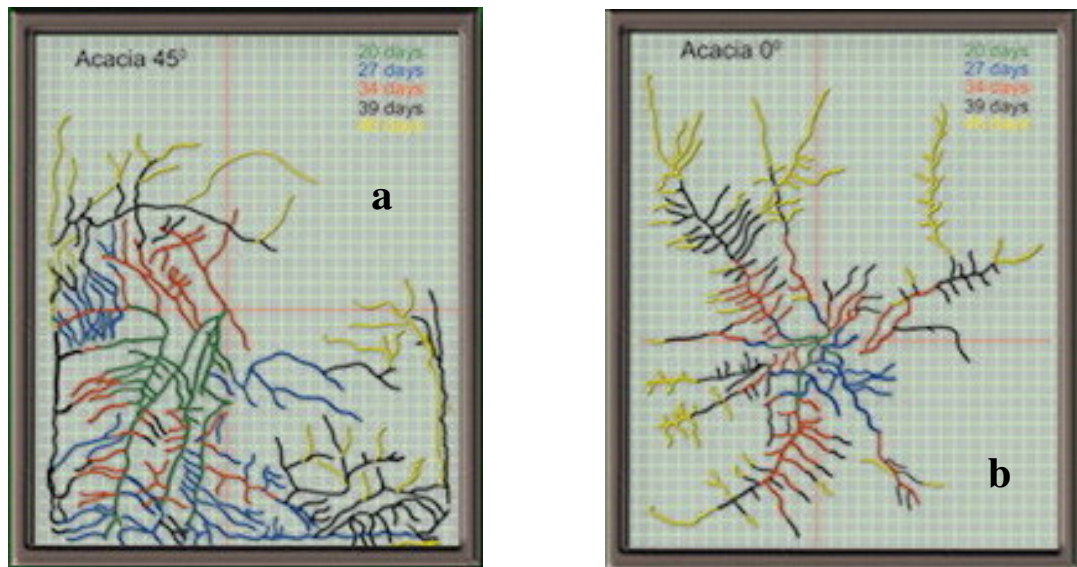


Figure 4-4 : Copie de la trace de la racine sur une feuille de plastique transparent en utilisant différentes couleurs par période. a) système racinaire d'un acacia incliné à 45°, b) système racinaire d'un acacia témoin 0°.

3. Mesures & analyses

3.1. La teneur en eau du sol

La teneur en eau du sol a été mesurée à la fin de l'expérience pour s'assurer que la disponibilité de l'eau était la même pour les racines dans les rhizotrons de différents traitements. Des échantillons de sol ont été prélevés le jour suivant l'arrosage dans un Rhizotron par modalité à différents niveaux et ceci pendant trois semaines consécutives. La teneur en eau de sol a été calculée de la même façon que dans le chapitre 2.

3.2. Parties aériennes

Les robiniers ont été prélevés à l'âge de 60 jours et les pins maritimes à l'âge de 105 jours, car à cet âge le rhizotron est rempli et les racines ont commencé à toucher les bords en changeant la direction de la croissance. Le diamètre au collet et la longueur de la tige totale de toutes les plantes ont été mesurés à l'aide d'une règle et d'un pied à coulisse électronique précis au 1/50^{ème} de mm.

3.3. Architecture racinaire :

La mesure de l'architecture racinaire a été réalisée en utilisant le logiciel RhizoDigit (Jourdan 2005). RhizoDigit est un logiciel qui permet le pilotage d'une table à numériser pour collecter des données de dynamique de croissance de racines. Une mise en forme de ces données est ensuite possible pour analyser les résultats obtenus sous Excel.

3.3.1. Numérisation des racines

La numérisation des racines a été effectuée à l'aide d'une table à numériser, cette table permet de créer un environnement proche de celui de la table à dessin. Elle constitue une alternative intéressante à la souris et à tout autre outil interactif dès lors que des informations graphiques doivent être converties en coordonnées absolues (X,Y) exploitables par l'ordinateur. Cet outil est devenu un élément indispensable dans des domaines tels que l'architecture ou le dessin assisté par ordinateur.

Le logiciel RhizoDigit utilise cette tablette graphique afin de reproduire dans une zone écran la saisie d'un rhizotron. Pour cela les relevés rhizotron sont posés sur la table à numériser et on y saisit les segments avec deux clics de pointeurs, un à chaque extrémité. Le segment s'affiche ensuite dans la zone de saisie de la table.

3.3.2. Fonctionnement du logiciel

L'application RhizoDigit permet d'acquérir, de gérer et d'exporter des données via une table à numériser. Tout d'abord l'utilisateur saisit un nouveau rhizotron en entrant les informations le concernant. Ensuite il choisit ou crée une séquence de couleurs qui est associée au rhizotron. Cette séquence contient le nombre de couleurs utilisées et l'ordre dans lequel elles sont utilisées. C'est une séquence cyclique, c'est à dire qu'à chaque nouvelle date on associe la couleur suivante dans la séquence. Elle permet lors de la saisie d'affecter la bonne couleur en fonction de la date, ceci pour faciliter la recherche visuelle.

Commence alors la saisie de chaque segment du rhizotron sur la table à numériser. Il faut d'abord appuyer sur le bouton 1 du pointeur de la table pour saisir l'extrémité de départ d'une racine et le cas échéant, donner des informations sur la racine qui va être saisie (type, n°, ...). Ensuite, il faut saisir les segments qui composent la racine en cliquant sur l'extrémité

des segments successifs avec le bouton 2 du pointeur. Dans ce cas, l'application affecte automatiquement aux segments la date et la couleur correspondantes grâce à la table date et couleur (manuel de RhizoDigit, Jourdan, 2005) (Figure 4-5).



Figure 4-5 : Saisie d'un témoin du robinier en utilisant la table à numériser et le logiciel RhizoDigit.

Le fichier de sortie de la numérisation avec ce logiciel est un fichier au format .xls, où des paramètres de croissance de racine peuvent être triés, où l'on peut faire des calculs de vitesse de croissance moyenne, maximale ou minimale, d'écart type de vitesse, de longueurs ou encore de quantités de racines. A cela on pourra ajouter des filtres comme le type ou l'état. Il est de plus possible de faire des graphiques représentant par exemple l'évolution de la vitesse de croissance des racines de type R1 (racines d'ordre 1) en fonction du temps ou bien le nombre de racines mortes à différentes dates.

L'interface graphique propose une extraction automatique des résultats obtenus grâce à l'analyse des séquences. Elle permet de convertir un fichier de sortie de RhizoDigit. Elle permet également de visualiser toutes sortes de calculs (vitesse, longueur, nombre, ..) grâce à une requête créée par l'utilisateur et ensuite de les représenter graphiquement.

3.3.3. Vitesse de croissance

C'est l'accroissement journalier moyen des segments racinaires. La vitesse de croissance est calculée en divisant l'accroissement en longueur des segments de racine entre deux observations par le nombre de jours écoulés entre ces observations.

$$V_c = \frac{\partial L}{\partial t}$$

Où V_c : Vitesse de croissance (cm jour⁻¹),

dL : Accroissement moyen en longueur des axes racinaires entre deux dates (cm),

dt : temps écoulé entre deux observations (jours).

Dans le calcul de cette vitesse de croissance, sont exclus les segments de racines en arrêt de croissance et ceux dont la direction est modifiée qui sont changées la direction en touchant le bord du rhizotron.

3.3.4. Longueur d'un ordre racinaire

Il s'agit de la longueur cumulée des différents segments d'un même ordre racinaire au cours de leur croissance. Elle est exprimée en cm.

3.3.5. Indice de colonisation (IC) du Rhizotron, et vitesse de colonisation (VIC)

La longueur racinaire totale, est la somme des longueurs de tous les ordres racinaires à une date donnée, cette longueur rapportée à la surface de la vitre du rhizotron donne l'indice de colonisation (cm m⁻²) qui permet d'apprécier grossièrement la densité racinaire dans le rhizotron. La vitesse de colonisation peut donc être calculée en divisant l'indice de colonisation par la durée entre deux dates d'observation (cm m⁻² jour⁻¹).

3.3.6 Les analyses statistiques

Une analyse de variance (ANOVA) a été employée pour détecter les différences entre les racines dans les différents traitements

$$Y = m + \text{bloc} + \text{espèce} + \text{pent} + (\text{espèce} \times \text{pente}) + E$$

Une GLM « Modele Lineaire Generalisé » avec des tests de Fisher LSD « Least Significant Difference » ont été employées pour savoir s'il y a une différence significative entre les traitements.

Pour examiner l'hétérogénéité circulaire trois secteurs orientés ont été définis, le quadrant du haut de la pente (HP), le quadrant du bas de la pente (BP) et le secteur perpendiculaire (PP) qui est constitué des deux quadrants latéraux. Pour les rhizotrons à plat, on a pris les quadrants qui étaient orientés dans la même direction. Une analyse de variance a été faite pour examiner les différences entre les secteurs dans chaque traitement. Les données qui sont présentées sont des moyennes \pm erreurs types.

4. Résultats

4.1. L'humidité du sol

Pour l'humidité, nous voulions nous assurer qu'il n'y avait pas de gradient entre le haut et le bas de la pente. Nous avons observé aucune différence significative dans l'humidité du sol ni entre les différents traitements ($F_{2,20}=13,56$; $P=3.55$), ni entre le haut et le bas de la pente. ($F_{2,22}=14,34$; $P=5.22$).

4.2. Croissance en longueur de la tige et en diamètre au collet

Les semis de pin ont poussé plus lentement que les semis de robinier (Figures 4-7, 4-8, 4-9). A la fin de l'expérimentation (105 jours), la longueur de la tige des pins atteignait en moyenne 22.62 ± 5.36 cm et le diamètre au collet 0.65 ± 0.07 cm. . Après 60 jours de germination, la longueur de la tige des robiniers atteignait 63.92 ± 5.36 cm et le diamètre au collet 0.79 ± 0.13 cm. Nous n'allons donc pas comparer directement les deux essences qui n'ont pas la même taille, mais examiner leurs réactions aux traitements.

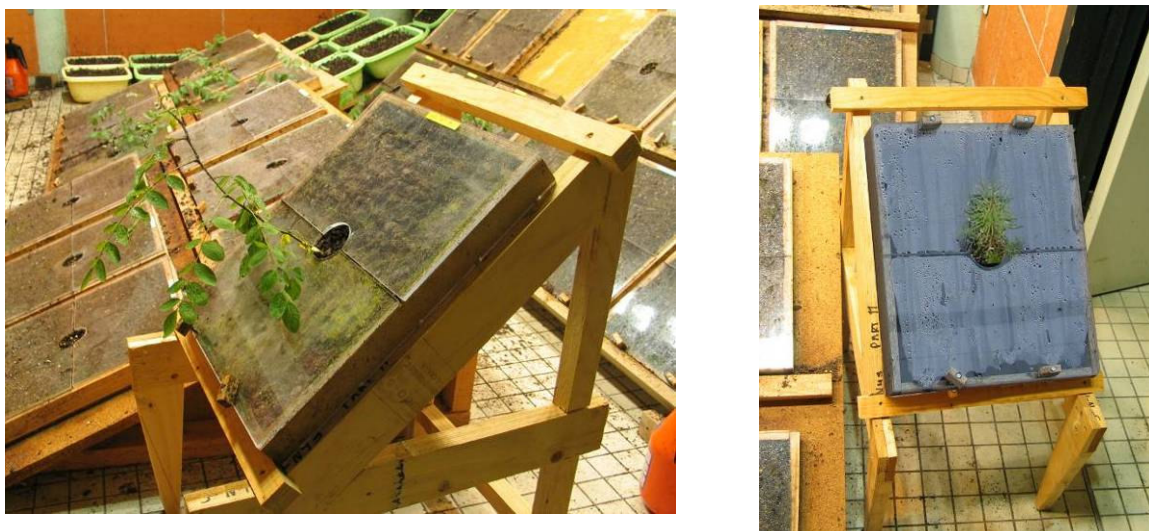


Figure 4-7 : le robinier pousse beaucoup plus vite que le pin maritime.

Chez les deux espèces étudiées, nous n'avons pas trouvé de différence significative pour la longueur de la tige des plantes poussant sur les différents niveaux de pente ($F_{2,29} = 0.99$, $P = 0.38$) (Figure 4-8). La même chose est observée pour le diamètre au collet, il n'y a pas de différence significative entre les traitements. ($F_{2,29} = 2.95$, $P = 0.07$) (Figure 4-9).

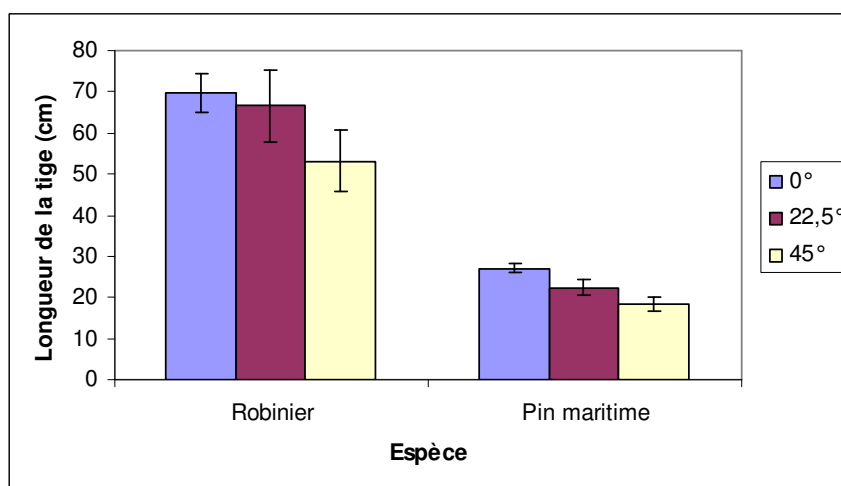


Figure 4-8 : Longueur moyenne et les écarts types de la tige des robiniers et des pins maritimes et pour les différents traitements, témoin (0°), pente moyenne (22.5°) et pente forte (45°).

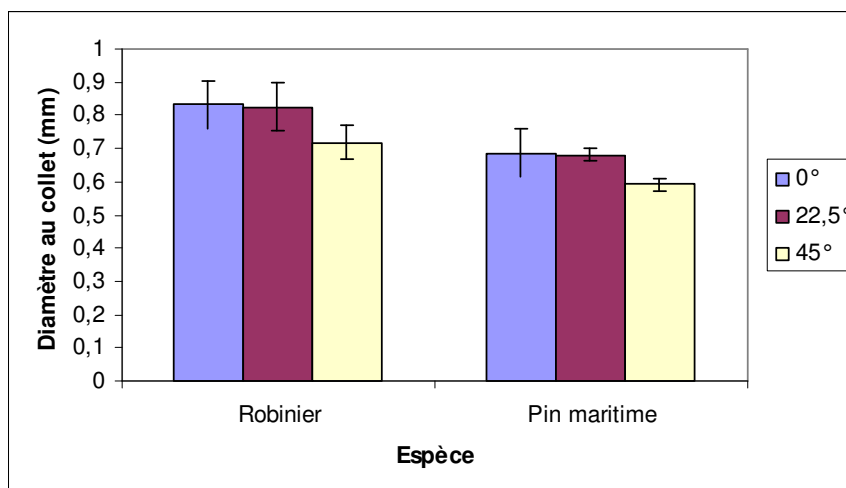


Figure 4-9 : Diamètre moyen au collet et les écarts types des robiniers et des pins maritimes et pour les différents traitements, témoin (0°), pente moyenne (22.5°) et pente forte (45°).

4.3. Caractérisations de la dynamique de croissance du système racinaire

Les paramètres de croissance retenus sont la vitesse de croissance et l'accroissement en longueur par semaine des racines de différents ordres racinaires. Ce type de mesures permet une estimation de la croissance racinaire au cours de temps. Nous considérons successivement les pivots puis les racines d'ordre 2, racines d'ordre 3, racines d'ordre 4 et enfin les racines d'ordre 5 et 6. Nous n'allons pas comparer directement les deux essences qui n'ont pas la même taille ; mais nous allons suivre la croissance racinaire par espèce.

4.3.1. Le Robinier

La première observation est effectuée à 30 jours après la germination. Sur une période d'observation de 60 jours, le pivot présente une croissance continue et sans rythme, nous avons trouvé que cette croissance en longueur moyenne un mois après la germination est 13.2 ± 5.27 cm. Une phase d'amortissement de la croissance est présente pour le pivot, le taux de croissance diminue à partir de l'âge de 37 jours jusqu'à la fin de la durée d'observation, il augmente en moyen de 2.28 ± 0.23 cm par semaine avec une vitesse moyenne de croissance de 0.75 cm j^{-1} (Tableau 4-1)

Les racines d'ordre 2 commencent à pousser au cours de la deuxième semaine après la germination, leur croissance reste rythmique et régulières jusqu'à la fin de l'expérimentation avec une moyenne de 28.64 ± 3.12 cm d'accroissement par semaine et une vitesse de croissance de 0.68 cm j^{-1} (Tableau 4-1) elles font en moyen 136.80 ± 2.35 cm à la fin de l'expérience (Figures 4-10, 4-11).

Nous regroupons dans ce paragraphe les caractéristiques d'accroissement des racines d'ordre 3 et les racines d'ordre 4, car les racines d'ordre 3 ont une croissance similaire à celles d'ordre 4 ; ces racines commencent à pousser au cours de la quatrième semaine après la germination avec une croissance continue et rythmique, l'accroissement en longueur moyenne est supérieur à celui des racines d'ordre 2. Il est de 38.11 ± 2.36 cm par semaine pour les racines d'ordre 3 avec une vitesse de croissance de 0.67 cm j^{-1} et 34.65 ± 3.22 cm par semaine pour les racines d'ordre 4 avec une vitesse de croissance de 0.71 cm j^{-1} (Tableau 4-1). Ces racines font à la fin d'expérimentation une longueur moyenne de 159.58 ± 1.02 cm et de 141 ± 3.77 cm pour les racines d'ordre 3 et les racines d'ordre 4 respectivement.

Les racines d'ordre 5 commencent à pousser au cours de la cinquième semaine après la germination, l'accroissement de ces racines commence d'une façon lente avec une longueur moyenne de $2,84 \pm 2.54$ cm pour cette semaine avec une vitesse de croissance de 0.17 cm j^{-1} . Cette vitesse augmente pour les deux semaines suivantes, elle arrive jusqu'à 0.51 cm j^{-1} , ces racines font 60.52 ± 1.98 cm en totalité à la fin l'expérience (Figure 4-10)

Les racines d'ordre 6 se sont développées juste pour cinq individus de robinier, elles commencent à pousser au cours de la sixième semaine après la germination, avec un accroissement rapide et une forte vitesse de croissance, sa longueur moyenne de septième semaine d'observation est $7,67 \pm 2.78$ cm pour une vitesse de croissance atteignant $1,0 \text{ cm j}^{-1}$ (Tableau 4-1), ces racines font 15.73 ± 2.78 cm à la fin l'expérience. (Figures 10).

Tableau 4-1 : Les moyennes \pm les erreurs types de vitesse de croissance des racines des robiniers par ordre de racines et par date

| Date d'observation (jour) | 30 | 37 | 44 | 53 | 60 | vitesse moyenne (cm. j ⁻¹) |
|---------------------------|----|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|--|
| ordre1 | | 0,42 \pm 0,23 | 0,46 \pm 0,18 | 0,72 \pm 0,75 | 0,42 \pm 0,32 | 0,75 |
| ordre2 | | 0,71 \pm 0,5 | 0,52 \pm 0,4 | 0,85 \pm 0,51 | 0,66 \pm 0,43 | 0,68 |
| ordre3 | | 0,75 \pm 0,47 | 0,54 \pm 0,36 | 0,74 \pm 0,62 | 0,66 \pm 0,46 | 0,67 |
| ordre4 | | 0,60 \pm 0,37 | 0,59 \pm 0,04 | 0,94 \pm 0,67 | 0,72 \pm 0,47 | 0,71 |
| ordre5 | | | 0,17 | 0,53 \pm 0,19 | 0,48 \pm 0,24 | 0,30 |
| ordre6 | | | | 0,98 | 0,35 \pm 0,18 | 0,33 |

4.3.2. Le Pin maritime

La première observation est effectuée à 45 jours après la germination. Sur une période totale d'observation de 105 jours. Jusqu'au 45^{ème} jour de croissance, le pivot est la seule racine qui pousse et mesure à cette date 18,0 \pm 3.4 cm de longueur avec une vitesse de croissance de 0.16 \pm 0.03 cm j⁻¹. Ensuite, il présente une croissance continue plus faible avec un ralentissement pour les semaines suivantes où il pousse de 4.87 \pm 0.95 cm par semaine avec une vitesse de croissance de 0.32 \pm 0.06 cm j⁻¹ (Tableau 4-2, Figure 4-11)

45 jours après la germination, les racines d'ordre 2 commencent à pousser, leur croissance reste rythmée et régulière jusqu'à la fin de l'expérimentation avec une moyenne de 26.92 \pm 2.23 cm d'accroissement par semaine et une vitesse de croissance de 0.32 \pm 0.09 cm j⁻¹ (Tableau 4-2). Elles mesurent 108.80 \pm 6.52 cm à la fin de l'expérience.

Les racines d'ordre 3 commencent à pousser au 50^{ème} jour après la germination, l'accroissement de ces racines commence d'une façon lente avec une longueur moyenne de 2,63 \pm 1.77 cm pour sa première semaine de croissance avec une vitesse de croissance de 0,23 \pm 0,09 cm j⁻¹. Ensuite, ces racines poussent d'une façon rythmique jusqu'à la fin d'expérience où elles mesurent 27.10 \pm 2.36 cm avec une vitesse moyenne de croissance de 0,26 \pm 0,08 cm j⁻¹ (Tableau 4-2, Figure 4-11).

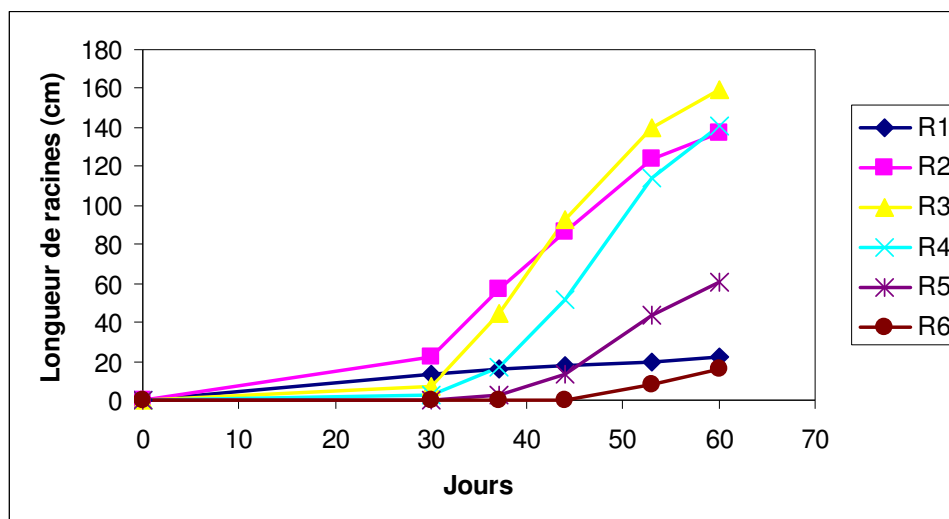


Figure 4-10 : Evolution de la longueur des racines des robiniers par date d’observation et pour tous les ordres des racines.

Les racines d’ordre 4 se sont développées juste pour huit individus de pin maritime, elles commencent à pousser au 75^{ème} jours après la germination, avec un accroissement très faible, sa longueur en fin de la durée d’observation est de 1.3 ± 0.54 cm pour une vitesse de croissance moyenne de 0.2 ± 0.03 cm j^{-1} . (Figures 4-12, 4-13).

Tableau 4-2 : les moyennes et l’écart type de vitesse de croissance des racines de pin maritime par ordre et par date

| Date d’observation (jour) | 45 | 60 | 75 | 90 | 105 | vitesse moyenne (cm j^{-1}) |
|---------------------------|----|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------------------------|
| ordre1 | | $0,16 \pm 0.3$ | $0,31 \pm 0.16$ | $0,34 \pm 0.26$ | $0,34 \pm 0.2$ | 0,32 |
| ordre2 | | $0,19 \pm 0.03$ | $0,22 \pm 0.06$ | $0,23 \pm 0.09$ | $0,28 \pm 0.09$ | 0,23 |
| ordre3 | | | $0,23 \pm 0.09$ | $0,25 \pm 0.08$ | $0,26 \pm 0.08$ | 0,19 |
| ordre4 | | | 0,18 | 0,40 | 0,20 | 0,20 |

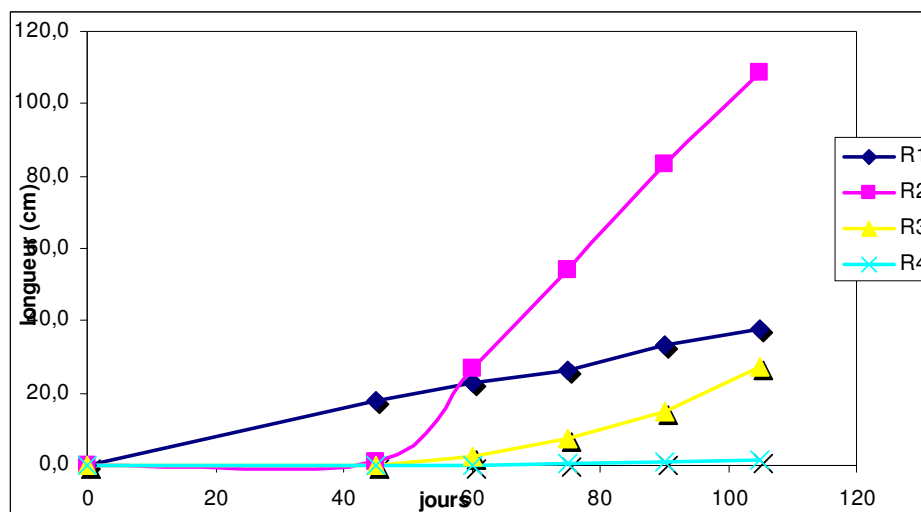


Figure 4-11 : évolution de la longueur de racines du Pin maritime par date d'observation et pour tous les ordres des racines.

4.4. Répartition de la longueur des racines par secteur

Aucune différence dans la distribution circulaire de la longueur de racines par secteur pour tous les ordres racinaires n'a été trouvée dans les arbres de témoins de pins et d'acacias (Tableau 4-3). Chez les deux espèces, les plantes qui poussaient sur la pente à 45° et pour tous les ordres racinaires ont montré une différence significative entre les différents secteurs, elles ont environ 75% de la longueur total des racines dans le secteur bas de la pente (BP) et 25% dans le secteur perpendiculaire à la pente (PP), en revanche, elles n'ont aucune racine en haut de la pente (HP) (Tableau 4-3, Figures 4-12, 4-13).

La même chose est observée pour les arbres sur la pente inclinée à 22,5°. Une différence significative dans cette répartition globale des racines a été également observée et pour tous les ordres de racines, excepté les racines d'ordre 5 chez les robiniers, où la répartition de ces racines est homogène dans les différents secteurs. Ces racines ont commencé à changer leurs directions de croissance en touchant les bords du Rhizotron, elles ont donc commencée à remonter vers le secteur haut de la pente pour exploiter l'espace, ceci expliquant et ça explique pourquoi nous avons des racines d'ordre 5 en haut de la pente sans la présence de racines d'ordre 4 dans ce secteur (Tableau 4-3). Nous n'avons pas trouvé de différences significatives pour la longueur totale des racines entre les différents niveaux de l'inclinaison (Tableau 4-3).

Tableau 4-3 : La distribution circulaire de la longueur de racines dans les trois secteurs définis précédemment (haut de la pente (HP), bas de la pente (BP) et perpendiculaire (PP). Pour le secteur de « PP », quand la variable est un volume, une longueur ou un nombre de racines, la valeur dans le tableau et pour l'analyse statistique est divisée par 2

| Longueur moyenne par arbre (cm) | 45° | | | | 22.5° | | | | 0° | | | | P |
|---------------------------------|------------|-----------|---------|---------|-------------|-------------|---------|---------|-----------|--------------|--------------|-------|------|
| | BP (cm) | PP (cm) | HP (cm) | P | BP (cm) | PP (cm) | HP (cm) | P | BP (cm) | PP (cm) | HP (cm) | P | |
| | Robinier | | | | | | | | | | | | |
| R1 | 24,0±3,6 | 0,00 | 0,00 | P<0,001 | 36,5±22,4 | 14,48±9,7 | 0,00 | P<0,001 | 22,2±0,3 | 8,64 | 22,9±20,9 | 0,579 | 0,29 |
| R2 | 86,5±22,6 | 13,7±17,9 | 0,00 | P<0,001 | 95,9±27,5 | 36,7±33,8 | 0,00 | P<0,001 | 60,0±55,1 | 48,06±30,18 | 130,6±47,9,1 | 0,14 | 0,74 |
| R3 | 108,7±41,9 | 42,7±24,8 | 0,00 | P<0,001 | 99,4±36,1,5 | 49,44±34,1 | 11±14 | P<0,001 | 62,9±25,6 | 109,59±36,91 | 56,86±33,4 | 0,20 | 0,26 |
| R4 | 71,4±22,1 | 46,7±38,2 | 0,00 | P<0,001 | 91,35±5,4 | 78,78±36,8 | 0,69 | P<0,001 | 56,8±78,6 | 89,72±49,5 | 41,36±38,7 | 0,38 | 0,67 |
| R5 | 56,8±9,6 | 36,2±14,4 | 0,00 | P<0,001 | 41,6±43,6,8 | 40,05±39,7 | 29,11 | 0,80 | 0,00 | 21,32±17,46 | 25,6±26,4 | 0,90 | 0,46 |
| R6 | 31,5±4,4 | 21,1±10,8 | 0,00 | P<0,001 | 13,47±8,7 | 35,02±16,02 | 0,00 | P<0,001 | 0,00 | 1,46 | 11,26 | | 0,23 |
| Pin maritime | | | | | | | | | | | | | |
| R1 | 35,1±4,6 | 3,8±2,8 | 0,9±2,1 | P<0,001 | 31,45±1,9 | 0,00 | 0,00 | P<0,001 | 10,8±7,4 | 11,63±7,6 | 16,16±15,5 | 0,79 | 0,52 |
| R2 | 76,1±29,7 | 10,0±16,7 | 0,00 | P<0,001 | 96,9±16,5 | 9,11±6,6 | 1,13 | P<0,001 | 34,7±19,1 | 38,49±14,6 | 43,28±39,03 | 0,12 | 0,91 |
| R3 | 7,8±1,5 | 5,5±6,7 | 0,00 | P<0,001 | 16,05±15,4 | 6,09±8,4 | 0,00 | P<0,001 | 6,2±12,2 | 20,51±11,8 | 10,40±9,5 | 0,20 | 0,26 |
| R4 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | | 0,00 | 0,74 | 0,00 | | 0,00 | 0,00 | 2,64 | | |

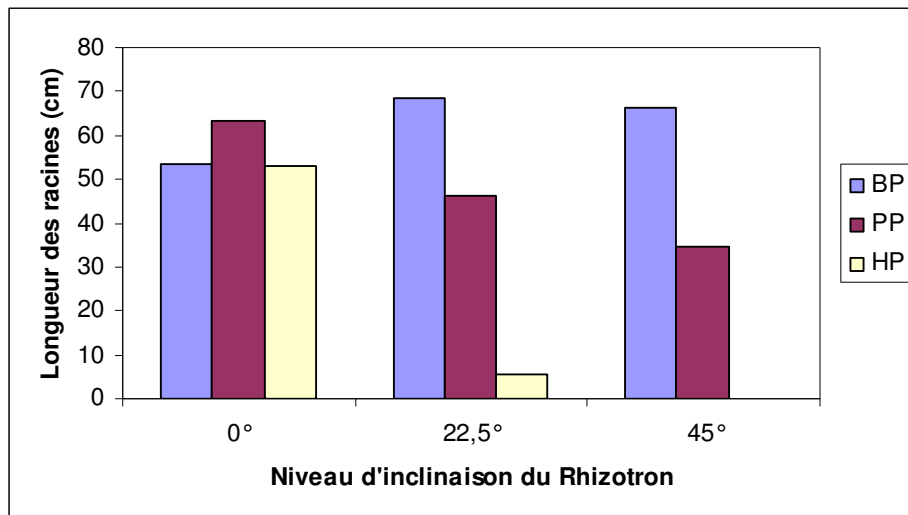


Figure 4-12 : Répartition de la longueur moyenne des racines des Robiniers par secteur (HP) haut de la pente, (BP) bas de la pente et (PP) perpendiculaire et par niveau d'inclinaison du Rhizotron.

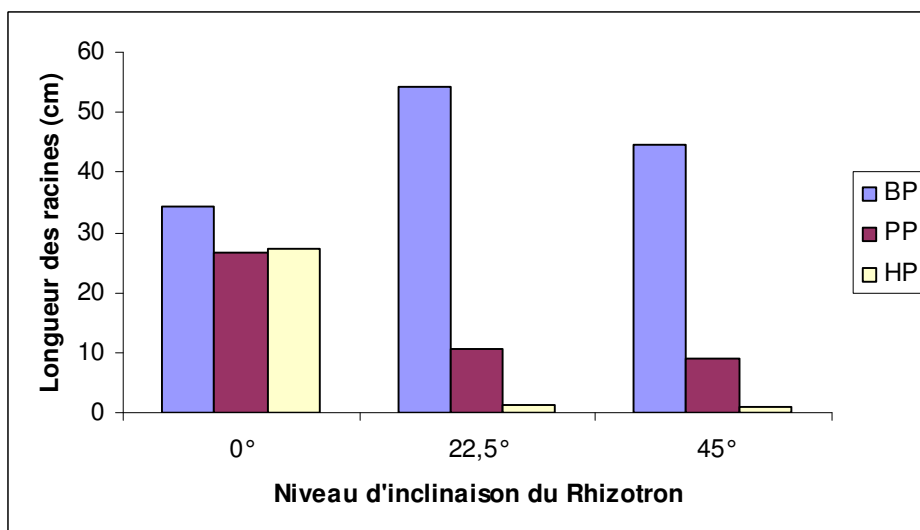


Figure 4-13 : Répartition de la longueur moyenne des racines des Pin maritimes par secteur : (HP) haut de la pente, (BP) bas de la pente et (PP) perpendiculaire et par niveau d'inclinaison du Rhizotron.

4.5. Indice et vitesse de colonisation des racines

Chez le pin maritime, la vitesse de colonisation des arbres témoins remonte au cours de la période d'observation, elle atteint ($26.09 \pm 5.51 \text{ cm m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) à la fin de l'expérimentation. Chez les arbres inclinés, la vitesse de colonisation varie entre les différentes dates

d'observations, elle atteint ($20.05 \pm 4.23 \text{ cm m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) à l'âge de 90 jours, puis elle diminue jusqu'à ($15.11 \pm 2.61 \text{ cm m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) en fin d'observation (Figure 4-14).

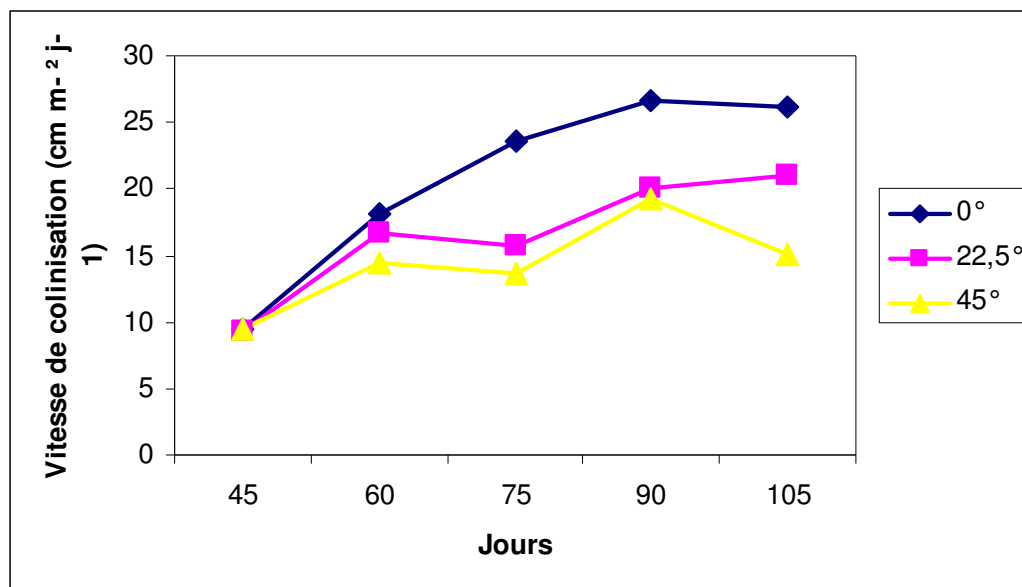


Figure 4-14: Vitesse de colonisation de la surface du Rhizotron pour les racines de robinier

Chez le Robinier, la vitesse de colonisation des arbres témoins remonte au cours de la période d'observation, avec une forte diminution pour la dernière semaine de croissance. Elle atteint ($270.12 \pm 15.41 \text{ cm m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) à la fin de l'expérimentation. Chez les arbres inclinés à 45° , on observe la même chose que les témoins ($312.158 \pm 19.52 \text{ cm m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) et il y a eu une diminution à la fin de l'expérience (Figure 4-15). La vitesse de colonisation chez les arbres inclinés à 22.5° est moins rapide ($120.14 \pm 9.25 \text{ cm m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) et ne varie pas avec la date d'observation.

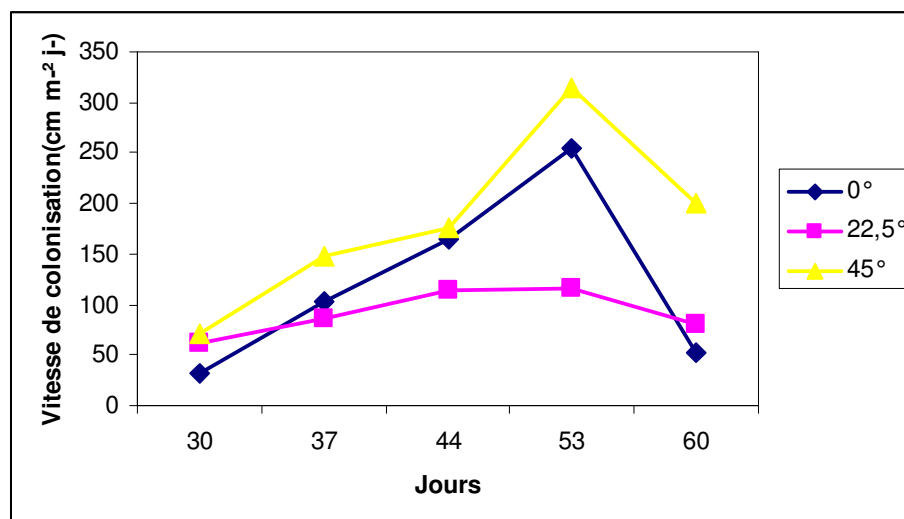


Figure 4-15 : Vitesse de colonisation de la surface du Rhizotron pour les racines de robinier

4.6. Dynamique de croissance en fonction de l'ordre de ramification

Notre dispositif d'étude a permis de distinguer et d'observer six ordres racinaires chez les robiniers et quatre ordres racinaires chez le pin maritime. La longueur totale et la vitesse moyenne de croissance de ces ordres racinaires varient en fonction de l'ordre de racine et pour les deux espèces. Chez les robiniers les racines d'ordre 2, 3 et 4 poussent significativement plus vite ($F_5 = 7.77$, $P=0.001$) et ont une longueur totale plus élevée. ($F_5 = 19.68$, $P=0.001$, Figure 4-16)

Le pin maritime a développé des racines jusqu'à l'ordre 4 pendant la durée d'expérience, ces racines n'ont pas la même vitesse de croissance, les racines d'ordre 2 et 3 ont une croissance significativement plus rapide ($F_3 = 62.5$, $P<0.001$), la longueur totale de ces ordres de racines était également significativement différente ($F_3 = 160.4$, $P<0.001$, Figure 4-17).

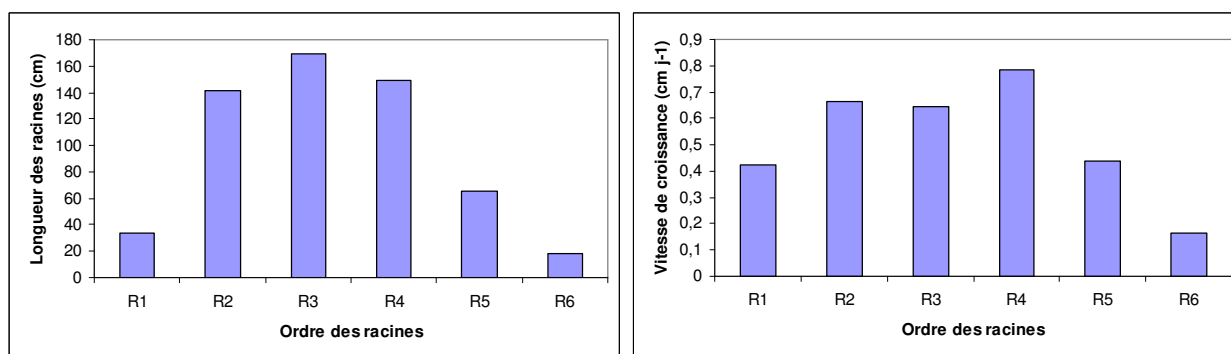


Figure 4-16 : Vitesse de croissance (a) et la longueur totale (b) des racines de robinier pour tous les ordres des racines

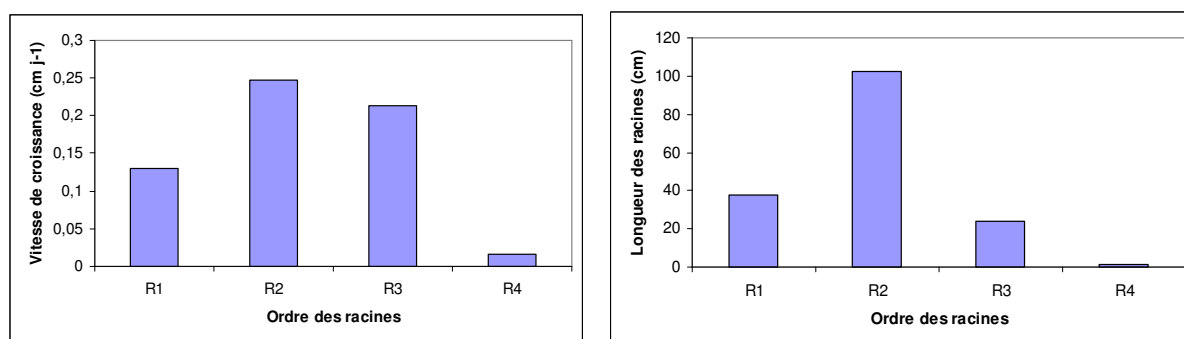


Figure 4-17 : Vitesse de croissance (a) et la longueur totale (b) des racines de pin maritime pour tous les ordres des racines.

4.7. Croissance racinaire en fonction de la pente (niveau d'inclinaison du Rhizotron)

La variation de la croissance racinaire mise en évidence pour chaque espèce apparaît dans les trois types de rhizotrons. Nous n'avons pas d'effet significatif du degré d'inclinaison du Rhizotron sur la longueur totale de tous les types des racines ($F_2 = 1.45$, $P = 0.23$) (Figure 4-18). La même chose est observée quand nous avons étudié l'effet de l'inclinaison du Rhizotron sur la vitesse de croissance, où cette vitesse ne varie pas selon les différents degrés d'inclinaison ($F_2 = 1.43$, $P = 0.22$) (Figure 4-19).

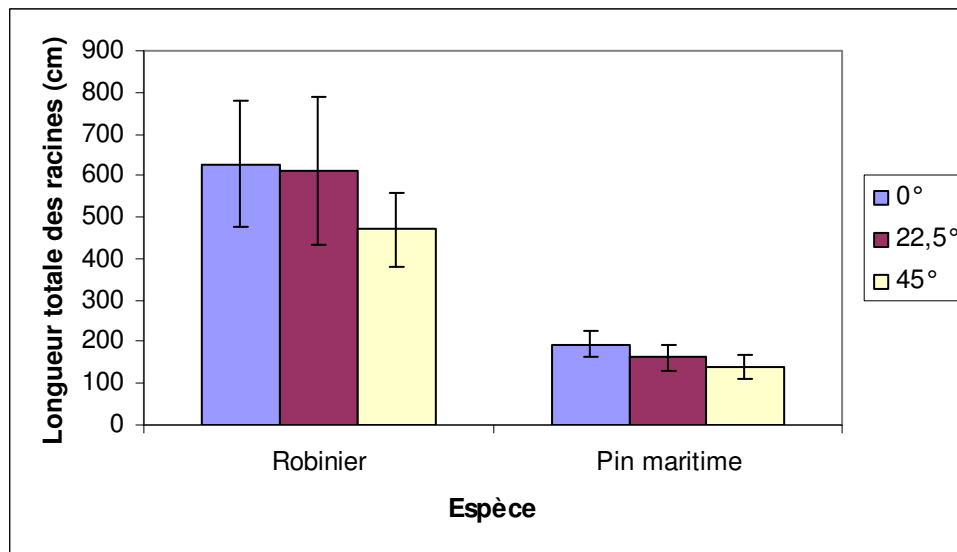


Figure 4-18 : moyen de la longueur totale de toutes les racines en fonction de différentes inclinaisons du Rhizotron chez les deux espèces

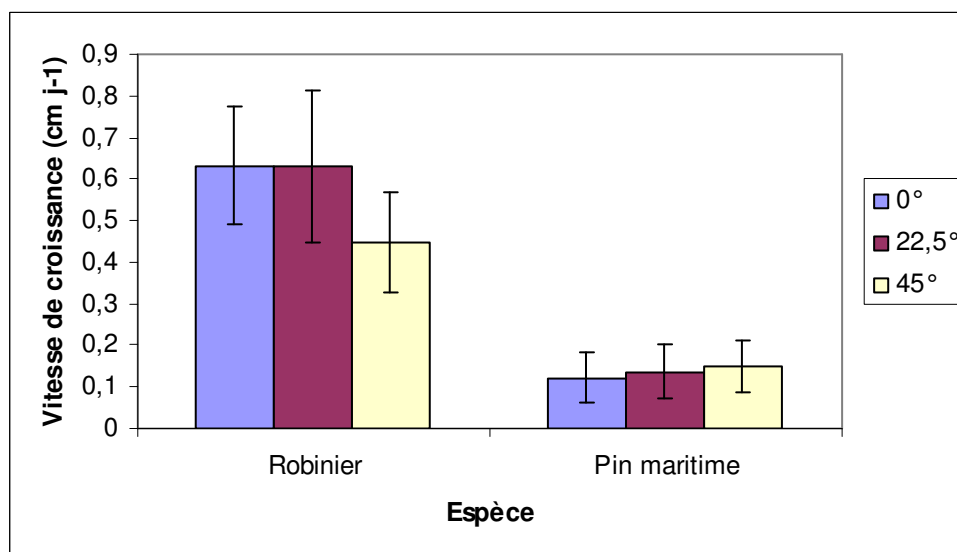


Figure 4-19 : moyenne de la vitesse de croissance de toutes les racines en fonction de différentes inclinaisons du Rhizotron chez les deux espèces

5. Discussion

5.1. Potentiel des deux espèces pour fixer une pente

Cette étude visait à l'origine à estimer la dynamique de croissance des racines depuis les graines de deux espèces étudiées pour fixer le sol sur une pente, ainsi que la caractérisation des autres paramètres (longueur totale de racines, répartition circulaire, densité et vitesse de colonisation) liés à cette dynamique.

Nos résultats ont montré que les robiniers ont une vitesse de croissance des racines plus élevée que les pins maritimes, elle atteint 1.0 cm j^{-1} , par conséquent une densité et une vitesse de colonisation du rhizotron plus élevée, surtout pour les arbres sur pente. La forte vitesse de croissance de racines d'ordre trois et quatre et la longueur totale de ces racines peuvent expliquer cette vitesse de colonisation très élevée chez le robinier, surtout sur la pente. La connaissance du développement du système racinaire, notamment sa vitesse et son amplitude sont très importantes, elle permet de sélectionner efficacement les espèces capables de s'ancrer rapidement sur un substrat instable et de fixer sur place les horizons de sol sensibles à l'érosion. On peut donc supposer que le robinier est plus efficace que le pin maritime pour une plantation dans le but de fixer le sol sur une pente. Comparons nos résultats avec la bibliographie : Jourdan (1995) a obtenu des vitesses de croissance comprises entre 0.10 et 0.63 cm j^{-1} pour un peuplement de palmier à huile âgé de 3 ans en Côte d'Ivoire. Au Vanuatu, Colas, (1997) a défini des types racinaires ayant une vitesse de croissance comprise entre 0.1 et 0.5 cm j^{-1} dans un peuplement de cocotier âgé de 1 ans.

On peut donc suggérer que le robinier est plus efficace que le pin maritime du point de vue de la vitesse de croissance de système racinaire. Cela lui permet de coloniser dès le plus jeune âge et très rapidement un important volume de sol.

5.2. Les plantes inclinées développent beaucoup plus de racines en bas de la pente

Les arbres sur la pente ont montré un développement de racines dans le secteur bas de pente très important, par contre cette distribution ne dépend pas du niveau d'inclinaison. Ce type de distribution de racines dans les différents secteurs a été observé chez les deux espèces, donc c'est une réponse qu'on peut attendre chez plusieurs espèces. On ne peut pas supposer

que ce développement est dû à l'hydrotropisme (Tsutsumi *et al.* 2003) car nous n'avons pas trouvé de différences significatives dans l'humidité du sol entre le haut et le bas de la pente. On ne peut pas non plus expliquer cette distribution à cause du sol qui serait plus compact en bas de la pente, car si c'était le cas, nous aurions très certainement observé un effet négatif sur la croissance des racines (Mosená and Dillenberg 2004). Il est peu probable que l'asymétrie de l'architecture racinaire observée soit due à une réponse aux contraintes mécaniques (Scippa *et al.* 2006), car ces plantes, poussées depuis la graine dans les rhizotrons, n'ont pas subi de stress mécanique tel que le vent ou une rotation du rhizotron (les rhizotrons étaient inclinés avant la germination). Ces résultats nous indiquent donc que l'asymétrie de l'architecture racinaire en pente est peut-être due à des effets autres que des effets de contraintes mécaniques.

Dans une expérience similaire, Colin-Belgrand *et al.* (1989) et Frossard *et al.* (1989) ont utilisé des rhizotrons inclinés à 45° et ils ont trouvé que l'effet du gravitropisme est le facteur le plus important qui guide les racines pour se plaquer contre la paroi inférieure du rhizotron. Nous pouvons donc lier la distribution que nous avons observée au gravitropisme : Il y a sans doute une très forte influence de la gravité.

Les plantes ont la capacité de guider leur croissance racinaire en fonction d'un angle spécifique du vecteur de pesanteur « angle de la gravité » (Gravitropic Set-point Angle, GSA, Firn et Digby, 1997), ce processus appelé gravitropisme, guide la croissance de racines vers le bas (Perrin *et al.* 2005). La capacité des racines des plantes à employer la pesanteur comme guide pour la croissance a été identifiée pour la première fois par Knight en (1806), elle a depuis suscité beaucoup d'attention. Plus récemment, des études sur *Arabidopsis* ont montrées qu'après la rotation à 90° de jeunes plantules, la vitesse de croissance des racines latérales en haut de la tige diminue alors que leur orientation vers le bas augmente significativement. Sur le côté en bas de la tige, la vitesse de croissance augmente significativement et les racines continuent de pousser vers le bas (Mullens *et al.* 2005). Dans notre expérience, nous avons remarqué que les racines latérales en haut de la pente se dirigent vers le bas après leur émergence du pivot, c'est-à-dire que leur direction de croissance n'est pas due à leur positionnement sur le pivot, fortement gravitropique, qui lui descend aussi vers le bas. Par contre, la sensibilité des racines latérales au gravitropisme diminue au cours du temps et le GSA peut donc changer de position avec la croissance des plantes (Mullens *et al.* 2005). Dans notre expérience, après 60 jours, les racines d'ordre 4 et 5 chez les plants inclinés ont

commencé à pousser vers le haut de la pente. Il est possible que ces racines aient besoin d'exploiter l'espace pour assimiler des nutriments ou alors que la sensibilité de la plante au GSA ait diminué depuis le début de l'expérience.

5.3. Quel est le signal du gravitropisme ?

Une partie du processus moléculaires lié gravitropisme des plantes a été récemment découverte par des études détaillées de la structure des racines, (Boonsirichai *et al.* 2002). La voie de transduction de signal du gravité, semble régler la polarité du transport d'auxine dans la columelle et l'activité des molécules du plasmalemme qui affectent la sécrétion de protons dans cette région (Boonsirichai *et al.* 2002). L'auxine est une hormone végétale synthétisée dans l'apex de la tige, qui est ensuite transportée par les vaisseaux jusqu'à l'extrémité de la racine. Là, l'hormone est redistribuée vers les tissus périphériques puis transportée jusqu'à la zone d'élongation. Cette hormone végétale est susceptible d'intervenir sur la croissance et la division cellulaire. En ce qui concerne son intervention dans le gravitropisme, la distribution de l'auxine au sein de la racine est modifiée par la gravi-stimulation (Boonsirichai *et al.* 2002). Cette redistribution débute au niveau de la coiffe pour progressivement concerner toute l'extrémité de la racine, y compris la zone d'élongation. Néanmoins, Mullens *et al.* (2005) ont montré que le transport de l'auxine de la tige vers les racines influe sur la vitesse de croissance des racines latérales, et que les signaux depuis le pivot vers les racines latérales ont peu d'effet sur leur croissance et leur orientation. Ces auteurs suggèrent l'existence d'autres mécanismes qui gouvernent les signaux envoyés depuis le pivot vers les racines latérales.

Les cellules de la columelle (statocytes) sont fortement différenciées. Les statocytes sont des cellules polarisées : si l'on considère une racine dont l'axe est orienté selon la direction de la gravité, le noyau est situé dans la moitié supérieure de la cellule, tandis que le réticulum endoplasmique se trouve au pôle opposé de la cellule. Ces cellules sont dépourvues de vacuole centrale. Elles contiennent par contre des amyloplastes volumineux, dont la densité est plus élevée que celle du cytoplasme. Dans une racine verticale, les amyloplastes sont sédimentés sur le côté opposé au noyau. Si l'on change l'orientation de la racine, les amyloplastes se déplacent pour se déposer sur le côté le plus bas de la cellule, dans sa nouvelle orientation. Par contre la position des autres organites n'est pas modifiée, au moins à court et moyen terme. Les amyloplastes volumineux contenus dans les statocytes pourraient donc par leurs déplacements et leurs changements de position liés à la gravité représenter la

première étape du système de perception de la gravité chez les plantes. En relation avec ces propriétés, ils sont aussi appelés statolithes. Les statocytes, et plus particulièrement les statolithes qu'ils contiennent, jouent donc un rôle important dans la perception du stimulus gravitropique.

Etant donné que l'existence d'un gravitropisme de la racine et de la tige est indispensable à la survie de la plante lors de la germination, et que la gravité est un facteur environnemental constamment présent, il apparaît tout à fait possible que plusieurs voies de perception du stimulus gravitropique aient été sélectionnées au cours de l'évolution, aboutissant ainsi à l'existence de plusieurs systèmes de perception, au sein d'un même organisme.

5.4. Avantages et inconvénients de la méthode

Cette expérience a été très utile pour déterminer la direction et la vitesse de croissance des racines des plants sur pente dès la germination. Ceci constituait un complément aux autres études de cette thèse où l'architecture racinaire des plants a été examinée à un stade plus âgé et de façon statique. Des nouvelles informations ont donc été apportées, qui concernant la direction et la vitesse de croissance des jeunes racines latérales.

La critique majeure faite aux rhizotrons est de façon générale le problème de l'interface racine / vitre et sol / vitre. Selon Harper *et al.* (1991), une racine qui pousse jusqu'à rencontrer un obstacle mécanique s'arrête de pousser ou présente une croissance totalement modifiée. Pour Gisjman *et al.* (1991), le contact sol / vitre est rarement bien établi, laissant ainsi les racines pousser dans un espace vide, ce qui peut modifier leur dynamique de croissance. Pour Joslin et Wolfe (1999), des perturbations dans la reprise de croissance des racines (prolifération excessive par réitération) peuvent survenir dans un Rhizotron.

Une autre inconvénient observé pendant cette expérimentation, est la dimension du rhizotron utilisé, surtout pour le robinier. Le rhizotron utilisé n'a pas permis de suivre la dynamique de croissance racinaire sur une longue durée. Le rhizotron est en effet plein de racines au bout de deux mois d'observation. Thongo M'Boua (2003) fait face à ce genre de problème rafraîchissant les rhizotrons. Le rafraîchissement consiste à enlever la vitre pour couper les axes racinaires en croissance avant de la reposer au même endroit. Mais cette action introduit une perturbation dans le suivi de la dynamique de croissance racinaire en

raison des périodes « creuses » qu'elle introduit au cours de la période d'étude, en plus le faible nombre de racines dans le rhizotron après un rafraîchissement ne donne pas une bonne estimation de la vitesse de croissance.

Nos résultats montrent que les plantes qui poussent en pente sont influencées dès le très jeune âge par la pente, il va y avoir donc une influence sur leur architecture racinaire plus tard dans leur vie, car en général les plantes gardent plus ou moins la même architecture pendant la durée de leur vie (Coutts et Lewis, 1983 ; Khuder *et al.* 2007). Si l'on refaisait ce genre d'expérimentation, on pourrait agrandir la taille du rhizotron, ce qui permettrait de suivre la croissance des racines pendant une durée plus longue.

En conclusion, cette méthode était utile pour regarder la croissance racinaire des jeunes plants/regarder l'occupation d'espace des racines par espèce. Les résultats suggèrent que la gravité est le facteur le plus important qui gouverne l'orientation des racines latérales. Ceci a donc des conséquences pour la croissance des plants plus âgés, en pente. Pour cela nous proposons de réaliser une expérimentation plus longue avec des rhizotrons plus grand où l'on peut suivre la dynamique de croissance racinaire pendant toute la première année de développement. Il faut trouver un moyen qui permette de mesurer la répartition circulaire au moins une fois par mois, pour suivre tous les changements de la direction de croissance avec le temps. On pourrait ainsi mieux appréhender les différents facteurs contrôlant la direction de la croissance racinaire sur une pente.

Conclusions et Perspectives

Conclusion générale

Une amélioration des connaissances sur le développement des systèmes racinaires est nécessaire afin de comprendre l'effet d'un système racinaire sur la stabilité d'un sol en pente. L'objectif de cette thèse était dans un premier temps de réaliser une étude bibliographique sur le rôle du système racinaire dans la fixation du sol sur les pentes. Dans un deuxième temps, d'étudier l'architecture racinaire et le comportement mécanique de deux espèces très différentes d'arbres semés dans des pots plus ou moins inclinés et soumis à des sollicitations mécaniques. Pour réaliser cette étude, trois expérimentations ont été mises en oeuvre.

Nous avons d'abord effectué une expérience sur le robinier (*Robinia pseudoacacia* L.) et le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.), ces deux espèces ont été choisies car elles sont recommandées pour renforcer le sol sur les pentes instables (Tokgös 2005). Les graines ont été semées dans des bassines carrées de dimension (30*30*15) cm et à trois inclinaisons différentes : (0°, 22,5° et 45°). Des analyses de l'effet d'une pente sur la ramification, la distribution de la biomasse, la géométrie des systèmes racinaires et les propriétés mécaniques des racines de jeunes plantes d'arbres ont été effectuées. La pente a pour effet d'augmenter la taille des semis chez l'acacia et en partie chez le pin. Les mêmes résultats ont été obtenus par Scippa *et al.* (2005), On peut donc suggérer que la réponse de deux espèces aux contraintes abiotiques est variable (Telewski 1995), ce qui traduit une variabilité dans la plasticité de ces espèces. Le robinier sur la pente était principalement ancré par un pivot vertical (géotropisme fort même sur la pente) de taille moyenne (Khuder *et al.* 2007), et un grand volume de ZRT dans le secteur perpendiculaire à la pente et en bas de la pente. La croissance racinaire en haut de la pente était plus faible qu'en bas de la pente sous l'effet du géotropisme. Par contre le pin maritime pousse moins vite et il amène un bon ancrage par un long pivot et une résistance de racines en tension significativement plus élevée que chez le robinier. En revanche, les résultats de cette expérimentation n'ont pas pu montrer clairement l'effet du niveau d'inclinaison. La résistance a tendance à augmenter avec la teneur en cellulose de la racine, la structure de la cellulose s'est avérée optimale pour la résistance à la traction (Sjostrom, 1992).

Il était nécessaire de distinguer et de séparer les différents types de chargement mécaniques qui peuvent influencer la croissance des plantes sur des pentes, et déterminer les réponses adaptatives aux différents stress mécaniques (Khuder *et al.* 2006). Dans ce but, une

autre expérience a été effectuée où des plantes de robinier ont poussé dans les mêmes bassines et sur une pente de 45° et soumises ou non à une perturbation mécanique (PM). 23 semaines après, les dimensions de la partie aérienne ont été mesurées, la topologie et les coordonnées spatiales 3D des racines ont été mesurées in situ. Des essais de traction et un dosage de la teneur en cellulose ont été effectués pour déterminer si la réponse au type de sollicitation a eu une influence sur la structure interne des racines. Les résultats de cette expérimentation ont montré que la taille des arbres sur une pente et soumis à la PM, a été largement augmentée, Scippa *et al.* (2006) ont attribué ce résultat aux changements de la croissance radiale ou de la densité du bois. Au niveau du système racinaire, les arbres sur la pente ont montré un développement du système racinaire semblable à celui de l'expérience précédente (un pivot proche de la verticale et des racines traçantes importantes). Ces racines sont plus efficaces que des racines plus profondes pour l'absorption d'éléments nutritifs et d'eau. Par contre l'effet de la PM a amélioré l'allocation de biomasse aux racines et spécifiquement à la souche et au pivot qui était plus court mais plus droit et plus vertical, ce pivot a été renforcée par la PM de façon à améliorer sa résistance en traction et en compression dans toutes les directions. Les racines latérales étaient plus minces, plus longues et plus droites, avec une distribution verticale plus homogène, ces racines plus fines fournissent généralement une meilleure résistance en traction (Genet *et al.* 2005). La PM a influencé la répartition circulaire des racines. Les racines traçantes ont montré un grand renforcement vers le haut, aux dépens des racines vers le bas et perpendiculaires. Pour des raisons géométriques ces racines traçantes en HP peuvent fournir un meilleur ancrage qu'en BP parce qu'elles peuvent s'ancrer dans un plus grand volume de sol, et ce volume a une plus grande surface de contact avec le sol avoisinant. Ces racines sont plus efficaces pour tenir la souche en aidant le pivot, elles agissent certainement en traction et en compression. Les racines intermédiaire et profondes étaient plus développées en BP, pour tenir un plus grand volume de sol.

Une troisième expérience a été réalisée sur le robinier et le pin maritime. L'objectif de ce travail était d'étudier la dynamique de la croissance du système racinaire et en particulier la mise en place de l'architecture racinaire sur une pente depuis la graine. Pour cela, nous avons adapté un dispositif original de rhizotron qui permet de simuler l'effet d'une pente sur le système racinaire dans le très jeune âge. Les graines ont été semées dans les rhizotrons à trois inclinaisons différentes : (0° , $22,5^\circ$ et 45°). Après la germination, le relevé des données s'est fait par recopiage par période de la trace des racines sur un film plastique transparent. A la fin

de l'expérience, la longueur de la tige a été mesurée et les données de l'architecture racinaire ont été analysées en utilisant le logiciel RhizoDigit v1.3 (Jourdan, 2006). Nos résultats ont montré que les robiniers ont une vitesse de croissance des racines plus élevée que les pins maritimes et par conséquent une densité et une vitesse de colonisation du rhizotron plus élevée, surtout pour les arbres poussant sur une pente. Les dimensions globales de la partie aérienne et de la partie racinaire ne semblent pas influencées par la pente pour les deux espèces étudiées. Les plantes sur la pente ont montré un développement racinaire très important dans le secteur bas de pente, par contre cette distribution ne dépend pas du niveau d'inclinaison. Nous n'avons pas lié cette distribution à l'hydrotropisme, car nous n'avons pas trouvé de différences significatives dans l'humidité du sol entre le haut et le bas de la pente, elle n'est pas non plus due à une réponse aux contraintes mécaniques car les plantes ont poussé la graine dans les rhizotrons qui étaient inclinés depuis avant la germination. Nous suggérons donc que la distribution que nous avons observée est liée au gravitropisme.

La gravitropisme guide la croissance des racines vers le bas (Perrin *et al.* 2005). Ce gravitropisme influe sur la croissance des racines dès le très jeune âge et peut avoir des conséquences sur la croissance des racines plus tard. Nous avons remarqué dans cette expérience que les racines latérales en haut de la pente se dirigent vers le bas après leur émergence du pivot certainement sous l'effet d'un fort gravitropisme. Cette sensibilité des racines latérales au gravitropisme diminue au cours du temps (Mullens *et al.* 2005), 45 jours après la germination, les racines d'ordre 4 et 5 chez les plants inclinés ont commencé à pousser vers le haut de la pente soit pour exploiter l'espace et absorber eau et nutriments soit parce que la sensibilité de la plante à la gravité a diminué.

Ces résultats nous indiquent que l'asymétrie de l'architecture racinaire en pente est peut-être due à des effets autres que des effets de contraintes mécaniques. Chez les arbres les plus jeunes (deux mois), les racines latérales sont fortement affectées par l'effet du gravitropisme, cet effet peut diminuer avec le temps et d'autres mécanismes qui contrôlent la direction du développement de racines peuvent se mettre en place. Plus tard, le système racinaire commence à jouer ses deux rôles principaux dans l'ancrage et l'absorption d'éléments nutritifs et d'eau. L'ancrage est fourni par un grand pivot vertical (Khuder *et al.* 2007) et un grand volume de ZRT dans le secteur perpendiculaire à la pente. L'augmentation de la surface racinaire non seulement améliore l'absorption nutritive, mais améliore également

le frottement à l'interface sol-racine et donc la résistance au déracinement (Dupuy *et al.* 2005b).

Par contre, sur une pente et avec des perturbations mécaniques, la différence largement observée est l'adaptation morphologique spécifique, qui améliore la stabilité de l'arbre. Les plantes avec PM avaient en grande partie renforcée leur pivot, ce pivot droit et vertical est plus efficace pour ancrer la tige et améliorer la résistance en traction et en compression dans toutes les directions (Khuder *et al.* 2007). Les racines latérales et sont minces et parallèles à la surface du sol ayant une direction de croissance radiale sont efficace pour ancrer la souche et le pivot, ces racines plus fines fournissent généralement une meilleure résistance en traction (Genet *et al.* 2005), elles sont plus efficaces pour tenir la souche en aidant le pivot, elles agissent en traction et en compression.

Comme nous l'avons montré au début de cette conclusion, l'objectif de cette étude était de comparer l'architecture racinaire de deux espèces, un conifère et un feuillu, et d'étudier l'efficacité de leur architecture racinaire et leur comportement mécanique pour améliorer la stabilisation du sol sur les pentes. Nos résultats ont montré que les robiniers poussent depuis la graine d'une façon beaucoup plus rapide que le pin maritime et qu'en conséquence le robinier a une densité racinaire et une vitesse de colonisation du sol plus élevée. La réponse de deux espèces à la pente est variable ce qui traduit une variabilité dans la plasticité de ces espèces, le robinier développe un système racinaire plus traçant qui facilite l'exploitation du milieu, l'absorption d'éléments nutritifs et d'eau et la prise d'azote par la nodulation de rhizobium, ces racines travaillent avec le pivot vertical pour amener un meilleur ancrage de la plante. Par contre le pin maritime pousse moins vite que le robinier, mais il se dote d'un bon ancrage par un pivot qui fixe le sol en profondeur au stade adulte (Khuder *et al.* 2007, Danjon *et al.* 1999a & 2005). Les racines de pin maritime ont, en moyenne, une résistance en traction significativement plus élevée que chez le robinier. Ces connaissances du développement du système racinaire, notamment la vitesse de croissance et les propriétés morphologiques et mécaniques, permettent de sélectionner efficacement les espèces capables de s'ancrer rapidement sur un substrat instable et de fixer sur place les horizons de sols sensibles à l'érosion. On peut donc supposer que le robinier est plus efficace que le pin maritime pour une plantation dans le but d'une fixation rapide du sol sur une pente et surtout après un incendie où le sol est très fragile et sensible à l'érosion.

Perspectives

Dans cette étude, nous avons utilisé deux méthodes différentes pour examiner l'architecture racinaire des plantes, ces expériences dans les serres sont différentes de celles dans des conditions normales dans le champ car le sol disponible dans les bassines est limité. Dans un premier temps, nous proposons dans ce domaine de faire une expérimentation similaire sur des pentes dans les conditions au champ, et de tester en même temps plusieurs espèces proposées comme des espèces utiles pour la stabilisation du sol sur les pentes. En parallèle de cette proposition, des mesures sur l'architecture racinaires et les propriétés mécaniques de racines peuvent être réalisées dans des peuplements forestiers sur des pentes de différents âges qui ont des problèmes de stabilité de sol.

La méthode du rhizotron était utile pour étudier la dynamique de croissance racinaire des jeunes arbres depuis la graine ; nos résultats suggèrent que c'est la gravité qui est le facteur le plus important qui gouverne l'orientation des racines latérales immédiatement après la germination. Ceci a donc des conséquences pour la croissance des plants plus âgées sur sol en pente. Nos résultats montrent aussi que les plantes qui poussent sur un sol en pente sont influencées dès le très jeune âge par la pente, il va donc y avoir une influence sur leur architecture racinaire plus tard dans leur vie, car en général les arbres gardent plus ou moins la même architecture pendant toute la durée de leur vie (Coutts et Lewis, 1983 ; Khuder *et al.* 2007). Il vaut donc peut-être mieux mettre en place un boisement sur pente à partir de semis qu'à partir de plantation. A condition que le semis se développe très vite, ce qui est le cas du robinier. En plus, il nous semble que l'effet de la pente sur l'amélioration de la croissance ne commence peut-être pas dans les premières semaines suivant la germination. Dans nos deux expérimentations dans les bassines, nous n'avons pas constaté de différences manifestes dans la taille des plantes que 5 ou 6 semaines après la germination. Pour cela, et dans un deuxième temps, nous proposons de faire une expérience sur une durée plus longue avec des rhizotrons plus grands où on peut suivre la dynamique de croissance racinaire pendant la première année de développement. Il faut trouver un moyen qui permettra de mesurer la répartition circulaire au moins une fois par mois, pour suivre tous les changements de la direction de croissance avec le temps. De cette façon on pourra connaître les différents effets qui contrôlent la

direction de la croissance racinaire sur une pente. Ces données peuvent ensuite être utilisées dans les modèles de croissance (Jourdan 1995), d'architecture (Pagès *et al.* 2000) et d'ancrage racinaire (Dupuy *et al.* 2005) pour mieux comprendre l'interaction des effets temporels sur la dynamique de distribution spatiale des systèmes racinaires.

Les résultats des expériences concernant l'interaction entre les contraintes statiques (pente) et dynamiques (perturbation mécanique) sont particulièrement intéressants, car ils ont montré que les jeunes arbres répondent d'une manière très importante aux stress dynamiques. Ces résultats confirment le travail de Berthier et Stokes (2006) sur le redressement des tiges de jeunes pins maritimes inclinés. Des expériences futures sur la réponse des jeunes arbres aux différentes doses de contraintes mécaniques, ainsi que leur réponse au cours de temps apporterait beaucoup plus d'informations dans ce domaine, où les données sont manquantes. Dans d'autres expériences, nous pourrions appliquer des stress mécaniques pour une période de temps donné, ensuite, l'arrêter, et ensuite le recommencer, pour voir si la plante perd, arrête, ou adapte sa structure à ces stress.

Nous avons observé des différences morphologiques qui correspondent à une réponse des arbres à des chargements dynamiques et statiques ; cependant, nous ne savons finalement pas comment une plante perçoit les différents types de chargement. Pour cela, il aurait fallu mettre en place une expérimentation avec un témoin dont la tige est attachée, en plus du témoin utilisé dans nos expérimentations. Des études physiologiques, anatomiques et moléculaires devraient aussi être envisagées en complément de ces études morphologiques dans le but de comprendre les mécanismes qui peuvent entraîner ces différences dans la croissance des racines.

Références

Références

1. Abe K., Iwamoto M., 1986: Preliminary experiment on shear in soil layers with a large direct shear apparatus. *Journal Japan Forestry Society*, 68, 61-65.
2. Abe K., Ziemer R.R., 1991: Effect of tree roots on shallow-seated landslides. USDA Forest Service, Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-130.
3. Archer R.R., 1986 : Growth stresses and strains in trees. *Springer Series in Wood Science*, ed. E. Timell : Springer Verlag, 1986.
4. Atger C., Edelin C., 1995: A case of sympodial branching based on endogenous determinism in root system: *Platanus hybrida* Brot. *Acta. Bot. Gallica* 142:23-30.
5. Atger C., 1992 : Essai sur l'architecture des arbres. Thèse de doctorat, Université de Montpellier II, 287 p.
6. Bailly-Marion F., 1993 : Influence comparée de fertilisants organiques sur la croissance de la végétation : application aux semis hydrauliques en altitude et à l'élevage des jeunes plants en pépinière, Thèse de doctorat, Université de Grenoble, 220 p.
7. Balneaves J. M., De La Mare P. J., 1989 : Root patterns of *Pinus radiata* on five ripping treatments in a Canterbury forest New Zealand. *J. For. Sci.*, 19(1): 29-40.
8. Barret F.D., Richard-Molard C., Chelle M., Maury O., Ney D., 2006 : Ara-rhizotron: An effective culture system to study simultaneously root and shoot development of *Arabidopsis*. *Plant and Soil* 280:253-266.
9. Berthier, S., Stokes A., 2006 : Righting response of artificially inclined maritime pine (*Pinus pinaster*) saplings to wind loading. *Tree Physiology*, 26(1): 73-79.
10. Bischetti GB, Chiaradia EA, Simonato T, Speziali B, Vitali B, Vullo P, Zocco A (2005) Root strength and root area ratio of forest species in Lombardy (Northern Italy). *Plant and Soil* 278: 11-22.
11. Böhm W (1979) *Methods of studying root systems*. Springer, Berlin Heidelberg New York. 188p.
12. Böhm W., Kopke U., 1977: Comparative root investigation with two profile wall methods. *Z. Acker-Pflanzenbau*, 1977, 144, 297-303.
13. Boonsirichai K., Sedbrook J., Chen R., Gilroy S., Masson Ph., 2003 : ARG1 is a peripheral membrane protein that modulates gravity-induced cytoplasmic alkalinisation and lateral auxin transport in plant statocytes. *Plant Cell* 15: 2612–2625.
14. Bouchon, J. 1987. Etat de la recherche relative aux dégâts forestiers dus aux tempêtes. *Revue Forestière Française* 39 - 4: 301-312.
15. Braam B., De Roos R., Bluysen H., Kemmeren P., Holstege F., Joles J. A., Koomans H. : 2005, Nitric Oxide–Dependent and Nitric Oxide–Independent Transcriptional Responses to High Shear Stress in Endothelial Cells, *Hypertension*. 2005; 45:672.
16. Bragg P.L., Govi G., and Cannell R.Q., 1983 : A comparison of methods, including angled and vertical minirhizotrons, for studying root growth and distribution in a spring oat crop. *Plant Soil* 73, 435–440.
17. Brown D.A. and Upchurch D.R., 1987 : Minirhizotrons: A summary of methods and instruments in current use. In *Minirhizotron Observation Tubes: Methods and Applications for Measuring Rhizosphere Dynamics*. Ed. H Taylor. pp 15–30. ASA Spec. Publ. 50. ASA, Madison, WI.
18. Burroughs E.R. and Thomas, B.R., 1977 : Declining root strength in Douglas-fir after felling as a factor in slope stability. USDA Forest Service Research Paper INT-190, 1-27.
19. Butnor J.R., Doolittle J. A., Kress L., Cohen S., Johnsen K. H., 2001 : Use of ground-penetrating radar to study tree roots in the southeastern United States. *Tree Physiol.* 21:1269-1278.

20. Caldwell M.M., Fernandez O.A., 1975 : Dynamics of great basin shrub root systems. Environmental physiology of deserts organisms. N.F. Hadley Ed, Stroudsburg, Penn (USA) : Dowden, Hutchinson and Ross Inc, 38-51.
21. Caldwell M.M., Fernandez O.A., 1975 : Dynamics of great basin shrub root systems. In: Environmental physiology of deserts organisms. N.F. Hadley Ed, Stroudsburg, Penn (USA):Dowden, Hutchinson and Ross Inc, 38-51.
22. Cammeraat E. and Lesschen J.P., 2006 : A multi-scale hydrological response unit model for semi-arid environments. EGU General Assembly, Vienna, 2-7 April 2006 (Oral Presentation).
23. Canadell J. and Rodà F., 1991 : Root biomass of *Quercus ilex* in a montane Mediterranean forest. Canadian Journal of Forest Research. 21: 1771-1778.
24. Canadell J., Jackson R.B., Ehleringer J.R., Mooney H.A., Sala O.E., Schulze E.D., 1996 : Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* 108: 583–595.
25. Cheng W., Coleman D., Cand Box J.E., 1991 : Measuring root turnover using the minirhizotron technique. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 34, 261–267.
26. Chiatante D., Sarnataro M., Fusco S., Di Iorio A. and Scippa G.S., 2003 : Modification of root morphological parameters and root architecture in seedlings of *Fraxinus ornus* L. and *Spartium junceum* L. growing on slopes. *Plant Biosystems* 137(1): 47-56.
27. Chiatante D., Scippa G.S., Di Iorio A. and Sarnataro M., 2001 : The stability of trees growing on slope depends upon a particular conformational structure imposed by mechanical stress in their root system. Proceedings of the International Conference: Forest Research: a challenge for an integrated European approach. Radoglou K, eds. pp: 477-482.
28. Chiatante D., Scippa G.S., Di Iorio A. and Sarnataro M., 2002 : The influence of steep slopes on root system development. *Journal of Plant Growth Regulation* 21: 247-260.
29. Colas H., 1997 : Association de cultures cocotier-cacaoyer. Modélisation de leur système racinaire. Etudes préliminaires sur l'interaction racinaire et la consommation en eau des deux plantes. Thèse, université Montpellier II, 260 p.
30. Colin-Belgrand M., Pages L., Dreyer E., Joannes H., 1989 : Analysis and simulation of the architecture of growing root system : application to a comparative study of several tree seedlings, *Ann. Sci. For.*, 46, Suppl., pp 288-293.
31. Coppin N.J. and Richards I.G., 1990 : Use of Vegetation in Civil Engineering Construction Industry Research and Information Association, London. 292 p.
32. Cordero R.A., 1999 : Ecophysiology of *Cecropia schreberiana* saplings in two wind regimes in an elfin cloud forest: growth, gas exchange, architecture and stem biomechanics. *Tree Physiology* 19: 153–163.
33. Coutts M. P., 1983. Root architecture and tree stability. *Plant Soil*, 71:171-188.
34. Coutts M.P. and Nicoll B.C., 1991 : Orientation of the lateral roots of trees. Upward growth of surface roots and deflection near the soil surface. *New Phytologist* 119: 227-234.
35. Coutts M.P., 1987 : Developmental process in tree root systems. *Canadian Journal of Forest Research*. 17: 761-767.
36. Coutts M.P., Nielsen C.C.N. and Nicoll B.C., 1999 : The development of symmetry, rigidity and anchorage in the structural root system of conifers. *Plant and Soil* 217: 1-15.
37. Coutts M.P., Walker C. and Burnand A.C., 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.
38. Coutts, M. P., 1986 : Components of tree stability in Sitka spruce on peaty gley soil. *Forestry* 59: 173-197.
39. Cucchi, V., Meredieu, C., Stokes, A., Berthier, S., Bert, D., Najar, M., Denis, A. and Lastennet, R., 2004 : Root anchorage of inner and edge trees in stands of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) growing in different soil podzolic conditions. *Trees*, 18, 460-444.

40. Danjon F, Barker D, Drexhage M., Stokes A. 2007. Using 3D root architecture in models of shallow slope stability. *Annals of Botany*, In press
41. Danjon F, Berthier S, Gouskou K (2004) Root system topological and fractal branching analysis in *Pinus pinaster*. In: France C, Godin C (eds) Proceedings of the 4th international workshop on functional- structural plant models, Montpellier, pp 75-78.
42. Danjon F., Drénou C., Dupuy L., Lebourgeois F., 2007: Racines, sol et mécanique de l'ancrage de l'arbre [Soil, roots and anchorage mechanics of the tree] - In Forêt, vent risques. Gip Ecofor / QUAE Editeur. In press.
43. Danjon F., Fourcaud T., Bert D., 2005 : Root architecture and wind-firmness of mature *Pinus pinaster*. *New Phytologist* 168: 387-400.
44. Danjon F., Pagès L., Descorps M.C., 2006 : Root diameter as predictor of borne root volume. Estimating the missing root characteristics in *Pinus pinaster* (Ait) root systems. Proc. COST E38 meeting, Sede Boquer, 4-8 february 2006.
45. Danjon, F., Sinoquet, H., Godin, C., Colin, F. and Drexhage, M., 1999 : Characterisation of structural tree root architecture using 3D digitising and AMAPmod software. *Plant and Soil* 211: 241-258.
46. De Reffye Ph., Blaise F., Guedon Y., 1993 : Modélisation et simulation de l'architecture et de la croissance des plantes. *Revue du Palais de la Découverte*, Vo1.21, N°209, pp.22-48.
47. Delmer D. P., Amor Y., 1995 : Cellulose biosynthesis. *The Plant cell*, vol. 7, pp. 987-1000.
48. Di Iorio, A., Lasserre, B., Scippa, G.S., and D. Chiatante, (2005): Root system architecture of *Quercus pubescens* trees growing on different sloping conditions. *Ann. Bot – Lond.* 95: 351-361.
49. Drénou C., 2003 : Typologie et variations de l'enracinement des arbres adultes. *Forêt-Entreprise* n°153:27-33.
50. Drénou C., Brémand F., Charnet F., Fourcaud T., Stokes A., 2004 : Etude de l'ancrage racinaire des peupliers. *Convention Ecofor 2002-06*. 127 p.
51. Drexhage M., Gruber F., 1998 : Architecture of the skeletal root system of 40-year-old *Picea abies* on strongly acidified soils in the Harz mountains (Germany). *Canadian Journal of Forestry Research* 28: 13-22.
52. Dupuy L., Fourcaud T., Lac P., Stokes A. 2003 : Modelling the influence of morphological and mechanical properties on the anchorage of root systems. International Conference 'Wind Effects On Trees' September 16-18, 2003, University of Karlsruhe, Germany pp. 315 – 322.
53. Dupuy L., Fourcaud T., Lac P., Stokes A. 2007, A generic 3D finite element model of tree anchorage integrating soil mechanics and real root system architecture. *American Journal of Botany*, sous presse.
54. Dupuy L., Fourcaud T., Stokes A., 2005a : A numerical investigation into factors affecting the anchorage of roots in tension. *European Journal of Soil Science* 56: 319-327.
55. Dupuy L., Fourcaud T., Stokes A., 2005c : A numerical investigation into the influence of soil type and root architecture on tree anchorage. *Plant and Soil* 278: 119-134.
56. Dupuy L., Fourcaud T., Stokes A., Danjon F., 2005b : A density-based approach for the modelling of root architecture: application to Maritime Pine (*Pinus pinaster* Ait.) root systems. *Journal of Theoretical Biology* 236: 323-334.
57. Edelin C., Atger C., 1994 : Stem and root tree architecture: questions for plant biomechanics. *Biomimetics* 2:253-266.
58. Eis S., 1974 : Root system morphology of western hemlock, western red cedar, and douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research* 4:28-38.
59. Ennos, A. R., 1994 : The biomechanics of root anchorage. *Biomimetics* 2:129-137.
60. Escostab, Rapport 2001 : Prévion et traitement des mouvements de terrain superficiels et autres dégradations du paysage

61. Firm R.D., Digby J. 1997 : Solving the puzzle of gravitropism: has a lost piece been found?. *Planta* 203: S159–S163.
62. Fitter A.H. 1994. Architecture and biomass allocation as components of the plastic response of root system to soil heterogeneity. Academic Press, New York, NY. pp 305-323.
63. Fourcaud T., Dupuy L., Sellier D., Ancelin P., Lac P., 2003. Application of plant architectural models to biomechanics. In PMA03 Plant growth modeling and applications. Eds. B. G. Hu & M. Jaeger, Tsinghua University Press - Springer, Beijing (P. R. China). pp 384-400.
64. Fraas G, 1872 : Wurzelleben der Kulturpflanzen und die Ertragssteigerung. In: BÖHM 1979.
65. Frossard J.S., Charron A., Lacoïnte A., 1989 : Growth relationships between root and shoot in walnut seedlings (*Juglans regia* L.), *Ann. Sci. For.*, 46, Suppl., pp 297s-304s.
66. Gardiner B.A., Peltola H., Kellomäki S., 2000 : Comparison of two methods for predicting the critical wind speed required to damage coniferous trees. *Ecological Modelling*, 129, pp 1-23.
67. Gardiner, B.A. and Quine, C.P., 2000 : Management of forests to reduce the risk of abiotic damage - a review with particular reference to the effects of strong winds. *For. Ecol. Mgmt* 135: 261-277.
68. Gartner B.L., 1994 : Root biomechanics and whole-plant allocation patterns: responses of tomato plants to stem flexure. *Journal of Experimental Botany* 280: 1647-1654.
69. Genet M., Stokes A., Fourcaud T., Li M., Luo T., 2006 : Effect of altitude on root mechanical and chemical properties of *Abies georgei* in Tibet. In: Proceedings “5th Plant Biomechanics Conference,” (Ed. L. Salmen), Sweden, 28 August – 1 September, 2006. PP 305-308.
70. Genet M., Stokes A., Salin F., Mickovski S.B., Fourcaud T., Dumail J., van Beek R., 2005 : The influence of cellulose content on tensile strength in tree roots. *Plant and Soil* 278:1-9.
71. Gisjsman A.J., Floris J., Van Noordwijk M., Brouwer G., 1991 : An inflatable minirhizotron system for root observations with improved soil / tube contact. *Plant and Soil* 134, 261-269.
72. Glinkski D.S., Karnok K.J. and Carrow R.N. 1993 : Comparison of reporting methods for root growth data from transparent-interface measurements. *Crop Sci.* 33, 310–314.
73. Godin C., Guédon Y., Costes E. and Caraglio Y., 1997 : Measuring and analysing plants with the AMAPmod software. *Plants to ecosystems. CISRO, Australia. Vol I.* pp: 63-94.
74. Gray D.H. and Megahan W.F., 1981 : Forest Vegetation Removal and Slope Stability in the Idaho Batholith, United States Department of Agriculture Forest Service, Intermountain Forest and Range Experimental Station Research Paper, INT-271: 1-23.
75. Gray D.H. and Sotir R.B., 1996 : Biotechnical and Soil Bioengineering Slope Stabilization: A Practical Guide for Erosion Control. John Wiley & Sons, INC.
76. Gray DH (1974) Reinforcement and stabilization of soil by vegetation. *Journal of Geotechnical Engineering Division* 100: 695-699.
77. Greenway D.R., 1987 : Vegetation and Slope Stability, In: Slope Stability (M.G. Anderson and K.S. Richards eds.) Wiley, Chichester, pp. 187-230.
78. Grieu Ph., Aussenac G., 1988 : Croissance et développement du système racinaire de semis de trois espèces de conifères : *Pseudotsuga menziesii*, *Pseudotsuga macrocarpa* et *Cedrus atlantica*, *Ann. Sci. For.*, 45 (2), pp 117-124.
79. Guitard D., 1978 : Mécanique du matériau bois et composite. Cepadues-éditions, France.
80. Guzetti F., 2000 : Landslide Fatalities and the evaluation of landslide risk in Italy. *Engineering Geology* 58, 89-107.
81. Halle F., and Olderman, R.A.A., 1970 : Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson, Paris.
82. Harper J.L., Jones M., Sackville-Hamilton N.R., 1991 : The evolution of roots and the problems of analysing their behaviour. In : Plant root growth. An ecological perspective. Special publication number 10 of the british ecological society. D. Atkinson Ed., Oxford, 3-22.

83. Hathaway R.L. and Penny, D., 1975 : Root strength in some *Populus* and *Salix* clones. *New Zealand Journal of Botany*, 13, 333-344.
84. Heeraman D.A. and Juma N.G., 1993 : comparison of minirhizotron, core and monolith methods for quantifying barley (*Hordeum vulgare* L.) and fababean (*Vicia faba* L.) root distribution. *Plant Soil* 148, 25-41.
85. Henderson R., Ford E.D., Renshaw E., 1983 : Morphology of the structural root system of sitka spruce 2. Computer simulation of rooting pattern. *Forestry* 56:137-153.
86. Huck M.G. et Taylor H.M., 1982. The rhizotron as a tool for root research. *Advances in Agronomy* 35, 1-35.
87. Izumi Y., Kono Y., Yamauchi A., Ijima M., 1996 : Timecourse changes in two different topological indices with seminal root system development of rice *Oryza sativa* L. var. Nerica 1. *Journal of Experimental Botany*. Vol 65, 303-308
88. Jaffe M.J., 1973 : Thigmomorphogenesis: the response of plant growth and development to mechanical stimulation. *Planta* 114: 143 – 157.
89. Joslin J., Wolfe M., 1999 : Disturbances during minirhizotron installation can affect root observation data. *Soil Sci Soc Am J* 63, 218-221.
90. Jourdan C., 1995 : Modélisation de l'architecture et du développement du système racinaire dupalmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq). Thèse de doctorat, Université de Montpellier II, 243p.
91. Jourdan C., 2005 ; Manuel d'utilisation du logiciel RhizoDigit V1.3. 12P.
92. Jourdan, C., Rey H., Guedon Y., 1995 : Architectural analysis and modelling of the branching process of the young oil-palm root system. *Plant Soil* 177:63-72.
93. Khuder H., Danjon F., Stokes A., Fourcaud F., 2006 : Growth response and root architecture of black locust seedlings growing on slopes and subjected to mechanical perturbation. In: Salmèn L (ed) *Proceedings of the 5th Plant Biomechanics Conference*, STFI-Packforst AB, Stockholm, 6 p.
94. Khuder H., Stokes A., Danjon F., Gouskou K., Lagane F., 2007 : Is it possible to manipulate root anchorage in young trees? *Plant Soil*, DOI 10.1007/s11104-007-9232-6.
95. Knight M., Campbell A.K., Smith S.M., Trewavas A.J., 1991 : Transgenic plant aequorin reports the effects of touch, cold-shock and elicitors on cytoplasmic calcium. *Nature* 352: 524-526.
96. Kostler J.N., Bruckner E., and Bibelriether H., 1968. *Die Wurzeln der Waldbaume*, Hamburg, Berlin, Germany: Verlag Paul Parey. In: BÖHM, 1979.
97. Lambrot C., Porté A., 2000 : Amélioration du protocole d'extraction de la cellulose et de l'holocellulose du bois : verification de l'absence d'un effet contaminant sur les valeurs de composition isotopique du carbone dans les cernes du bois. *Cah.Techn.I.N.R.A*, 45: p. 19-26.
98. Lindström A., Rune G., 1999 : Root deformation in containerised Scots pine plantations – effects on stability and stem straightness. *Plant and Soil* 217:29-37.
99. Lyford W. H., 1980: Development of the root system of northern red oak (*Quercus rubra* L.). *Harvard Forest Paper* 21:1-29.
100. Lynch J., 1995 : Root architecture and plant productivity. *Plant Physiology* 109: 7-13.
101. Majdi H, Smucker A., Persson H., 1992 : A comparison between minirhizotron and monolith sampling methods for measuring root growth of maize (*Zea mays* L.). *Plant Soil* 147, 127-134.
102. Marler T.E., Discekici H.M., 1997 : Root development of 'Red Lady' papaya plants grown on a hillside. *Plant and Soil* 195: 37-42.
103. M'Boua T., 2003 : Caractérisation de la dynamique de croissance racinaire dans une chronoséquence d'*Eucalyptus* au Congo. *Memoire DEA*.

104. McMichael B.L., Taylor H.M., 1987 : Applications and limitations of rhizotrons and minirhizotrons. In *Minirhizotron Observation Tubes: Methods and Applications for Measuring Rhizosphere Dynamics*. Ed. H Taylor. pp 1–13. ASA Spec. Publ. 50. ASA, CSSA and SSSA, Madison, WI.
105. McMinn R.G. 1963. Characteristics of Douglas-fir root systems. *Canadian Journal of Botany* 41:105-122.
106. Mickovski S.A., Ennos R., 2003 : Anchorage and asymmetry in the root system of *Pinus peuce*. *Silva Fennica* 37: 161 – 173.
107. Mickovski S.B., van Beek, L.P.H. and F. Salin, (2005): Uprooting resistance of vetiver grass (*Vetiveria zizanioides*). *Plant Soil* 278: 33-41.
108. Moore J. R., 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.
109. Morgana M., Dillenburg R., 2004 : Early growth of Brazilian pine (*Araucaria angustifolia* [Bertol.] Kuntze) in response to soil compaction and drought. *Plant and Soil* 258: 293–306, 2004.
110. Mullen J.L., Wolverton C., Hangarter R.P., 2005 : Apical control, gravitropic signaling, and the growth of lateral roots in *Arabidopsis*, *Advances in Space Research* 36 (2005) 1211–1217.
111. Nicoll B.C., Berthier S., Achim A., Gouskou K., Danjon F., Van Beek L.Ph., 2006 : The architecture of *Picea sitchensis* structural root systems on horizontal and sloping terrain. *Trees* 20: 701-712.
112. Nicoll B.C., Ray D., 1996 : Adaptive growth of tree root systems in response to wind action and site conditions. *Tree Physiology*, 16, 891-898.
113. Nicoll C., Berthier S., Achim A., Gouskou K., Danjon F. and van Beek L. P. H., 2006: The architecture of *Picea sitchensis* structural root systems on horizontal and sloping terrain, *Trees*, Vol.20: 701-712.
114. Nilaweera NS, Nutalaya P. 1999. Role of tree roots in slope stabilisation. *Bulletin of Engineering Geology and the Environment* 57: 337-342.
115. Norris J.E., 2005 : Root reinforcement by Hawthorn and Oak roots on a highway cut-slope in Southern England. *Plant and Soil* 278 : 43-53.
116. O’Loughlin C.L. and Watson A., 1979 : Root-wood strength deterioration in *Radiata Pine* after clearfalling. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 9, 284-93.
117. Operstein V, Frydman S (2000) The influence of vegetation on soil strength. *Ground improvement* 4: 81- 89.
118. Oppelt A.L., Kurth W., Dzierzon H., Jentschke G., Godbold. D.L., 2000 : Structure and fractal dimensions of root systems of four co-occurring fruit tree species from Botswana *Ann. For. Sci.* 57:463-475.
119. Pagès L., Asseng S., Pellerin S., Diggle A., 2000 : Modelling root system growth and architecture. In *Root Methods: A Handbook*. A. L. Smith eds, Springer, Berlin pp 113-146.
120. Pagès L (2002) Modelling root system architecture. In: Waisel Y, Eshel A, Kafkafi U (eds) *Plant roots: the 946 hidden half*. Marcel Dekker, New York Basel, pp 359-382.
121. Pan W.L., Bolton R.P., Lundquist E.J., Hiller L.H., 1998 : Portable rhizotron and color scanner system for monitoring root development. *Plant Soil*. 200 :107–112.
122. Perrin R.M., Young L., Murthy N., Harrison B.R., Wang Y., Will J.L. and Masson P.H., 2005 : Gravity Signal Transduction in Primary Roots *Annals of Botany* 96: 737–743, 2005
123. Quine C.P., Burnand A.C., Coutts M.P. and Reynard B.R., 1991 : Effect of mounds and stumps on the root architecture of *Sitka spruce* on a peaty gley restocking site. *Forestry* 64: 385-401
124. Remphrey W.R., Neal B.R. and Steeves T.A., 1983 : The morphology and growth of *Arctostaphylos uva-ursi* bearberry: an architectural model simulating colonizing growth. *Canadian Journal of Botany*, 61: 2451-2458.

125. Reubens B.Ph.D., Poesen J., Danjon F., Geudens G., Muys B., 2007 : The role of fine and coarse roots in shallow slope stability and soil erosion control with a focus on root system architecture. *Trees - Structure and Function*, In press.
126. Riedacker A., 1974 : Un nouvel outil pour l'étude des racines et de la rhizosphère : le minirhizotron. *Ann. Sci. For* 31, 129-134.
127. Samson B.K. and Sinclair T.R., 1994 : Soil core and minirhizotron comparison for the determination of root length density. *Plant Soil* 161, 225-232.
128. Schiechl H.M. and Stern R., 1996. *Ground bioengineering techniques for slope protection and erosion control*. Blackwell Science Ltd, London. 404p.
129. Schiechl H.M., 1980 : *Bioengineering for land reclamation and conservation*. Edmonton Alberta, University of Alberta Press, Edmonton. Alberta 404 pp.
130. Schmidt K.M., Roering J.J., Stock J.D., Dietrich W.E., Montgomery D.R. and Schaub T., 2001 : The variability of root cohesion as an influence on shallow landslide susceptibility in the Oregon Coast range. *Canadian Geotechnical Journal*, 38, 995-1024.
131. Scippa G.S., Di Michele M., Di Iorio A., Costa A., Lasserre B. and Chiatante D., 2006 : The response of *Spartium junceum* roots to slope: anchorage and gene factors. *Ann. Bot – Lond.* 97: 857 – 866.
132. Scippa G.S., Michele M.D., Di Iorio A., Costa A., Lasserre B. and Chiatante D., 2005: The Response of *Spartium junceum* Roots to Slope: Anchorage and Gene Factors, *Annale of botany*, Vol.97 PP. 857-866.
133. Sinoquet H., Rivet P., Godin C., 1997 : Assessment of the three-dimensional architecture of walnut trees using digitising. *Silva Fennica* 31, 265-273.
134. Sjoström, E. (1993). *Wood chemistry: Fundamentals and applications*. Academic Press, Inc., San Diego, USA, 2nd edition.
135. Smith V.C. and Ennos A.R., 2003 : The effects of air flow and stem flexure on the mechanical and hydraulic properties of the stems of sunflowers *Helianthus annuus* L. *J. Exp. Bot.* 54: 845-849.
136. Stokes A. and Guitard D.G., 1997 : Tree root response to mechanical stress. In: Altman A, Waisel Y, eds. *The Biology of Root Formation and Development*. New York, NY: Plenum Publishing, pp 227-236.
137. Stokes A., 1999 : Strain distribution during anchorage failure in root systems of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) at different ages and tree growth response to wind-induced root movement. *Plant and Soil* 217: 17-27.
138. Stokes A., 2002 : The biomechanics of tree root anchorage. "Plant Roots In: The Hidden Half (Eds Y. Waisel, A. Eshel; U. Kafkaki) ". Plenum Publishing, NY. pp 175-186.
139. Stokes A., Drexhage M. and Guitard D.G., 2000 : A method for predicting the site of failure in trees under mechanical loading. In: "The Structural Roots of Trees and Woody Plants: Form, Function and Physiology." (Ed. A. Stokes), *Developments in Plant and Soil Sciences*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp 279-285.
140. Stokes A., Fitter A.H., Coutts M.P., 1995 : Responses of young trees to wind and shading - effects on root architecture. *Journal of Experimental Botany* 46: 1139-1146.
141. Stokes A., Mickovski S.B. and Thomas B.R., 2004 : Eco-engineering for the long-term protection of unstable slopes in Europe: developing management strategies for use in legislation. IX International Society of Landslides conference, 2004, Rio de Janeiro, Brazil. In: Lacerda, W., Ehrlich, W. Fontoura, M. and Sayao, S.A.B. (eds) *Landslides: evaluation and stabilisation*. AA Balkema Publishers, Vol 2, pp 1685-1690.
142. Stokes A., Nicoll B.C., Coutts M.P. and Fitter A.H., 1997 : 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.

143. Tamasi E., Stokes A., Lasserre B., Danjon F., Berthier S., Fourcaud T., Chiatante D., 2005 : Influence of wind loading on root system development and architecture in oak (*Quercus robur* L.) seedlings. *Trees Struct. Funct.* 19:374-384.
144. Taylor H.M. and Klepper B., 1974 : Water relations of cotton. Root growth and water use as related to top growth and soil water content. *Agron. J.* 66, 584–588.
145. Taylor H.M., Huck M.G., Klepper B. and Lund Z.F., 1970 : Measurement of soil-grown roots in a rhizotron. *Agron. J.* 62, 807–809.
146. Telewski F.W., 1995 : Wind-induced physiological and developmental responses in trees. In: *Wind and Trees*, M. P. Coutts, and J. Grace, (eds.). Cambridge University Press, U.K. p. 237–263.
147. Telwski, F. W.; Jaffe, M. J. 1981 Thigmomorphogenesis: changes in the morphology and chemical composition induced by mechanical perturbation in 6-month-old *Pinus taeda* seedlings. Volume 11 380-387.
148. Timell T.E., 1986 : *Compression wood in gymnosperms*. Springer-Verlag, Berlin.
149. Tsutsumi D., Kosugi K., Mizuyama T., 2002 : Effect of hydrotropism on root system development in soybean (*Glycine max*): growth experiments and a model simulation. *Journal of Plant Growth Regulation* 21 (4): 441-458.
150. Tsutsumi D., Kosugi K., Mizuyama T., 2003 : Root-system development and water-extraction model considering hydrotropism. *Soil Science Society of America Journal* 67 (2): 387-401.
151. Tsutsumi D., Kosugi K., Mizuyama T., 2004 : Three-dimensional modeling of hydrotropism effects on plant root architecture along a hillslope. *Vadose Zone Journal* 3 (3): 1017-1030.
152. Turmanina V.I. 1965 : On the strength of tree roots. *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists Biological Section*, 70, 5, 36-45.
153. UNECE 2003 : *Work session on statistical data confidentiality (Luxembourg, 7-9 April 2003)*
154. Van Beek L.Ph., Wint J., Cammeraat L.H., Edwards J.P., 2005 : Observation and simulation of root reinforcement on abandoned Mediterranean slopes. *Plant and Soil* 278: 55-74.
155. Waldron L.J., 1977 : The shear resistance of root permeated homogenous and stratified soil. *Journal of Soil Science Society America*, 41, 843-849.
156. Watson A., O'Loughlin C., 1990 : Structural root morphology and biomass of three age-classes of *Pinus radiata*. *New Zealand Journal of Forest Science* 20:97-110.
157. Weaver L.C., Jordan G.L., 1985, Effects of selected seed treatment on germination rates of five range plants, *J. Range Manage.*, 38(5), pp 415-418.
158. Weber K., Matheck C., 2005 : Die Doppelnatur der Wurzelplatte (The double nature of the root plate). *Allg. Forst U. Jagdz.* 176:77-85.
159. Wu, T.H., 1976 : Investigation of landslides on Prince of Wales Island. *Geotechnical Engineering Report 5*, Civil Engineering Department, Ohio State University, Columbus, Ohio, USA, 94pp.
160. Wu, T.H., 1984 : Effect of vegetation on slope stability. In *Soil reinforcement and moisture effects on slope stability*. Transportation Research Board, Washington, D. C. pp 37-46.

Annexe 1

Growth response and root architecture of Black locust seedlings growing on slopes and subjected to mechanical perturbation

Article présentée au

« 5th Plant Biomechanics Conference – Stockholm, August 28 – September 1 2006 »

Growth response and root architecture of Black locust seedlings growing on slopes and subjected to mechanical perturbation

Hayfa Khuder¹, Frédéric Donjon², Alexia Stokes^{1,3,4}, Thierry Fourcaud^{1,3,4}

¹Laboratoire de Rhéologie du Bois de Bordeaux, Cestas, France; ²INRA-Ephyse, Cestas, France; ³LIAMA-CASIA Beijing, China; ⁴CIRAD-AMAP Montpellier, France

Abstract

Research into slope stability and the role of vegetation in fixing and reinforcing soil has increased enormously in recent years. Although studies on tree growth and their adaptation to mechanical stresses when growing on slopes exist, little information is available with regard to how trees react to both a static mechanical stress e.g. growing on a slope and an imposed dynamic perturbation such as wind loading, a situation which occurs frequently in mountainous regions. Therefore, an experiment was carried out whereby Black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) was grown from seed in pots tilted at 0° and 45° and was also subjected to mechanical perturbation.

Once the seeds had germinated, a bamboo rod was regularly brushed over the tops of half the seedlings. After 23 weeks, shoots were removed and biomass measured. Root systems were excavated *in situ* and root size and 3D architecture measured by hand. Overall biomass was significantly increased in all plants tilted at 45° and/or subjected to mechanical perturbation (MP), and root collar size was greatest in MP-treated plants. Plants on slopes had shorter taproots with the highest %volume allocated to the stump. The %volume allocated to the zone of rapid taper (ZRT) was significantly greater in the MP treatment only. Root morphology in different sectors around the plant differed in tilted seedlings only. Without MP, more roots and %volume grew perpendicular to the slope and with MP, %volume of ZRT upslope and deep roots downslope was greater. Therefore, differences in plant response to dynamic and static loading do occur in young Black locust trees; however, it is not clear what the underlying mechanisms are or how plants perceive different types of loading.

Introduction

The use of vegetation to reinforce soil on unstable slopes is now becoming a standard engineering practice in many countries around the world [1] and studies concerning the choice of species and their management are a priority in this area. Although the mechanisms by which plant roots fix soil are relatively well understood [2,3,4], how these mechanisms can be manipulated, and the physiological processes involved are still uncertain.

To determine species suitability for reinforcing soil on a given slope, it is necessary to examine root growth and anchorage. Experiments whereby woody plants or young trees have been grown on slopes of different angles have shown that lateral root growth along the up- and down-slope directions increased [5] and anchorage strength was improved [6]. Similar results have also been found in adult trees growing on hillslopes [7] and it has generally been assumed that a highly asymmetric growth within the root system is an adaptive response to static mechanical stresses caused by growing on a slope. However, when a plant has grown from seed on a slope, and no other environmental conditions

e.g. light, water or nutrition are limiting, and when no other mechanical stress e.g. wind loading, exists, the only imposed stress on the root system will be the weight of the soil or the shoot and branches [6]. Nevertheless, such conditions rarely exist in a natural environment, especially on mountain slopes where wind loading and superficial soil movement are frequent. Therefore, in previous studies whereby asymmetric root growth on slopes has been assumed to be due to static mechanical loading, other factors may contribute to or even cause the changes observed. Hence, it is necessary to distinguish and separate the different types of mechanical loading which may influence plant growth on slopes, and determine which stress results in which adaptive response.

The way in which plants respond to repetitive, dynamic mechanical loading, or mechanical perturbation, has been well-documented over the last few decades [8,9,10]. Woody stems are often shorter and thicker, but more flexible, allowing plants to bend without breaking. In root systems, topology is altered [11] and changes in root shape occur [12], leading to increased anchorage and better resistance to uprooting. Plant root response to static loading is less clear, but stem and crown weight plays an important role in determining the distribution of stem internal stresses [13]. Few studies have been carried out whereby plants have been subjected to static and dynamic loading and the growth response analysed [14], and as far as the authors know, the effect of mechanical perturbation on plants growing on slopes has never been studied.

An experiment was carried out where seedlings of Black locust were grown in pots at 0° and 45° and were subjected to mechanical perturbation. After 23 weeks, shoot biomass was measured and 3D root topology and diameter measured *in situ*. Results are discussed with regard to the adaptive growth observed, and the physiological processes involved.

Materials and methods

Seeds of Black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) were sown in 40 plastic containers (30*30*15 cm) in a glasshouse. Pots were tilted at 0° (controls), or 45° (slope) in a fully randomised design. Air temperature was 22°C during the day and 12°C at night with 18 h of continuous light (06.00 – 24.00), and relative humidity was constant at 80%. Plants were watered daily using a fine spray to avoid damaging the soil surface. Three weeks after seedling germination, one plant from each container was chosen to continue the study and the remaining seedlings were cut with scissors at the stem base and discarded. The mechanical perturbation (MP) treatment then began. Half the plants were randomly assigned to the MP treatment and the remainders were used as controls. With a bamboo rod, seedlings were gently flexed 30° from the vertical, in different directions, for 5 min a day and for 5 days a week, for 23 weeks. Plants were then harvested and biomass determined. Soil humidity was measured from different positions within the pot, to test if in tilted pots, any water logging occurred.

Measurement of root architecture

An aluminium frame was built to fit over the pots *Fig 1* so that the X, Y and Z spatial coordinates of each root could be determined. Root diameter was measured using vernier callipers. Spatial coordinates, root diameter and topology of the origin of all root axes and the end of all root segments was recorded simultaneously in a .mtg format file [15]. Roots with a basal diameter less than 7 mm were not measured in this way, but the number and mean length of these "fine roots" on each root segment was noted. The taproot (order 1) is the largest root which continues vertically from the stump.

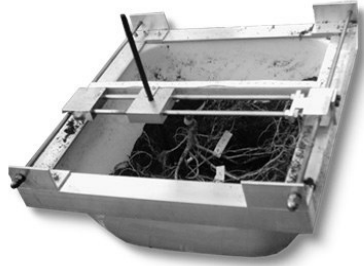


Fig. 1 The frame used for the manual measurements of root architecture. A square frame with one ruler is attached, on which a second ruler gliding on axes is fitted. On this second ruler the operator can move a cursor which moves a third vertical ruler.

Data analysis

The topological and geometrical information from the root architecture data file was analysed according to Danjon et al. [16, 17], with the following adaptations to cope with the small tree size, growth on a slope and the specificities of the measurement method:

(1) The fine roots were included in the root length and root number analysis.

(2) The mean segment length was large compared to the root system size. Therefore each root segment was divided into 10 mm long virtual segments for spatial distribution analysis.

(3) According to Danjon et al. [17], the root segments were classified into several compartments. The limits between shallow, intermediate depth and deep roots were set respectively to -35 and -70 mm. The root systems had a very low volume of sinkers and oblique roots, so these compartments were respectively pooled to the taproot and intermediate depth root compartments.

(3) The stump and taproot of seedlings grown on slopes was 25% more inclined. Therefore, the lower stump limit was computed by using a standard stump length of 45 mm for all trees, instead of a standard stump depth. In the compartment and circular distribution computations, radial distance and azimuth of a segment was not computed relative to the collar position, but relative to the end of the taproot segment which bears the corresponding root arborescence. This relative radial distance was used to define the limit between the zone of rapid taper (ZRT) and horizontal surface root beyond ZRT, using the 10 mm long virtual segments.

(4) Most of the roots were straight, but those which had reached a wall or the bottom of the pot generally followed the wall. To remove this artefact, such roots were virtually extended in the direction the root was growing before it attained the pot, keeping the same segment length (see Danjon et al. 1999a).

A three way analysis of variance was used to test the slope and MP effect; with the block effect also included (each factor has two levels):

$$Y_{ijkl} = \mu + \text{block}_i + \text{tilt}_j + \text{MP}_k + \text{tilt}_j * \text{MP}_k + e_{ijkl}$$

To test the circular heterogeneity, three discontinuous slope oriented sectors were defined, upslope (us), downslope (ds) and perpendicular (pp). An analysis of variance was performed to test the differences between sectors within each treatment.

Results and discussion

Surprisingly, overall biomass was doubled in the slope and MP treatments compared to the controls, and in the slope + MP block, biomass was 63% greater *Table 1*. Root collar diameter was also significantly higher in the slope + MP block compared to slope and MP treatments, which were greater than the control treatment. These results were not due to differences in soil moisture content, as no significant differences within pots were found. Nevertheless, some soil compaction downslope of the plant could be seen, which could be due to watering.

With regard to root architecture, specific root surface (SRS) was significantly lower in the slope and slope + MP treatment compared to the controls and MP plants *Table 1*. Mean root tip diameter was larger in roots from MP plants, whereas taproot length/root collar diameter was significantly lower in seedlings from the slope treatment only *Table 1*. The mean distance between laterals along the taproot was significantly greater in controls, whereas in slope and MP plants, taproot angle was

greater with regard to the vertical axis *Table 1*. The %volume allocated to the ZRT was significantly higher in the MP treatment only and %volume allocated to the stump was greatest in plants on slopes *Table 1*.

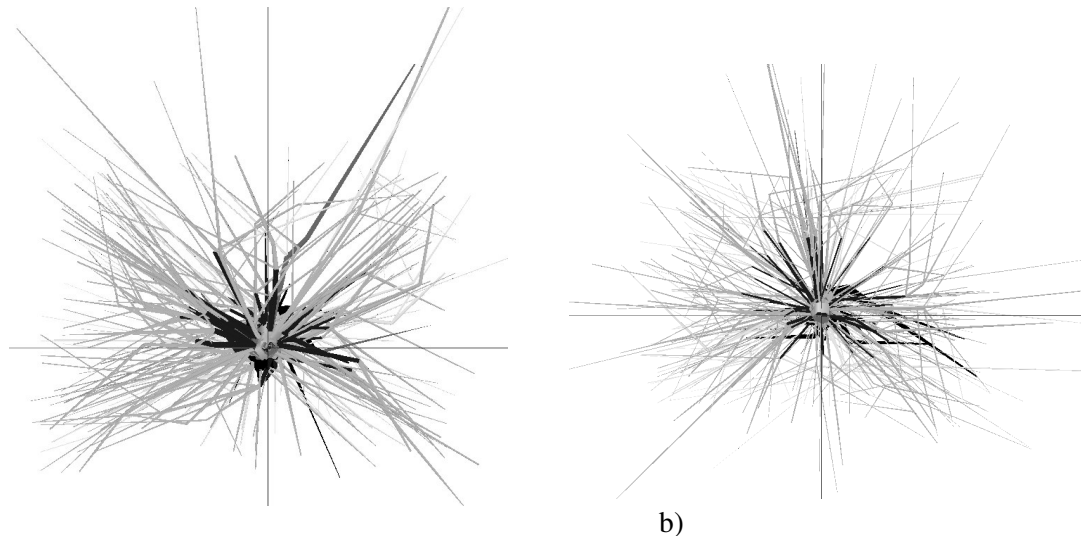
Table 1: Shoot and root characteristics which differed between slope and MP treatments. Data are means ± standard deviation. Where letters in superscript differ, data are significantly different.

| Variable | Control | Slope (45°) | MP (0°) | Slope + MP | F _{3,30} | P |
|--|-----------------------------|--------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-------------------|--------|
| root + shoot dry weight (g) | 17.6 ± 4.9 ^a | 34.3 ± 3.4 ^b | 36.0 ± 7.2 ^b | 46.9 ± 3.0 ^c | 49.1 | <0.001 |
| collar diameter (DO) (cm) | 1.01 ± 0.1 ^a | 1.4 ± 0.2 ^b | 1.4 ± 0.2 ^b | 1.7 ± 0.1 ^c | 29.3 | <0.001 |
| Specific root surface (cm ² /g) | 30.6 ± 13.4 ^a | 16.1 ± 5.2 ^b | 30.4 ± 7.4 ^a | 18.5 ± 6.1 ^b | 7.2 | <0.001 |
| mean root tip diameter (mm) | 0.6 ± 0.2 ^{a,c} | 0.5 ± 0.1 ^{b,c} | 0.7 ± 0.1 ^a | 0.6 ± 0.1 ^c | 5.2 | 0.005 |
| Taproot length/DO | 16.5 ± 5.2 ^a | 9.9 ± 5.2 ^b | 14.1 ± 3.8 ^a | 13.3 ± 2.7 ^a | 3.1 | 0.040 |
| Mean inter-lateral length of taproot (cm) | 0.8 ± 0.3 ^a | 0.5 ± 0.2 ^b | 0.6 ± 0.1 ^{a,b} | 0.5 ± 0.1 ^b | 2.2 | 0.112 |
| Taproot angle (°) | -70.9 ± 18.0 ^{a,c} | -83.6 ± 2.1 ^a | -53.4 ± 11.0 ^{b,d} | -59.3 ± 14.0 ^{c,d} | 9.6 | <0.001 |
| Stump (% volume) | 34.0 ± 9.7 ^{a,c} | 46.7 ± 6.2 ^b | 27.3 ± 4.6 ^a | 37.7 ± 8.1 ^c | 10.3 | <0.001 |
| ZRT (% volume) | 18.9 ± 14.4 ^a | 14.8 ± 4.7 ^a | 33.6 ± 6.9 ^b | 19.4 ± 6.6 ^a | 8.1 | <0.001 |

Table 2 - Circular distribution of total root volume, number and length, and root volume in three circular sectors. P values are from anova tests, using the hypothesis that at least one of the three sectors is significantly different. % amount of root given per sector ("us" = upslope, "ds" = downslope, "pp" = half the discontinuous sector perpendicular to slope). Data not shown for control seedlings, or seedlings grown with MP at 0°, as no significant differences were found. Tukey test = sectors with the same letter in superscript are not significantly different.

| Variable | P | % by sector | | | P | % by sector | | |
|-----------------------------|-------------|------------------|------------------|-----------------|------------|------------------|------------------|-----------------|
| | slope (45°) | us | ds | pp | MP + slope | us | ds | pp |
| Total root volume | 0.007 | 20 ^a | 14 ^a | 33 ^b | 0.098 | 30 ^a | 22 ^a | 24 ^a |
| Total root number | 0.003 | 17 ^a | 18 ^a | 33 ^b | 0.220 | 21 ^a | 24 ^a | 28 ^a |
| Total root length | 0.019 | 17 ^a | 16 ^a | 33 ^b | 0.380 | 22 ^a | 27 ^a | 25 ^a |
| Root volume in compartments | | | | | | | | |
| ZRT | 0.028 | 19 ^{ab} | 14 ^b | 34 ^a | 0.015 | 37 ^a | 15 ^b | 24 ^b |
| Beyond ZRT | 0.026 | 21 ^{ab} | 11 ^b | 34 ^a | 0.360 | 29 ^a | 21 ^a | 25 ^a |
| intermediate depth | 0.210 | 12 ^a | 24 ^a | 32 ^a | 0.500 | 20 ^a | 31 ^a | 25 ^a |
| deep root | <0.001 | 0 ^a | 7.8 ^b | 46 ^c | 0.049 | 4.9 ^a | 23 ^{ab} | 36 ^b |

No differences in root architecture were found between sectors in any seedlings in pots which were not tilted *Table 2*. Seedlings grown on slopes allocated 2/3 of total root volume, root number and length to the perpendicular slope sectors. The same trend was observed in the four compartments analysed (ZRT, beyond ZRT, intermediate and deep roots), and in particular in deep roots *Fig. 2*. When seedlings on slopes were subjected to MP, no circular heterogeneity was observed, except in the ZRT and deep roots. Significantly more volume was allocated to the ZRT upslope and the deeper roots downslope.



a) b)
Fig. 2: 3D image reconstruction with AMAPmod: all root systems from (a) treatment slope at 45° and (b) treatment slope at 45° +MP have been overplotted in one image. Viewed from above, the images have been rotated 30° so as to be approximately perpendicular to the taproot. Upslope is towards the top of the images. Size is arbitrary. The colours correspond to the different compartments examined.

Conclusions

Digitizing of the root systems yielded a high number of parameters providing a comprehensive overview of the influence of slope, MP and their interaction, on root architecture. The most surprising result was that when growing on slopes and/or with MP, biomass was increased by 50% or more. Scippa et al [6] also found that biomass was increased in roots and shoots of *Spartium junceum* L. tilted at 45° and attributed this result to changes in radial growth or wood density. Rather than stimulating growth, it is often held that mechanical loading negatively influences plant size [see review by 9], although Smith and Ennos [18] showed that sunflowers (*Helianthus annuus* L.) subjected to wind loading and MP do not react in the same way, and that the former results in increased stem elongation. Recent studies have also demonstrated that wind loading stimulates photo- and gravitropism in young trees [19, 20], possibly by enhancing cross-talk between different mechanotransductive pathways. MP was used rather than wind loading in this experiment on Black locust seedlings, but few data exist on the adaptive response of young broadleaf trees to any type of mechanical loading [20], therefore results obtained may be specific to this species or to broadleaves only.

With regard to architecture of the whole root system, the %volume allocated to the ZRT was the only parameter to be significantly increased in MP (0° slope) plants only. In plants growing on slopes (no MP), taproots were significantly more vertical in growth with more %volume allocated to the stump, probably at the expense of taproot length which was significantly shorter. When plants were growing on slopes of 45° and subjected to MP, root collar diameter was almost double that of the controls. The more detailed analysis of root system architecture, in sectors and compartments, showed that plants growing on slopes (no MP) had surprisingly more %volume allocated to perpendicular roots, whereas plants on slopes + MP had greater %volume in the ZRT upslope and more deep roots downslope only. Plants tilted at 0° with MP showed no differences in architecture between sectors or compartments, probably because MP was not unilateral.

It can be assumed that the changes observed in root architecture in seedlings subjected to MP and growing on slopes will enhance plant anchorage [11]. It is not known why plants tilted at 45° (no MP) should produce more roots and allocate more %volume to roots perpendicular to the slope direction, and further investigations should be carried out on the physiology of this response. In conclusion, it can be seen that some differences do occur in tree response to dynamic and static loading; however, it is not clear what the underlying mechanism is or how a plant perceives different types of loading.

Acknowledgements

Thanks are due to M. Chassagne and E. Bertocchi (INRA) for help with the experimental set-up. Funding was provided by a bursary from the Syrian government (HK) and the EU project Eco-slopes.

References

1. Gray, D.H. and R.B. Sotir, (1996): *Biotechnical and Soil Bioengineering Slope Stabilization: A Practical Guide for Erosion Control*. Wiley-Interscience: pp. 378
2. Dupuy, L., T. Fourcaud and A. Stokes, (2005): *A numerical investigation into the influence of soil type and root architecture on tree anchorage*. *Plant Soil* 278: 119-134.
3. Genet, M., A. Stokes, F. Salin, S.B. Mickovski, T. Fourcaud, J. Dumail, and L.P.H. van Beek, (2005): *The influence of cellulose content on tensile strength in tree roots*. *Plant Soil* 278: 1-9.
4. Mickovski, S.B., van Beek, L.P.H. and F. Salin, (2005): *Uprooting resistance of vetiver grass (*Vetiveria zizanioides*)*. *Plant Soil* 278: 33-41
5. Coutts, M.P. and B.C. Nicoll, (1991): *Orientation of the lateral roots of trees I: Upward growth of lateral roots and deflection near the soil surface*. *New Phytol.* 119: 227 – 234.
6. Scippa, G.S., Di Michele, M., Di Iorio, A., Costa, A, Lasserre, B. and Chiatante, D. (2006): *The response of *Spartium junceum* roots to slope: anchorage and gene factors*. *Ann. Bot – Lond.* In press.
7. Di Iorio, A., Lasserre, B., Scippa, G.S., and D. Chiatante, (2005): *Root system architecture of *Quercus pubescens* trees growing on different sloping conditions*. *Ann. Bot – Lond.* 95: 351-361
8. Jaffe, M.J., (1973): *Thigmomorphogenesis: the response of plant growth and development to mechanical stimulation*. *Planta* 114: 143 – 157.
9. Telewski, F.W., (1995): *Wind-induced physiological and developmental responses in trees*. In: *Wind and Trees*, M. P. Coutts, and J. Grace, (eds.). Cambridge University Press, U.K. p. 237–263.
10. Braam, J., (2005): *In touch: plant responses to mechanical stimuli*. *New Phytol.* 165: 373-389.
11. Stokes, A., A.H., Fitter and M.P. Coutts, (1995): *Responses of young trees to wind: effects on root architecture and anchorage strength*. *J. Exp. Bot.* 46: 1139-1146.
12. Nicoll, B.C. and D. Ray, (1996): *Adaptive growth of tree root systems in response to wind action and site conditions*. *Tree Physiol.* 16: 891-898
13. Fourcaud, T., F. Blaise, P. Lac, P. Castera and P. deReffye, (2003): *Numerical modelling of shape regulation and growth stresses in trees II. Implementation in the AMAPpara software and simulation of tree growth*. *Trees – Struct. Funct.* 17: 31-39
14. Berthier, S. and A. Stokes, (2006): *Righting response of artificially inclined Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) saplings to wind loading*. *Tree Physiol.* 26: 73-79.
15. Godin, C.E. Costes and Y. Caraglio, (1997): *Exploring plant topological structure with the AMAPmod software: an outline*. *Silva Fenn.* 31:355-366.
16. Danjon, F., H. Sinoquet, C. Godin, F. Colin and M. Drexhage, (1999): *Characterisation of structural tree root architecture using 3D digitising and AMAPmod software*. *Plant Soil* 211: 241-258.
17. Danjon, F., T. Fourcaud, and D. Bert, (2005): *Root architecture and wind-firmness of mature *Pinus pinaster**. *New Phytol.* 168: 387-400
18. Smith, V.C. and A.R. Ennos, (2003): *The effects of air flow and stem flexure on the mechanical and hydraulic properties of the stems of sunflowers *Helianthus annuus* L.* *J. Exp. Bot.* 54: 845–849.
19. Berthier, S. and A. Stokes, (2005): *Phototropic response induced by wind loading in Maritime pine seedlings (*Pinus pinaster* Ait.)*. *J. Exp. Bot.* 56: 851–856.
20. Tamasi, E., A. Stokes, B. Lasserre, F. Danjon, S. Berthier, T. Fourcaud, and D. Chiatante, (2005): *Influence of wind stress on root system development and architecture in oak seedlings (*Quercus robur* L.)*. *Trees – Struct. Funct.* 19: 374-384.

Annexe 2

*Poster présenté au
“International Conference on eco-engineering:
The use vegetation to improve slope stability”
Grèce 2004*

« Le poster à été choisi pour le premier prix de la conférence »



Root architecture of Maritime pine (*Pinus pinaster*) and Black locust (*Robinia pseudoacacia*) seedlings growing on slopes of different angles



Hayfa KHUDER¹, Alexis STOKES¹, Frédéric DANJON², Slobodan MICKOVSKI³

¹ Laboratoire de Recherche du Bois de Bordeaux, mixed unit: CNRS-INRA Université Bordeaux I, Domaine de l'Herminette, 19 route d'Arcachon 33512 Cestas Cedex - France.
² INRA Recherches Forestières, 69 route d'Arcachon 33512 Cestas Cedex - France.
³ Civil Engineering Division, School of Engineering and Physics, Unit of Dunes, DD1 4HR, Dundee, UK

Introduction

Research on the effect of tree roots on slope stability has expanded significantly in the last 30 years. In part this is due to the appreciation of the adverse effects of deforestation on slope stability in mountainous regions, which is now causing concern in many parts of the world. In the last two decades, work on root reinforcement of slopes has been reported from such countries as the United States, Brazil, Canada, New Zealand, Sweden and Taiwan as well as Europe (Greenway 1987). The effect of tree roots on the stability of a slope can be considered in terms of their strength and distribution within the soil. These two factors control the main stabilising mechanisms such as soil reinforcement and root anchorage. The aim of this study is to determine how young tree roots develop on shallow slopes in order to better understand tree establishment, root anchorage and the soil holding capability of roots on slopes (Nawaera et al. 1999).

Summary

The importance of root architecture and root tensile strength of plants used to fix slopes is now undisputed. Although information on root architecture of woody plants growing on slopes exists for several species, it is still not clear whether root growth and morphology follows a particular pattern depending on slope angle.

We grew one conifer species (*Pinus pinaster* Ait) and one broadleaf species (*Robinia pseudoacacia*) on slopes at angles of 0°, 22° and 45°. Seedlings were grown in large inclined pots in a greenhouse for one growing season. Measurements of root growth, architecture and tensile strength are currently underway in order to determine if the growth response of conifers and broadleaved species is inherently different in the same conditions.

Effect of slope angle on growth root architecture and the mechanical properties of Maritime pine (*Pinus pinaster*) and Black locust (*Robinia pseudoacacia*) seedlings.

Plant materials

Three treatments for each species were carried out and compared using six repetitions in an entirely randomized design. The three treatments consisted of a flat ground control FG (0°), a mild slope MS (22.5°), and a steep slope SS (45°) (Figure 1). Square pots (30 x 30 x 15 cm) were installed in the greenhouse. One pot in each treatment was used to monitor the soil temperature and moisture. Five seeds were planted in each pot; the choice of a healthy young plant to keep for the experiment was made two weeks after germination. The remaining plants were cut at the stem base with scissors and removed.

Measurements

The trees were grown for 14 weeks. They were then destructively sampled. Shoot height, root collar diameter and shoot dry weight were measured on all trees. Soil was excavated carefully down to each root and spatial co-ordinates were measured with a frame (azimuth, depth from fixed point and horizontal distance) and diameters were measured for each lateral root (Figure 2). After the measurements, roots were stocked in the fridge (-20°) for consequent tensile testing. The amount of cellulose present in these roots will also be measured in order to determine if cellulose content is related to tensile strength.



Figure 2: Device to measure x, y, z coordinates of root segments.

Comparison of the development and growth of young seedlings of Maritime pine (*Pinus pinaster*) and Black locust (*Robinia pseudoacacia*) on slopes of different angles using rhizotrons

Definition of the rhizotron

The rhizotron consists of transparent plates, through which root growth can be observed. Soil is packed between the plates, which are very close together, so that roots grow next to the glass. Root growth is then observed at regular intervals.



Figure 5: Root growth next to the glass, observed at regular interval.

Rhizotron dimensions

The dimensions of the Rhizotron used in this experiment were: 40 cm in height, 30 cm in width and 3 cm thick. However, instead of positioning the rhizotrons vertically, so that downwards root growth could be observed (Figure 5), the rhizotrons were placed horizontally (Figure 6), so that lateral root growth could be examined. To our knowledge, this is the first time that such an experiment has been carried out.

Experimental treatment

For each species three treatments were compared using six repetitions. The rhizotrons were installed in the greenhouse with three different slopes: 0°, 22.5° and 45°. There were thus six rhizotrons per treatment with 3-4 seeds per rhizotron. Control environment: watering was carried out twice a week on the upper surface of the soil. A drainage system was installed to avoid water logging. Ambient temperature was 23° - 28° during the day and 15° at night. Plants were illuminated 18 hours per day.

Data collection

Root systems were traced once a week onto transparent sheets attached to the lower perspex face. Different colours were used for each new growth increment (Figure 7).



Figure 6: The rhizotrons used with three different slope angles: 0°, 22.5° and 45°.

Data analysis

Root images were analyzed using software called winRHIZO. This software is a manual root measurement program that allows analysis of root system images. Before analysis, the root system tracings from the rhizotrons were digitized with a desktop optical scanner. The roots found by winRHIZO are identified by coloured lines in the image and the colours used are coded according to their diameter. This software can determine: root length, surface area, volume, average diameter and number of tips. (Pouleur et al. 1995). Analysis is currently underway and results should provide useful information about lateral root growth on slopes.

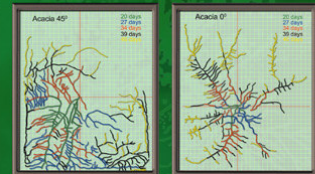


Figure 7: Copying the trace of the root onto a transparent plastic film by using different colours per period.

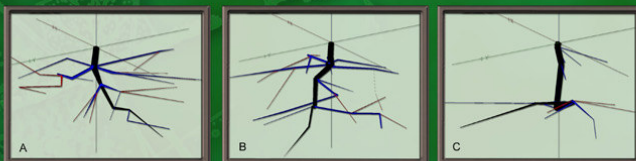


Figure 3: Image of Black locust root system reconstructed from digitizing using the AMAPmod software: A) steep slope (45°), B) mild slope, C) flat ground control (0°).

Results

The measurements and analytical methods presented in this poster provide a new way to study easily the 3-dimensional development of potted plant root systems as a function of various spatially heterogeneous factors. Larger trees can be measured by 3D digitizing (Danjon et al. 1999) and analysed in the same way. The control trees showed less root growth than the trees grown on slopes. We expected to find heterogeneity of circular distribution of root parameters due to the slope angle. However, the control trees showed a similar heterogeneity to the trees grown on slopes, which may be due to other factors. Figure (4) presents the vertical distribution of root parameters associated to soil reinforcement against landslides. The root CSA and mean diameter intersecting potential sliding surfaces (parallel to soil surface) decreases with depth, the number of roots reaches a maximum at an intermediate depth, the mean root angle is stable between -3 and -9cm. The mean length to the previous branching point increases from 2 - 6cm from the shallow to the deep horizon and the mean total length decreases from about 8 - 2 cm.

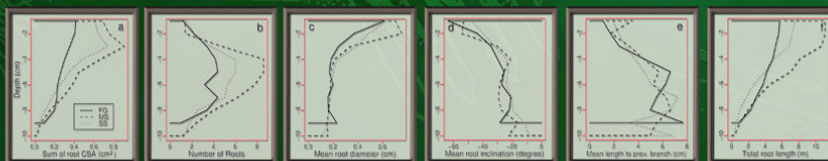


Figure 4: Vertical distribution of root parameters intersecting planes parallel to the slope. Cumulative CSA, mean diameter, mean angle, mean length to the previous branch and mean cumulative root length.

| Variable | Sector | Unit | Level significance | | | Flat Ground | Medium Slope | Steep Slope |
|-------------|---------------|-----------------|--------------------|-----|-----|-------------|--------------|-------------|
| | | | F | M | S | | | |
| Volume | total | cm ³ | 3.9 | 1.6 | 2.5 | 4.41 | 9.09 | 8.9 |
| | upslope | % | | | | 10.4 | 12.2 | 13.9 |
| | downslope | % | | | | 24.2 | 18.7 | 16.2 |
| Length | total | cm | 11(1) | 1.8 | 22 | 127 | 221 | 185 |
| | upslope | % | | | | 14.1 | 18.7 | 19.1 |
| | downslope | % | | | | 28.6 | 19.5 | 19.2 |
| Root number | total | n | 3.9 | 0.8 | 43 | 11.4 | 18.4 | 16.3 |
| | upslope | % | | | | 13.8 | 10.9 | 15.1 |
| | downslope | % | | | | 19.8 | 14.4 | 24.6 |
| | perpendicular | % | | | | 68.4 | 74.8 | 58.9 |

Table 1: Root volume and length, root number: mean and circular distribution in the three sectors is tested with the Kruskal-Wallis test.

References

Danjon F., Serf D., Godin C. and Trichet P. 1999a. Structural root architecture of 5-year-old *Pinus pinaster* measured by 3D digitizing and analysed with AMAPmod. *Plant and Soil* 217: 48-63.
 Danjon F., Sinoquet H., Godin C., Colin F. and Desvignes M. 1999b. Characterization of structural tree root architecture using 3D digitizing and AMAPmod software. *Plant and Soil* 211: 241-248.
 Godin C., Colin F. and Danjon F. 1997a. Exploring plant topological structure with the AMAPmod software: an outline. *Silva Fenn.* 31: 365-366.
 Gray CR. 1986. *Biotechnical and Soil Bioengineering Slope Stabilization*. Wiley, New York.
 Greenway DR. 1987. *Vegetation and slope stability*. In: Anderson MO, Richards KS (eds) *Slope stability - geotechnical engineering and geomorphology*. John Wiley & Sons, New York, p 187-230.
 Nawaera NS, Nulubaya P. 1999. Role of tree roots in slope stabilisation. *Bull Eng Geol Env* (1999) 57: 337-342.
 Pouleur S. 1996. *Report instruments technical note RS*, pp. 1-4.
 Stokes A. 2002. *Biomechanics of root anchorage*. In: *Plant roots: the Hidden Half* third edition. New York: PP 175-186.

Annexe 3

Is it possible to manipulate root anchorage in young trees?

Article publiée au 2007

Dans le journal « Plant Soil Plant and soil » « DOI 10.1007/s11104-007-9232-6 »

Is it possible to manipulate root anchorage in young trees?

Hayfa Khuder · Alexia Stokes ·
Frédéric Danjon · Kyriaki Gouskou ·
Frédéric Lagane

Received: 31 October 2006 / Accepted: 21 February 2007
© Springer Science+Business Media B.V. 2007

Abstract The optimal root system architecture for increased tree anchorage has not yet been determined and in particular, the role of the tap root remains elusive. In Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.), tap roots may play an important role in anchoring young trees, but in adult trees, their growth is often impeded by the presence of a hard pan layer in the soil and the tap root

becomes a minor component of tree anchorage. To understand better the role of the tap root in young trees, we grew cuttings (no tap root present) and seedlings where the tap root had (–) or had not (+) been pruned, in the field for 7 years. The force (F) necessary to deflect the stem sideways was then measured and divided by stem cross-sectional area (CSA), giving a parameter analogous to stress during bending. Root systems were extracted and root architecture and wood mechanical properties (density and longitudinal modulus of elasticity, E_L) determined. In seedlings (–) tap roots, new roots had regenerated where the tap root had been pruned, whereas in cuttings, one or two lateral roots had grown downwards and acted as tap roots. Cuttings had significantly less lateral roots than the other treatments, but those near the soil surface were 14% and 23% thicker than plants (+) and (–) tap roots, respectively. Cuttings were smaller than seedlings, but were not relatively less resistant to stem deflection, probably because the thicker lateral roots compensated for their lower number. Apart from stem volume which was greater in trees (+) tap roots, no significant differences with regard to size or any root system variable were found in plants (–) or (+) tap roots. In all treatments, lateral roots were structurally reinforced through extra growth along the direction of the prevailing wind, which also improved tap root anchorage. Predictors of $\log F/CSA$ differed

H. Khuder
Université Bordeaux I, INRA, CNRS, UMR US2B,
Talence 33405, France
e-mail: khuder@lrbb3.pierroton.inra.fr

A. Stokes
INRA, LIAMA-CASIA, P.O. Box 2728, Haidian
District, 100080 Beijing, China

Present Address:
A. Stokes (✉)
INRA, Botanique et Bioinformatique de
l'Architecture des Plantes (AMAP), TA A-51/PS2,
Boulevard de la Lironde, Montpellier Cedex 5 34398,
France
e-mail: stokes@lrbb3.pierroton.inra.fr

F. Danjon · K. Gouskou · F. Lagane
INRA, UR1263 EPHYSE, 69 route d'Arcachon,
F-33612 Cestas, France

F. Danjon
e-mail: danjon@pierroton.inra.fr

K. Gouskou
NAGREF, Forest Research Institute, Vassilika,
Thessaloniki 57006, Greece

depending on treatment: in trees (–) tap roots, a combination of the predictors stem taper and %volume allocated to deep roots was highly regressed with $\log F/CSA$ ($R^2 = 0.83$), unlike plants (+) tap roots where the combined predictors of lateral root number and root depth were best regressed with $\log F/CSA$ ($R^2 = 0.80$). In cuttings, no clear relationships between $\log F/CSA$ and any parameter could be found. Wood density and E_L did not differ between roots, but did diminish with increasing distance from the stem in lateral roots. E_L was significantly lower in lateral roots from cuttings. Results showed that nursery techniques influence plant development but that the architectural pattern of Maritime pine root systems is stable, developing a sinker root system even when grown from cuttings. Anchorage is affected but the consequences for the long-term are still not known. Numerical modelling may be the only viable method to investigate the function that each root plays in adult tree anchorage.

Keywords *Pinus pinaster* Ait · Root pruning · Tree stability · Biomechanics · Root architecture · Stem lean, Toppling

Introduction

Research into tree stability is now well established within northern Europe (Coutts and Grace 1995; Gardiner and Quine 2000; Ruck et al. 2003; Cucchi and Bert 2003; Nicoll et al. 2005; Danjon et al. 2005), especially since the 1999 storms, Lothar and Martin, which resulted in huge losses of timber. Decision support systems also now exist, which incorporate biomechanical models and can provide a risk factor for a given stand depending on tree stability characteristics and silviculture (Gardiner et al. 2000; Cucchi et al. 2005). However, although knowledge on root anchorage is increasing steadily (Coutts 1986; Mickovski and Ennos 2003; Cucchi et al. 2004; Danjon et al. 2005; Nicoll et al. 2005), most information is not yet applied in a practical manner. Certain tree stability characteristics have already been identified e.g. the importance of symmetrical lateral roots (Coutts et al. 1999), and

shallow, windward lateral roots (Coutts 1986; Stokes et al. 1995) and others still need to be elucidated e.g. the role of the tap root (Hintikka 1972). Danjon et al. (2005) showed that in mature Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.), anchorage was provided by a large tap root, horizontal surface roots and numerous sinkers and deep roots, which composed a rigid ‘cage,’ encompassing a large mass of soil and which was guyed by long horizontal surface roots. Once understood, such root system characteristics contributing to anchorage may be manipulated either by the tree breeder or the forester, or used to develop root anchorage models (Dupuy et al. 2005a, b) which could then be incorporated into decision support systems (Mickovski et al. 2005).

Maritime pine is a major timber species in southern Europe, and is highly prone to trunk flexuosity (Danjon 1994; Fourcaud et al. 2003) and to a lesser extent, mechanical instability, or toppling, during wind storms (Cucchi and Bert 2003; Cucchi et al. 2004). When subjected to mechanical stress through e.g. wind loading, adaptive growth occurs quickly, resulting in increased resistance to overturning (Stokes 1999; Berthier and Stokes 2006), Maritime pine could become both straighter and more mechanically stable, if managed with these factors as a priority. Not only are root wood mechanical properties influenced by mechanical stress but individual root shape can also be altered which results in increased rigidity (Stokes et al. 1998). Root systems can be manipulated fairly easily during the juvenile stage of tree growth e.g. by removing roots through pruning, a standard practice for certain species during transplanting (Harrington and Howell 1998; Jinks and Kerr 1999; Krasowski and Owens 2000). Thus, the branching pattern of the remaining root system can be altered (Burschel and Stimm 1993; Girouard 1995). Structural roots are laid down early on in the life of a tree (Coutts and Lewis 1983) therefore, if the optimal morphology of a root system was known, with regard to overturning resistance, nursery techniques could be adapted to encourage the formation of this type of root system (Burdett et al. 1986). The morphology and topology of the root system will continue to change throughout the life of the tree, depending largely on soil conditions.

Nevertheless, the basic geometric structure laid down close to the stem usually remains in place, at least throughout the short life of a temperate forest timber species (Coutts and Lewis 1983).

One million hectares of Maritime pine are grown in the south-west of France on two different types of soil: dry and wet Landes. The former consists of a deep water table and broken or negligible hard pan at depths of about 1.0 m (Cucchi et al. 2004). In wet Lande however, a discontinuous hard pan can be found at depths of 0.4–1.2 m and the water table is shallow, therefore inhibiting vertical root growth (Danjon et al. 2005). Both hard pan and water table depth are strongly related to the microtopography (Danjon et al. 2005). When the rooting depth is unlimited, Maritime pine forms a long, thick central tap root, with smaller, shallow lateral roots to which a large number of vertical sinker roots are attached. However, if a hard pan is present, tap root and vertical sinker root length is inhibited, and roots fuse together on the underside of the soil-root plate (Danjon et al. 1999a, b, 2005), resulting in a smooth surface with little adhesion between the roots and soil. As the tap root cannot penetrate the hard pan horizon found in wet Lande, a short, thick tap root develops in adult trees, which cannot ensure the same anchorage functions as if this large, central root had been able to grow to its full extent (Ennos 1994; Crook and Ennos 1997). Therefore, in adult trees, anchorage functions are largely taken over by sinker roots and the volume allocated to the zone of rapid taper (ZRT), i.e. the highly tapered zone near the trunk in lateral roots (Danjon et al. 2005). Hence, it could be considered that the resources used by the tree in developing the tap root are unnecessary once the juvenile stage has passed.

Although the tap root plays a secondary role in adult Maritime pine trees on shallow soils with regard to anchorage strength, in young trees the tap root may well serve an important role in preventing the juvenile tree from being uprooted during strong storms (Auberlinder 1982, Burdett et al. 1986; South et al. 2001). As the tap root in young trees is relatively longer with regard to shoot height and volume compared to older trees (Danjon et al. 1999a), the tap root acts like a pole in the soil, and the lateral roots as guy ropes

holding the trunk in place (Ennos 1994; Danjon et al. 2005). If the tap root was missing or reduced in size, anchorage would be less efficient, and permanent stem deflection or toppling would occur during a storm, if not root failure (Balneaves and De La Mare 1989). Any stem deflection occurring during this juvenile stage would also aggravate trunk flexuosity, a serious problem in Maritime pine.

In order to elucidate the role of the tap root in the anchorage of young Maritime pine, one year old seedlings and cuttings were planted in the field. Seedlings generally possess their original tap root whereas cuttings do not, and only adventitious lateral roots are present (Sasse and Sands 1997). Some seedlings had their tap root pruned (undercutting) and others were left untouched. Stem straightness was determined and mechanical tests were carried out on saplings after seven years' growth, to test if some trees were more resistant to bending than others. The force necessary to deflect stems sideways in four directions around the tree was measured, to determine if trees had adaptively responded to loading by the prevailing winds. Trees were then uprooted and root architecture measured. Mechanical properties were also measured on lateral and tap roots, to ascertain if differences in tree anchorage were due to root wood elasticity or root system architecture.

Materials and methods

Plant material and site conditions

One year old seedlings and cuttings of Maritime pine were planted in a 500 m² plot at the Domaine de l'Hermitage, Pierroton, Gironde (58 m altitude; latitude 44°44' N, longitude 0°46' W), in May 1995. Soil is typical of wet Lande, a completely flat sandy podzol with a discontinuous hard pan horizon at a depth of 0.5–1.0 m. Annual precipitation is 990 mm (Cucchi et al. 2004) and the prevailing wind direction is from the north-west (weather station located at 2 kms from our site). Young trees were planted in

rows (aligned from east to west) with a spacing of 1 × 4 m. 240 plants were transplanted; 120 bare root cuttings with a mean height of 0.18 ± 0.04 m and 120 seedlings with a mean height of 0.30 ± 0.1 m (data are means \pm standard error). The latter had been sown in 50 × 100 mm paper pots which were not removed, as these degrade over time. The tap root was lignified with a diameter of 2–3 mm and extruded from the base of the paper pot for most seedlings. The tap root was removed from half the seedlings by cutting it with scissors at the base of the pot. Trees were planted as single tree plots, i.e. in the order: cutting, seedling with (+) tap root, cutting, seedling without (–) tap root, cutting etc. Stem length and diameter at breast height (DBH) for all trees were measured in November 2001 (Table 1). Stem extension for the years 1996, 1999, 2000 and 2001 was also measured, by measuring the distance between each major whorl of branches (Danjon 1994, one major whorl corresponds to one year in Maritime pine). Trees with high taper are often considered more resistant to wind loading (Telewski 1995) therefore stem taper was calculated using stem length/DBH in 2001. 76 trees were harvested in March 2002 (39 cuttings, 19 (+) tap root and 19 (–) tap root) for measurements of root architecture. These trees were chosen from the inside of the stand (to avoid edge effects) and were considered healthy without any obvious defects e.g. stem forks or pathogen attack.

Measurements of stem straightness

Stem basal sweep or lean can be interpreted as a sign of poor anchorage in Maritime pine (Maugé 1987). To test if stem straightness differed between treatments after 8 years of growth, during which time the saplings had been subjected to the wind storm Martin in December 1999, measurements of stem lean were made in March 2002. The distance between the trunk at breast height (BH) and a pole placed upright at the stem base was measured, along with the azimuth of lean. The distance was converted into an angle of lean using simple trigonometry (Stokes and Berthier 2000).

Resistance to mechanical deflection

Forty-two trees were chosen for mechanical testing from the 76 already selected. In November 2001, DBH and *D* at 0.1 m above ground level were measured in two directions (N to S and E to W) and the mean calculated for each tree (Table 1). Stem cross-sectional area (CSA) was then calculated at both these heights along the stem. Mean stem length was 2.59 ± 0.99 m and diameter at 0.1 m above ground level was 0.06 ± 0.01 m (Table 1). The resistance of these trees to horizontal deflection was measured using a method similar to that of Mickovski and Ennos (2002). In March 2002, trees were tested by applying a force to the trunk and pulling it

Table 1 Mean shoot growth parameters \pm standard error for the 76 cuttings and trees with (+) or without (–) tap roots in 2001, unless stated otherwise

| Growth parameter | Treatment | | | <i>P</i> |
|--|---------------------|-----------------------|---------------------|------------------|
| | Cutting | (–) Tap root | (+) Tap root | |
| Stem length in 1995 (m) | 0.18 ± 0.04^a | 0.30 ± 0.02^b | 0.29 ± 0.02^b | <0.001 |
| Stem length in 2001 (m) | 2.5 ± 0.7^a | 2.8 ± 1.3^b | 3.1 ± 1.5^b | <0.001 |
| Stem length of plants used for mechanical analysis (m) | 2.4 ± 0.1^a | $2.7 \pm 0.2^{a,b}$ | 2.9 ± 0.2^b | 0.128 |
| DBH (m) | 0.06 ± 0.01^a | $0.07 \pm 0.01^{a,b}$ | 0.08 ± 0.01^b | <0.001 |
| DBH of plants used for mechanical analysis (m) | 0.07 ± 0.01^a | $0.08 \pm 0.01^{a,b}$ | 0.10 ± 0.01^b | 0.038 |
| <i>D</i> at 0.1 m of plants used for mechanical analysis (m) | 0.11 ± 0.01^a | 0.14 ± 0.01^b | 0.15 ± 0.02^b | 0.004 |
| Stem volume (m ³) | 0.015 ± 0.004^a | 0.016 ± 0.008^b | 0.018 ± 0.009^c | <0.001 |
| Stem lean (°) | 9.9 ± 0.7 | 11.7 ± 1.0 | 12.0 ± 1.2 | 0.128 |
| Stem taper | 17.8 ± 0.7^a | 31.5 ± 3.1^b | 28.0 ± 1.3^b | <0.001 |

Where letters in superscript differ, differences are significant between treatments using a Fisher LSD test ($P < 0.05$). In the Probability (*P*) column, *P* values (significant *P* values are in bold) are given for the comparison of all three treatments together using ANOVA (without DBH as covariate)

sideways, but without causing any permanent stem displacement. Young pine trunks are very flexible and can be severely deflected before root failure occurs. Therefore, as root anchorage only was to be measured, the force was applied just above ground level, also avoiding any supplementary effects due to differences in stem mechanical properties between trees. To determine if resistance to deflection was greater in any one direction, each stem was pulled sideways in four directions around the tree with regard to the prevailing wind direction (NW) at the site i.e. towards NW, SW, SE, NE. The order of testing was random and the amount of force used was not enough to cause plastic failure to the tree through e.g. root slippage or stem breakage. A strain transducer (HBM DD1) was positioned on the trunk at a height of 0.1 m above ground level. Two pins attached to the transducer were pushed into the wood thus fixing it to the tree (Stokes et al. 1998). The transducer was connected to a strain indicator (Kyowa SDM10). A strain transducer was used for ease and speed, instead of a displacement transducer and it was not thought that differences in wood properties between trees would be sufficient to bias results. A 3 m long sling was then knotted around the trunk, 0.02 m above the transducer. A 20 kN capacity load cell (Scaime S.A., K25H) was hooked onto the end of the sling and was connected to a datalogger (Almemo 2290-8, Ahlborn), which measured force applied every second. A second hook was fixed to the other end of the datalogger and force was applied manually at a rate of approximately $10 \mu\text{deformations s}^{-1}$, by pulling on this hook until a displacement of $100 \mu\text{deformations}$ had been reached on the strain indicator. During the pulling tests, the sling was kept horizontal and the total distance between the tree stem and the point of application of force (F) was 3 m. The tree was then allowed to return to the vertical position and the same procedure was carried out again, until the horizontal deflection had been measured at four points around the tree. To compare differences between trees, which were variable with regard to height and diameter, the F applied was divided by stem CSA at a height of 0.10 m. Although not a direct calculation of the stress applied, because F was applied in bending, F/CSA

can be considered as analogous to stress during bending.

Measurements of root growth

In March 2002, ground cover was removed from around each of the 76 trees already selected, using a small spade. The earth was then loosened with an air knife (Rizzo and Gross 2000) and trees were uprooted using a mechanical digger. Care was taken to note the direction to north on each tree. Trees were stored in a nearby lake (water temperature: $5\text{--}10^\circ\text{C}$) to avoid dehydration until root measurements were carried out (within several weeks of uprooting).

Stems were removed from trees at a height of 0.5 m. This remaining stem was then inserted upside-down in a plastic drain-pipe so that the root system could be measured more easily. Using the method developed by Danjon et al. (1999a), the spatial coordinates of each root were digitized using a Polhemus Fastrak low magnetic field digitizer (Polhemus, Colchester, VT, USA) and DIPLAMI software (Sinoquet et al. 1997). Root diameter was measured simultaneously using a pair of vernier callipers. Digitizing consisted of simultaneously recording the topology and XYZ position of measurement points (Danjon et al. 1999a, b). All roots with a diameter at the origin $>2 \text{ mm}$ were measured. In all three populations, the largest vertical root originating from the stump was coded as a tap root and had an order 1.

The characteristics of trees, axes and root segments were computed in the same way as that described in Danjon et al. (1999a, b, 2005) and Tamasi et al. (2005), using the AMAPmod software¹ (Godin and Guédon 1999; Godin et al. 1999) and R software under the Linux Mandrake system.

Specific root surface (SRS) was calculated as root surface area divided by root volume and specific root length (SRL) was calculated as root length divided by root volume (SRL). Relative

¹ Freely available for Linux and Windows platforms: www.cirad.fr and ftp.cirad.fr/pub/amap/AMAPmod—AMAPmod and R functions for computation of the root characteristics described here are available from F. Danjon.

root number was determined as the total number of roots divided by the diameter at the stem base. The mean number of lateral roots emerging from the central axis was separated into those on the stump and those below the stump. The allocation of resources to the root system was calculated as in Danjon et al. (1999a, b; 2005) as a 'root partitioning coefficient' (RPC; i.e. root volume / (root volume + stump volume + stem volume)). According to Danjon et al. (2005), the root segments were classified into eight compartments i.e. (1) stump, (2) tap root, (3) ZRT, (4) horizontal shallow roots beyond ZRT, (5) sinkers, (6) deep roots, (7) intermediate depth roots and (8) oblique roots. The limits between horizontal, oblique and sinker roots were 30° and 60° towards the soil surface respectively. The initial branching point was used to classify the individual roots as a function of their depth. The distance to the soil surface limits between shallow, intermediate depth and deep roots were set to 0.23 and 0.62 m, respectively, which corresponded to 25% and 66% of the maximal rooting depth. We then also calculated the total volume of all root segments in each of these layers, regardless of whether they were stump, lateral, sinker or tap root segments. A certain number of tap roots were inclined. Therefore, in the compartment and circular distribution computations, radial distance and azimuth of a segment were not computed relative to the collar (X,Y) position, but relative to the end of the tap root segment which bears the corresponding root arborescence. Sinkers were considered to be beneath the ZRT when the relative radial distance of their initial branching point was less than three times the collar diameter. The ZRT included the last segment of each axis for which the taper from axis origin was larger than 2.5% per 0.01 m and all segments located between the axis origin and this last segment (see Danjon et al. 2005). The proportion of root volume allocated to each of the compartments was then calculated.

To determine if differences in root system asymmetry occurred with regard to the prevailing wind direction, data were sorted into four sectors: windward (WW), leeward (LW) and perpendicular to the wind direction (PP), which also corresponded to the directions in which the trees were

pulled. The total %volume allocated to each sector, along with the %volume allocated to the ZRT, horizontal roots beyond the ZRT, sinker roots, intermediate and oblique roots (combined) and deep roots was calculated along with the % root number and length in each quadrant. For the PP quadrants, data used were the means from both quadrants, as it is considered that no differences should occur between these two quadrants (Stokes et al. 1995).

Mechanical properties of individual roots

Measurements of longitudinal modulus of elasticity (E_L) and wood density were carried out on lateral and tap roots selected from the trees whose root systems had been measured. In order for measurements to be performed correctly, roots had to be reasonably straight and >10 mm in diameter. The bark was removed from 26 tap roots and 66 lateral roots. Roots were then cut into 0.1 m long sections but if a fork or daughter branch was present, the section was rejected as the presence of such anomalies would significantly influence E_L . As wood moisture content affects E_L , it was necessary to dry all samples to a constant weight. Using specific equations (e.g. Guitard 1987), the E_L of fresh wood can be determined if desired. Therefore, roots were dried in a chamber with 60% humidity. Each sample was weighed regularly until all roots reached a constant weight. The position of each sample with regard to type, azimuth, depth and distance from the stem was noted, as well as diameter measured in the middle of the sample ($n = 125$).

E_L was measured using an Ultrasound meter (Lucchi Minipalm Meter; www.lucchicremona.com):

$$E_L = \rho c^2 \quad (1)$$

where ρ is wood density and c is the speed of the ultrasound wave. c was calculated by dividing the sample length by the time taken for the ultrasound wave to travel through the sample. ρ was calculated by weighing each sample before submerging it in a beaker of distilled water placed on a balance and then measuring the increase in

mass. Assuming that $1,000 \text{ mm}^3$ of water = 1 g mass, we used Eq. 2 to determine ρ :

$$\rho = \frac{P}{V} \quad (2)$$

where P is the mass of the sample before submersion in water and V is the volume of water displaced.

Statistical analysis

The mean azimuthal direction (and associated confidence intervals, CI, at 95%) in which trees were leaning was calculated using circular statistics methodology (Batschelet 1981). Normality of data for each treatment was tested using an Anderson-Darling test (data were normally distributed when $P > 0.05$). With the exception of the root mechanical data, distributions were not always normal, therefore non-proportional data were log-transformed before analysis. All proportional data were arcsine square root transformed before analysis. Analysis of variance was used to test differences between treatments with regard to mechanical resistance of the trees in different directions and the mechanical properties of roots from different zones around the tree, using log DBH as a covariate where appropriate. The mean F /stem CSA at 0.1 m height for each tree was then calculated using data from the four directions in which trees were deflected and used for further analyses. Stepwise regression was carried out between mean log F /stem CSA at 0.1 m height and stem and root architectural variables, to test which predictor, or combination of predictors (Bailey et al. 2002; Dupuy et al. 2005a; Stokes et al. 2007), were the best indicators of root anchorage for all treatments combined and then for each individual treatment. Where the coefficient of determination (R^2) was low, i.e. < 0.50 , results are not shown, even if the probability (P) was ≤ 0.05 . Differences between treatments were determined with regard to these relationships, using stem and root system variables as covariates. Fisher Least Significant Difference (LSD) tests were used to compare significant differences between treatments and directions.

Results

Plant performance

Cuttings were significantly shorter than seedlings in 1995 and 2001 (Table 1). No differences in stem extension were found 1 year after transplanting, but 3 years later, stem extension was significantly greater in plants (+) tap roots compared to cuttings (Fig. 1). In the years 2000 and 2001, no significant differences in stem extension were found between any treatment (Fig. 1) but cuttings were still significantly shorter than both other treatments in 2001 (Table 1). Plants (+) tap roots had a significantly larger DBH in 2001 than cuttings only (Table 1). Stem volume was significantly greater in plants (+) tap roots compared to both other treatments and significantly greater in plants (-) tap roots with regard to cuttings (Table 1). Stem taper was significantly less in cuttings only (Table 1). No significant differences in stem length, extension, taper, diameter at 0.1 m or DBH were found between plants (+) or (-) tap roots (Table 1).

Measurements of stem straightness

Most trees were found to lean slightly ($10.90 \pm 0.53^\circ$ for all trees) along the direction of the prevailing wind (mean azimuth = 107° , (CI = $71^\circ, 143^\circ$)). Cuttings were slightly straighter than seedlings, but this difference was not significant (Table 1).

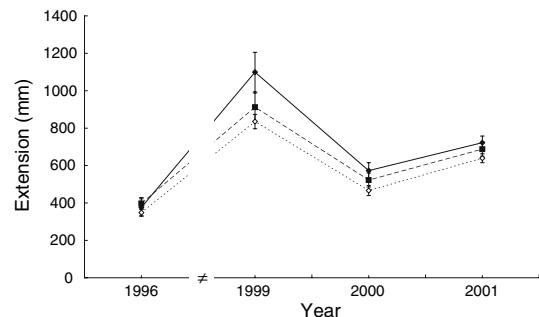


Fig. 1 Stem extension for seedlings (+) tap roots (black diamonds, solid line), (-) tap roots (black squares, dashed line) and cuttings (white diamonds, dotted line) from 1996 to 2001. Means are \pm standard error

Resistance to mechanical deflection

Mean F was significantly greater in trees (+) and (-) tap roots compared to cuttings, using D at 0.1 m as a covariate ($F_{2,41} = 5.56$, $P = 0.008$). No significant differences in F were found between trees (+) or (-) tap roots, nor with regard to azimuth. When the mean F required to pull trees sideways was divided by CSA at 0.1 m height ($161.4 \pm 10.4 \text{ Nm}^{-2}$ for all trees), no significant differences were found between any treatment, even when shoot parameters measured were used as covariates. The mean $\log F/\text{CSA}$ necessary to displace all stems by a given distance decreased significantly with increasing stem volume ($y = -1.97x + 5.30$, $R^2 = 0.46$, $P < 0.001$) and DBH ($y = -1.16x + 3.65$, $R^2 = 0.41$, $P < 0.001$) although R^2 was too low to be considered of importance.

Measurements of root growth

When the young trees were excavated and root systems measured, no deformations of the root systems due to the presence of paperpot containers left around the seedlings' root systems were observed. Mean total root volume for all trees was $0.013 \pm 0.001 \text{ m}^3$ but was significantly smaller in cuttings compared to other treatments (Table 2). The RPC was not significantly different between treatments. SRS and SRL were significantly smaller in cuttings compared to plants (-) tap roots only and maximal radial distance was shorter than in plants (+) tap roots (Table 2). The mean number of lateral roots emerging from the stump was significantly less in cuttings (8.8 ± 0.6) compared to both other treatments (20.5 ± 1.2 for (-) tap roots and 19.6 ± 1.4 for (+) tap roots, Table 2). The total relative root number was also significantly lower in cuttings compared to seedlings whereas the inter-lateral length of lateral roots along the tap root was significantly longer (Table 2). However, the mean basal diameter of lateral roots emerging from the stump was significantly greater in cuttings ($17.0 \pm 0.1 \text{ mm}$) compared to plants both (-) ($13.1 \pm 0.1 \text{ mm}$) and (+) (14.7 ± 0.1) tap roots (Table 2). No significant differences between treatments were found with

regard to maximal depth or tap root length (Table 2).

In seedlings where tap roots had been pruned, one or two tap roots had regenerated where the original tap root had been cut. In cuttings, it appeared that one of the lateral roots had grown downwards to 'replace' the tap root (Fig. 2). When root systems were divided into several different compartments with regard to volume, significant differences were found between cuttings and other treatments. Cuttings had significantly less sinker root volume both throughout the whole root system and also in the region beneath the ZRT (Table 2). However, cuttings possessed a significantly higher volume of oblique roots compared to plants (-) tap roots only (Table 2).

A significant or nearly significant difference in the total %root volume allocation with regard to wind direction was found in the three treatments (Table 3). The WW and LW quadrants both showed approximately 20% more reinforcement, at the expense of the PP sector, except for the trees (-) tap roots which showed no WW reinforcement (Table 3). The same pattern was also observed for root length, with the sinkers and the shallow roots beyond the ZRT possessing 20–40% longer roots on the leeward side (Table 3). Conversely, only the plants (-) tap roots showed a circular heterogeneity with regard to root number, with 25% extra reinforcement on the LW side (Table 3). In sinker roots of cuttings, almost twice as much volume was allocated to LW roots compared to the WW quadrant (Table 3). No circular heterogeneity was found in the intermediate depth, deep or oblique root compartments.

Predictors of root anchorage

When all trees were considered together, regressions of $\log F/\text{CSA}$ and root system parameters showed that the best predictors of anchorage were not combined, but individual predictors. The volume allocated to roots in the shallow ($y = 0.95x + 2.08$, $R^2 = 0.43$, $P < 0.001$) and intermediate depth ($y = -1.01x + 3.60$, $R^2 = 0.40$, $P < 0.001$) compartments only were significantly regressed with $\log F/\text{CSA}$, but R^2 was too low to indicate straightforward relationships. No

Table 2 Mean root growth parameters \pm standard error for the 76 cuttings and trees with (+) or without (-) tap roots

| Growth parameter | Treatment | | | <i>P</i> |
|--|--------------------------------|--------------------------------|---------------------------------|------------------|
| | Cutting | (-) Tap root | (+) Tap root | |
| RPC (%) | 0.20 \pm 0.08 | 0.20 \pm 0.09 | 0.18 \pm 0.11 | 0.209 |
| Total root volume (m ³) | 0.009 \pm 0.001 ^a | 0.014 \pm 0.002 ^b | 0.018 \pm 0.003 ^b | 0.003 |
| Total root length (m) | 9.7 \pm 1.0 ^a | 19.9 \pm 1.0 ^b | 22.7 \pm 2.0 ^b | <0.001 |
| Specific root surface (m ⁻²) | 360 \pm 20 ^a | 430 \pm 30 ^b | 400 \pm 30 ^{a,b} | <0.001 |
| Specific root length (m ⁻¹) | 16000 \pm 2000 ^a | 24000 \pm 3000 ^b | 20000 \pm 3000 ^{a,b} | <0.001 |
| Maximal radial distance (m) | 1.4 \pm 0.8 ^a | 1.5 \pm 0.8 ^{a,b} | 1.6 \pm 1.0 ^b | 0.124 |
| Maximal depth (m) | 0.7 \pm 0.2 | 0.7 \pm 0.3 | 0.7 \pm 0.2 | 0.216 |
| Tap root length (m) | 0.8 \pm 0.3 | 0.8 \pm 0.5 | 0.8 \pm 0.4 | 0.792 |
| Relative root number (number/DBH (m)) | 389.9 \pm 16.2 ^a | 578.0 \pm 39.1 ^b | 564.7 \pm 22.7 ^b | <0.001 |
| Mean number of lateral roots on stump | 8.8 \pm 0.6 ^a | 20.5 \pm 1.2 ^b | 19.6 \pm 1.4 ^b | <0.001 |
| Mean basal diameter of lateral roots on stump (mm) | 17.0 \pm 0.1 ^a | 13.1 \pm 0.1 ^b | 14.7 \pm 0.1 ^{a,b} | 0.031 |
| Mean inter-lateral length along tap root (mm) | 51.6 \pm 3.9 ^a | 29.3 \pm 3.1 ^b | 27.1 \pm 2.1 ^b | <0.001 |
| Proportion of stump volume (%) | 49.3 \pm 1.6 | 49.6 \pm 1.3 | 46.5 \pm 1.1 | 0.128 |
| Root wood density (kg/m ³) | 422.8 \pm 7.7 ^a | 454.9 \pm 19.5 ^b | 456.7 \pm 7.6 ^b | 0.050 |
| Shallow soil layer (all root segments) (%) | 69.0 \pm 2.9 | 65.6 \pm 4.7 | 61.8 \pm 2.8 | 0.33 |
| Intermediate soil layer (all root segments) (%) | 29.9 \pm 2.7 | 31.7 \pm 4.3 | 35.9 \pm 2.6 | 0.41 |
| Deep soil layer (all root segments) (%) | 1.1 \pm 0.3 | 2.1 \pm 0.6 | 1.9 \pm 0.5 | 0.12 |
| <i>Proportion of root volume (%) between different compartments (with stump removed)</i> | | | | |
| Horizontal shallow segments within ZRT | 17.1 \pm 2.0 | 15.8 \pm 2.0 | 15.8 \pm 1.6 | 0.86 |
| Intermediate roots | 6.2 \pm 1.8 | 5.1 \pm 2.2 | 4.3 \pm 1.1 | 0.76 |
| Oblique roots | 12.4 \pm 2.4 ^a | 4.6 \pm 1.6 ^b | 9.1 \pm 1.9 ^{a,b} | 0.09 |
| Deep roots | 0.37 \pm 0.14 | 0.42 \pm 0.21 | 0.56 \pm 0.17 | 0.74 |
| Tap root | 27.8 \pm 2.2 | 26.1 \pm 3.1 | 22.8 \pm 2.4 | 0.24 |
| Sinker roots beneath ZRT | 11.2 \pm 1.9 ^a | 18.1 \pm 2.4 ^b | 17.5 \pm 2.6 ^b | 0.06 |
| Sinker roots beyond ZRT | 0.5 \pm 0.4 | 0.6 \pm 0.3 | 0.4 \pm 0.2 | 0.56 |
| Horizontal shallow segments beyond ZRT | 25.2 \pm 2.4 | 30.0 \pm 3.2 | 31.1 \pm 2.1 | 0.22 |

Where letters in superscript differ, differences are significant between treatments using a Fisher LSD test ($P < 0.05$). In the Probability (P) column, P values (significant P values are in bold) are given for the comparison of all three treatments together using ANOVA (with DBH as covariate). Non-proportional data were log-transformed and proportional data were arcsine square root transformed before analysis, although mean values of raw data are given here for ease of reading

relationship existed between F/CSA and any other variable.

When the three planting treatments were considered separately, the best predictors of anchorage differed depending on the treatment. In plants (+) tap roots, a combination of the predictors maximum root depth and lateral root number or stump proportion were highly significant (Table 4). Significant individual predictors with a high R^2 (>0.5) included the mean number of lateral roots on the stump, stump proportion, log total root volume, intermediate and shallow root volume, log maximum root depth, log stem taper and log SRS (Table 4).

In plants (-) tap roots, again a combination of predictors was found to best predict log F/CSA , but the best regression was found between log stem taper and volume of deep roots (Table 4).

The best individual predictors were the volume of deep roots, log DBH, the volume of shallow and intermediate roots, log stem volume and log total root volume. In cuttings, no clear relationships existed between log F/CSA and any other parameter, as R^2 was always lower than 0.35.

Mechanical properties of individual roots

Mean E_L in all roots was 8122 ± 163 MPa and wood density was 444.5 ± 6.5 kg/m³. No significant differences were found between lateral and tap roots. A significant relationship existed between density and E_L in all roots ($y = 27.8_{EL} - 4581$, $R^2 = 0.57$, $P < 0.001$). No significant differences were found when either density or E_L were regressed with distance from the stem in tap roots. However, both parameters were

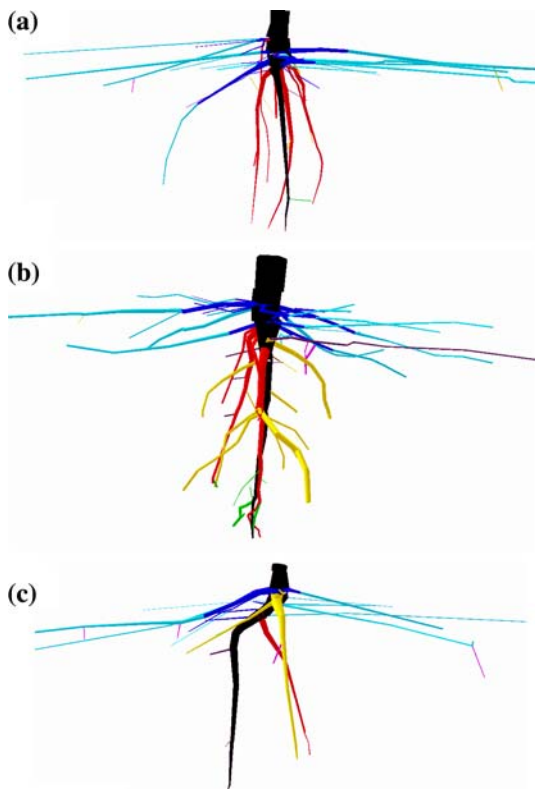


Fig. 2 Reconstruction with AMAPmod of root systems coloured as a function of compartment type in (a) control trees with undamaged tap roots, (b) trees with pruned tap roots and (c) cuttings. The root systems are at the same scale with a maximal rooting depth of -0.75 , -0.9 , and -0.8 m, respectively. Side view, left is North West

significant in lateral roots i.e. density and E_L decreased with increasing distance from the tree stem, although R^2 was low ($y = -0.956_{\text{density}} + 453.82$, $R^2 = 0.18$, $P < 0.001$; $y = -37.40_{E_L} + 8204.5$, $R^2 = 0.18$, $P < 0.001$). Density increased positively with root diameter ($y = 2.36_{\text{density}} + 406.1$, $R^2 = 0.1$, $P < 0.001$) but R^2 was very low and no significant relationship was found between E_L and diameter. When regressed against $\log F/CSA$, no significant relationship could be found either for all trees together or within treatments.

Mean wood density (Table 2) was significantly lower in lateral roots from cuttings and E_L was significantly lower in roots from cuttings when compared to trees (+) tap roots only (Fig. 3). No significant differences were found when roots from different quadrants were compared in any treatment. When regressed against $\log F/CSA$, no

significant relationship could be found either for all trees together or within treatments.

Discussion

The growth performance of seedlings was significantly better than that of cuttings, especially with regard to stem length and volume. Cuttings were always shorter than seedlings, but stem extension was similar after 6 years growth, as also found by Gaspar et al. (2005) in *Eucalyptus globulus* Labill. Seedlings (+) tap roots had the highest stem extension 3 years after transplanting and a significantly greater stem volume after 6 years. During the first few years of growth in the field, seedlings (-) tap roots and cuttings may have been allocating resources to root systems rather than to stem extension, leading to the regeneration or replacement of missing tap roots e.g. in trees where undercutting had been carried out, several new roots had regenerated from where the tap root had been cut (Fig. 2). Stem volume was the only shoot parameter which was significantly greater in plants (+) tap root compared to plants (-) tap roots, therefore undercutting had little effect on plant performance.

If any deformations in the root systems had existed due to the paperpot containers or planting out, these were probably hidden by subsequent growth (Lindström and Rune 1999). No differences in RPC occurred between treatments, therefore indicating that resource allocation to the root system was similar in all treatments after 7 years. In cuttings, total root volume was lower, which reflected the overall small size of the plants. Cuttings also had less roots and in particular fewer second order roots on the stump, as a consequence, root individual diameter and inter-lateral length on the tap root was larger. It can be supposed that when the cuttings were planted, the lateral roots which were already in position continued to thicken, with few, if any, new roots laid down. One or several roots also changed direction and grew vertically, hence giving the appearance that a tap root had formed (Fig. 2). As resources were expended to the directional growth and thickening of these roots, the %volume allocated to the oblique root compartment

Table 3 Circular distribution of (1) % root volume in several compartments (2) root length and number in the three discontinuous wind oriented sectors (WW = wind-

ward quadrant, PP perpendicular to wind direction, LW = leeward quadrant)

| Variable | (+) Tap roots | | | | (-) Tap roots | | | | Cuttings | | | |
|---|----------------|--------------------|-------------------|-------------------|------------------|-------------------|-------------------|-------------------|--------------|--------------------|-------------------|-------------------|
| | <i>P</i> | WW | PP | LW | <i>P</i> | WW | PP | LW | <i>P</i> | WW | PP | LW |
| <i>(1) % volume in the corresponding compartments</i> | | | | | | | | | | | | |
| Total | 0.049 | 27.0 ^{ab} | 21.3 ^b | 30.4 ^a | 0.54 | 23.4 | 22.7 | 31.1 | 0.57 | 29.0 | 21.1 | 28.8 |
| ZRT | 0.042 | 29.4 ^a | 19.6 ^b | 31.5 ^a | 0.11 | 19.9 | 24.2 | 31.6 | 0.02 | 27.4 ^{ab} | 19.1 ^b | 34.4 ^a |
| Horizontal beyond ZRT | 0.085 | 28.8 | 19.7 | 31.7 | 0.62 | 18.6 | 24 | 33.4 | 0.14 | 29.0 | 20.1 | 30.7 |
| Sinkers | 0.10 | 20.3 | 22.1 | 35.6 | 0.79 | 27.2 | 22.6 | 27.6 | 0.033 | 19.7 ^a | 22.0 ^a | 36.3 ^b |
| Intermediate and oblique | 0.27 | 20.8 | 23.1 | 33 | 0.63 | 22.5 | 24.2 | 29.1 | 0.63 | 26.8 | 25.9 | 21.5 |
| Deep roots | 0.34 | 29.9 | 17.6 | 34.8 | 0.28 | 33.2 | 17.4 | 32 | 0.37 | 26.0 | 28.3 | 17.5 |
| <i>(2) % root length and number</i> | | | | | | | | | | | | |
| Root number | 0.17 | 27.2 | 22.9 | 27.0 | <0.001 | 24.6 ^a | 22.0 ^a | 31.5 ^b | 0.13 | 28.3 | 22.8 | 26.2 |
| Root length | 0.008 | 25.4 ^{ab} | 22.0 ^b | 30.6 ^a | <0.001 | 21.1 ^a | 23.5 ^a | 31.9 ^b | 0.042 | 27.1 ^{ab} | 21.7 ^b | 29.5 ^a |
| Sinker root length | 0.020 | 19.9 | 22.3 | 35.6 | 0.35 | 26.3 | 21.3 | 31.2 | 0.013 | 16.8 | 24.2 | 34.7 |
| Root length beyond ZRT | 0.026 | 26.2 | 20.4 | 33.0 | 0.031 | 17.3 | 23.9 | 34.9 | 0.75 | 29.0 | 20.0 | 30.9 |

For the PP quadrant, data used are the means of both quadrants, as it is assumed that no differences should exist between the two sectors (see Methods). Where letters in superscript differ, differences are significant between treatments using a Fisher LSD test (*P* < 0.05) and significant *P* values are in bold. ZRT = zone of rapid taper

Table 4 Regressions of *F/CSA* and tree growth parameters for treatments considered individually, along with *R*² and *P* values

| Tree characteristic | Regression equation | <i>R</i> ² | <i>P</i> |
|--|---|-----------------------|----------|
| <i>Treatment: plants (+) tap roots</i> | | | |
| Relative root number (_{RRN}) and maximum root depth (_{depth}) | $y = 5188 - 1488_{RRN} + 26.9_{depth}$ | 0.80 | 0.003 |
| Mean number of lateral roots on stump (_{lats}) and maximum root depth (_{depth}) | $y = -0.44_{lats} - 1.10_{depth} + 5.45$ | 0.79 | 0.005 |
| Stump proportion (_{stump}) and maximum root depth (_{depth}) | $y = -1.01_{stump} - 1.30_{depth} + 5.72$ | 0.78 | 0.005 |
| Mean number of lateral roots on stump (_{lats}) | $y = -0.608_{lats} + 3.62$ | 0.69 | 0.003 |
| Stump proportion (_{stump}) | $y = -1.44_{stump} + 3.52$ | 0.63 | 0.006 |
| Total root volume (_{totvol}) | $y = -0.69_{totvol} + 3.08$ | 0.63 | 0.006 |
| % Volume in intermediate soil layer (all root segments) (_{intvol}) | $y = -1.05_{intvol} + 3.56$ | 0.57 | 0.012 |
| % Volume in shallow soil layer (all root segments) (_{shallowvol}) | $y = 0.937_{shallowvol} + 2.03$ | 0.56 | 0.012 |
| Maximum root depth (_{depth}) | $y = 6.84_{depth} - 2.14$ | 0.56 | 0.013 |
| Stem taper (_{H/D}) | $y = -0.74_{H/D} - 2.03$ | 0.52 | 0.019 |
| Specific root surface (_{SRS}) | $y = 0.13_{SRS} + 0.21$ | 0.51 | 0.020 |
| <i>Treatment: plants (-) tap roots</i> | | | |
| Stem taper (_{H/D}) and % volume in deep soil layer (all root segments) (_{voldeep}) | $y = 1.24_{H/D} - 4.17_{voldeep} + 0.77$ | 0.83 | <0.001 |
| % Volume in deep soil layer (all root segments) (_{voldeep}) | $y = -5.06_{voldeep} + 3.10$ | 0.76 | <0.001 |
| Diameter at breast height (_{DBH}) | $y = -1.43_{DBH} + 3.74$ | 0.64 | 0.003 |
| Volume in shallow soil layer (all root segments) (_{shallowvol}) | $y = 1.63_{shallowvol} + 1.69$ | 0.64 | 0.003 |
| Stem volume (_{Svol}) | $y = -2.25_{Svol} + 5.59$ | 0.62 | 0.004 |
| Volume in intermediate soil layer (all root segments) (_{intvol}) | $y = -1.02_{intvol} + 3.59$ | 0.55 | 0.009 |
| Total root volume (_{totvol}) | $y = -0.722_{totvol} + 3.08$ | 0.55 | 0.009 |
| Inter-lateral length along tap root (_{inter}) | $y = -1.34_{inter} + 3.41$ | 0.50 | 0.015 |

Data is ordered with regard to significance of stem and root system variables. Data for root characteristics are proportional data for the corresponding compartments. All non-proportional data were log-transformed before analysis. All proportional (%) data were arcsine square root transformed before analysis

significantly increased (Table 2) and % volume allocation to other compartments, especially to sinker roots, decreased. Even though not the physiological tap root, this vertically growing root

may serve a similar function to the tap root with regard to tree anchorage. Differences in root system characteristics between treatments (-) and (+) tap roots were also observed visually (Fig. 2)

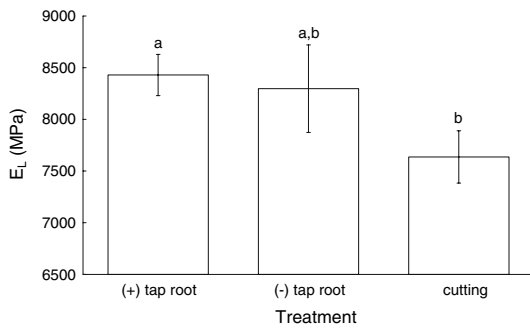


Fig. 3 Mean longitudinal modulus of elasticity (E_L) was significantly lower in roots from cuttings when compared to plants (+) tap roots only ($F_{2,46} = 2.57$, $P = 0.08$). Where letters in superscript differ, differences are significant ($P < 0.05$)

with plants (–) tap roots having one or several roots regenerating from where the tap root had been cut. However, %volume allocated to any root compartment did not differ significantly between plants (–) or (+) tap roots, even though %volume of deep roots was negatively regressed with F/CSA in (–) tap rooted plants. Therefore, juvenile Maritime pine has an inherently stable root system architecture, as plants which are perturbed through manipulation techniques are still able to develop root system morphologies similar to those of control plants.

The relative force necessary to deflect cuttings from the vertical was significantly less than that needed for seedlings, but when force was divided by stem CSA , no differences were found between treatments. Therefore, the lower force required to deflect the cuttings was due to differences in plant size only. These differences may become less pronounced over time, as found by Krasowski et al. (1996) in cuttings and seedlings of 11–21 year old Lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl. ex Loud.). We found no differences when trees were pulled in different directions, which is surprising as leeward roots were reinforced the most in terms of volume, length and number, depending on treatment. However, the trees studied were also all from within the stand and were therefore sheltered to a certain extent by the outer, edge trees. Hence, lateral loading may not have been sufficient to induce anchorage symmetry (Mickovski and Ennos 2003).

It is highly useful for forest managers to determine tree anchorage potential from growth characteristics, e.g. stem DBH, weight or volume, are frequently used as predictors of anchorage (Nicoll et al. 2006). With regard to root characteristics, few studies have used root system variables to predict root anchorage (Bailey et al. 2002; Dupuy et al. 2005a; Nicoll et al. 2006; Stokes et al. 2007), but a combination of the predictors root number and volume or size usually best predict uprooting force. When all treatments were pooled together in our study, no clear relationships were identified as R^2 was always <0.5 . When treatments were considered separately, surprisingly, the best predictors of F/CSA differed, even though no significant differences in mean values occurred between trees. In plants (+) tap roots, a combination of maximum root depth and lateral root number or %volume in the stump were the best predictors, whereas in plants (–) tap roots, stem taper combined with %volume root segments at a depth >0.62 m was the best predictor. However, as F/CSA is considered here as representative of stress, negative relationships mean improved anchorage and positive relationships the inverse (Table 5). In cuttings, where no predictors of root anchorage were found and as in plants (–) tap roots, the root system was manipulated through nursery techniques, the inherent anchorage mechanisms have been altered at an early stage of development. However, after 7 years growth, little disparity in mean growth variables exist between the two populations of seedlings, although small differences, possibly due to root system asymmetry, still affect the relationships between F/CSA and plant growth traits. However, after several more years' growth, it is unlikely that these differences will still be noticeable (Hobbs et al. 1987; Nörr 2003).

Results from our study are similar to those found by Sasse and Sands (1997) and Watson and Tombleson (2002), in that bare-root cuttings were less developed than seedlings in 1 year old *Eucalyptus globulus* Labill. and 3 year old radiata pine (*Pinus radiata* D. Don), respectively. Watson and Tombleson (2002) compared root architecture of direct-sown and bare-root seedlings, with that of bare-root cuttings. These authors suggest that the observed wind-firmness of bare-root seedlings

Table 5 An increase in the growth of certain plant characteristics improves or decreases anchorage in plants (+) and (–) tap roots

| Plants (+) tap roots | Plants (–) tap roots |
|---|--|
| <i>Anchorage is improved when an increase occurs in the following characteristics</i> | |
| Root number on stump | Volume in deep soil layer of all root segments |
| Stump proportion | DBH |
| Total root volume | Total root volume |
| % Volume in intermediate soil layer of all root segments | % Volume in intermediate soil layer of all root segments |
| Stem taper | Stem volume |
| Volume in windward and leeward roots | Inter-lateral length of roots on tap root |
| Root length on leeward side | Root number on leeward side |
| | Root length on leeward side |
| <i>Anchorage is worse when an increase occurs in the following characteristics</i> | |
| % Volume in shallow soil layer of all root segments | % Volume in shallow soil layer of all root segments |
| Maximum root depth | |
| Specific root surface | |

was due to an increase in biomass in the near-stem (ZRT) lateral roots, particularly in the leeward roots. In our study, we found that total root volume and the %volume allocated to all root segments in the intermediate soil layer (hence mainly composed of tap roots and sinkers) in seedlings were good indicators of wind-firmness, whereas an increase in the %volume allocated to all root segments in the shallow soil layer suggested poor stability (Table 5). Also in agreement with Watson and Tombleson, (2002, 2004), we show that trees respond typically to prevailing winds through structural reinforcement of those parts of the root system placed under most mechanical stress (Stokes et al. 1995; Tamasi et al. 2005; Danjon et al. 2005). Our results show that the underlying mechanisms governing adaptation to wind loading were generally similar in all treatments, but in contrast with adult Maritime pine trees, saplings exhibited a selective reinforcement in windward and leeward root length, both within the ZRT and beyond, and also in leeward sinker root length. In adult trees, root length increases on the windward side of shallow roots beyond the ZRT only (Danjon et al. 2005). In both saplings and mature trees, intermediate and oblique roots and deep roots did not exhibit any asymmetry. We suggest that in our saplings, the tap root plays a major mechanical role, and that the best way to aid the tap root to maintain its position is to reinforce the ZRT and sinkers by augmenting root size and number in both leeward and windward compartments. The stump, being

the upper part of the tap root is therefore also more important than in older trees without long tap roots (Nicoll and Ray 1996). Similarly, the mechanical role of roots beyond ZRT is thus less important in young trees compared to mature trees.

Cuttings were slightly straighter than seedlings, but this difference was not significant and was probably only due to the smaller size of these plants. Cuttings will have a smaller crown biomass, thus reducing crown drag, but high stem taper also increases resistance to wind loading and stem taper was significantly lower in cuttings compared to other trees. However, the shorter saplings could also have been protected from the prevailing wind by the dominant seedlings in the block. Chaperon et al. (1991) observed that cuttings of Maritime pine were straighter than seedlings 2 years after planting, but that this effect was not noticeable after 5 years of age. Lateral roots of cuttings also had significantly lower wood E_L and density compared to roots from seedlings, suggesting that this mode of reproduction can alter certain aspects of morphogenesis. A lower E_L would increase tree flexibility, thus enabling trees to bend more easily during wind loading and then to return to an upright position. The decrease of mechanical properties along lateral roots is linked to changes in xylem structure (Stokes and Guitard 1997). However, few data exist concerning this relationship in roots and more studies are needed to better understand this phenomenon.

Although bare root cuttings of certain species e.g. *Quercus rubra* L. (Schultz and Thompson 1997) and *E. globulus* (Sasse and Sands 1997), are successfully used in tree improvement programs, it is unlikely that Maritime pine cuttings will be used on a large scale, due to their poor performance with regard to stem volume, compared to seedlings the same age (Chaperon et al. 1991). The use of cuttings to determine the role of the tap root in tree anchorage is not a useful system, as one or several of the lateral roots in cuttings changes direction to “become” a tap root. However, this regeneration demonstrates the inherent stability of root system architectural patterns in juvenile Maritime pine, even in perturbed plants. The rigid tap root appears to play a major mechanical role in anchorage of seedlings, and its position is reinforced by lateral roots holding it in place like guy ropes (Ennos 1994). Nevertheless, questions still remain concerning the application of these results to the mature tree, where a large root-soil plate is also present. The use of numerical modelling (Dupuy et al. 2005a, b) may be the only viable, short-term method available to compare the overturning resistance of adult trees in similar conditions with the same root architecture, but with/without presence of any given root. Similarly, further work needs carrying out on how soil properties can be used to predict subsequent uprooting force (Moore 2000; Nicoll et al. 2006). In particular, soil moisture content and compaction can significantly alter both anchorage resistance and the mode of failure during loading (Ennos 1990; Goodman and Ennos 1999). Nevertheless, our study has showed that the most useful indicators of root anchorage depend on how seedlings have been treated in the nursery and the subsequent transplantation techniques, which will probably influence tree mechanical stability later on in life.

Acknowledgments Thanks are due to F. Bernier, B. Montoussset, L. Séverin, M. Guedon and E. Borg for help with extraction of the root systems. S. Berthier and H. Huynh aided with measurements of root system characteristics and T. Fourcaud provided useful advice throughout the study. H. Khuder was funded by a postgraduate bursary from the Syrian government. K. Gouskou was funded by the E.U. project Eco-slopes (QLK5-2001-00289).

References

- Auberlinder V (1982) De l'instabilité du Pin maritime. Ann Rech Sylvicol AFOCEL, 139–176
- Bailey PHJ, Currey JD, Fitter AH (2002) The role of root system architecture and root hairs in promoting anchorage against uprooting forces in *Allium cepa* and root mutants of *Arabidopsis thaliana*. J Exp Bot 53:333–340
- Balneaves JM, De La Mare PJ (1989) Root patterns of *Pinus radiata* on five ripping treatments in a Canterbury forest. N Z J For Sci 19:29–40
- Batschelet E (1981) Circular statistics in biology. Academic Press, London, p 371
- Berthier S, Stokes A (2006) Righting response of artificially inclined Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) saplings to wind loading. Tree Physiol 26:73–79
- Burdett AN, Coates H, Eremko R, Martin PAF (1986) Toppling in British Columbia's lodgepole pine plantations: significance, cause and prevention. Forestry Chron 62:433–439
- Burschel P, Stimm B (1993) Der Wurzelschnitt. Forst und Holz 48:S520–S524
- Chaperon H, Hinschberger F, Haury P, Alazard P (1991) Etude comparative du développement de plants de pin maritime issus de boutures et de semis. Ann Rech Sylvicol AFOCEL, 15–34
- Coutts MP (1986) Components of tree stability in Sitka spruce on peaty gley soil. Forestry 59:173–197
- Coutts MP, Grace J (eds) (1995) Wind and trees. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 485 pp
- Coutts MP, Lewis GJ (1983) When is the structural root system determined in Sitka spruce? Plant Soil 71:155–160
- 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
- Crook MJ, Ennos AR (1997) The increase in anchorage with tree size of the tropical tap rooted tree *Mallotus wrayi*, King (Euphorbiaceae). In: Jeronimidis G, Vincent JFV (eds) Plant biomechanics. Centre for Biomimetics, Reading, pp 31–36
- Cucchi V, Bert D (2003) Wind-firmness in *Pinus pinaster* Ait. stands in Southwest France: influence of stand density, fertilisation and breeding in two experimental stands damaged during the 1999 storm. Ann For Sci 60:209–226
- Cucchi V, Meredieu C, Stokes A, Berthier S, Bert D, Najjar M (2004). Root anchorage of inner and edge trees of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait) growing in different soil podzolic conditions. Trees – Struct Func 18:460–466
- Cucchi V, Meredieu C, Stokes A, de Coligny F, Suarez J, Gardiner B (2005) Modelling the windthrow risk for simulated stands of Maritime pine. For Ecol Manage 213:184–196
- Danjon F (1994) Heritabilities and genetic correlations for estimated growth curves parameters in maritime pine. Theor Appl Genet 89:911–921

- 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
- Danjon F, Sinoquet H, Godin C, Colin F, Drexhage M (1999b) Characterisation of structural tree root architecture using 3D digitising and AMAPmod software. *Plant Soil* 211:241–258
- Danjon F, Fourcaud T, Bert D (2005) Root architecture and wind-firmness of mature *Pinus pinaster*. *New Phytol* 168:387–400
- Dupuy L, Fourcaud T, Stokes A (2005a) A numerical investigation into factors affecting the anchorage of roots in tension. *Eur J Soil Sci* 56:319–327
- Dupuy L, Fourcaud T, Stokes A (2005b) A numerical investigation into the influence of soil type and root architecture on tree anchorage. *Plant Soil* 278:119–134
- Ennos AR (1990) The anchorage of leek seedlings: the effect of root length and soil strength. *Ann Bot - London* 65:409–416
- Ennos AR (1994) The biomechanics of root anchorage. *Biomimetics* 2:129–137
- Fourcaud T, Blaise F, Lac P, Castera P, de Reffye P (2003) Numerical modelling of shape regulation and growth stresses in trees II. Implementation in the AMAPpara software and simulation of tree growth. *Trees – Struct Funct* 17:31–39
- Gaspar MJ, Borralho N, Lopes Gomes A (2005) Comparison between field performance of cuttings and seedlings of *Eucalyptus globulus*. *Ann For Sci* 62:837–841
- Gardiner BA, Quine C (2000). Management of forests to reduce the risk of wind damage – a review with particular reference to the effects of strong winds. *For Ecol Manage* 135:261–277
- Gardiner BA, Peltola H, Kellomaki S (2000) Comparison of two models for predicting the critical wind speeds required to damage coniferous trees. *Ecol Model* 129:1–23
- Girouard RM (1995) Root form and stability of outplanted trees: results of a 1989 survey. *Arboric J* 19:121–146
- Godin C, Guédon Y (1999) AMAPmod v1.8. Introduction and reference manual. CIRAD, Montpellier, France
- Godin C, Guédon Y, Costes E (1999) Exploration of plant architecture databases with the AMAPmod software illustrated on an apple-tree family. *Agronomie* 19:163–184
- Goodman AM, Ennos AR (1999) The effects of soil bulk density on the morphology and anchorage mechanics of the root systems of sunflower and maize. *Ann Bot – London* 83:293–302
- Guitard D (1987) *Mécanique du Bois et Composites*. Editions Cepadues, Toulouse
- 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
- Hintikka V (1972) Wind-induced movements in forest trees. *Comm Inst For Fenn* 76:1–56
- Hobbs SD, Stafford SG, Slagle RL (1987) Undercutting conifer seedlings: effect on morphology and field performance on droughty sites. *Can J For Res* 17:40–46
- Jinks RL, Kerr G (1999) Establishment and early growth of different plant types of Corsican pine (*Pinus nigra* var. *maritima*) on four sites in Thetford Forest. *Forestry* 72:293–304
- Krasowski MJ, Owens JN (2000) Morphological and physiological attributes of root systems and seedling growth in three different *Picea glauca* reforestation stock. *Can J For Res* 30:1669–1681
- Krasowski MJ, Hawkins CDB, Coates H, Ott PK (1996) Static tests of lodgepole pine stability in the central interior of British Columbia. *Can J For Res* 26:1463–1472
- Lindström A, Rune G (1999) Root deformation in containerised Scots pine plantations – effects on stability and stem straightness. *Plant Soil* 217:29–37
- Maugé JP (1987) *Le Pin maritime : premier résineux de France*. Editions IDF, Paris
- Mickovski SB, Ennos AR (2002) A morphological and mechanical study of the root systems of suppressed crown Scots pine *Pinus sylvestris*. *Trees – Struct Funct* 16:274–280
- Mickovski SB, Ennos AR (2003) Anchorage and asymmetry in the root system of *Pinus peuce*. *Silva Fenn* 37:161–173
- Mickovski SB, Stokes A, van Beek LPH (2005) A decision support tool for windthrow hazard assessment and prevention. *For Ecol Manage* 216:64–76
- Moore JR (2000) Differences in maximum resistive bending moments of *Pinus radiata* trees grown on a range of soil types. *For Ecol Manage* 135:63–71
- 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, Achim A, Mochan S, Gardiner BA (2005) Does steep terrain influence tree stability? A field investigation. *Can J For Res* 35:2360–2367
- Nicoll BC, Gardiner BA, Rayner B, Pearce AJ (2006) Anchorage of coniferous trees in relation to species, soil type, and rooting depth. *Can J For Res* 36:1871–1883
- Nörr R (2003) Planting – a risk for the stability of forest stands? In: Ruck B, Kottmeier C, Mattheck C, Quine C, Wilhelm G (eds) International conference wind effects on trees, September 16–18, 2003. University of Karlsruhe, Germany, pp 281–288
- Rizzo DM, Gross R (2000) Distribution of *Armillaria* on pear root systems and a comparison of root excavation techniques. In: Stokes A (ed) The supporting roots of trees and woody plants: form, function and physiology. *Developments in plant and soil sciences*, vol 87. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp 305–311
- Ruck B, Kottmeier C, Mattheck C, Quine C, Wilhelm G (eds) (2003) International conference wind effects on trees, September 16–18, 2003. University of Karlsruhe, Germany, p 375
- Sasse J, Sands R (1997) Configuration and development of root systems of cuttings and seedlings of *Eucalyptus globulus*. *New Forests* 14:85–105

- Schultz RC, Thompson JR (1997) effect of density control and undercutting on root morphology of 1plus0 bareroot hardwood seedlings: five-year field performance of root-graded stock in the central USA. *New Forests* 13:301–314
- Sinoquet H, Rivet P, Godin C (1997) Assessment of the three-dimensional architecture of walnut trees using digitizing. *Silva Fenn* 3:265–273
- South DB, Shelton J, Enebak SA (2001) Geotropic lateral roots of container-grown longleaf pine seedlings. *Native Plants J* 2:126–130
- Stokes A (1999) Strain distribution during anchorage failure in root systems of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) at different ages and tree growth response to wind-induced root movement. *Plant Soil* 217:17–27
- Stokes A, Berthier S (2000) Irregular heartwood formation in Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) is linked to eccentric, radial stem growth. *For Ecol Manage* 135:115–121
- Stokes A, Guitard D (1997) Tree root response to mechanical stress. In: Altman A, Waisel Y (eds) *The biology of root formation and development*. Plenum Publishing, New York, pp 227–236
- Stokes A, Fitter AH, Coutts MP (1995) Responses of young trees to wind: effects on root architecture and anchorage strength. *J Exp Bot* 46:1139–1146
- 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 – Struct Func* 12:334–339
- Stokes A, Lucas A, Jouneau L (2007) Plant biomechanical strategies in response to frequent disturbance: uprooting of bamboo growing on landslide prone slopes in Sichuan, China. *Am J Bot* (In press)
- Tamasi E, Stokes A, Lasserre B, Danjon F, Berthier S, Fourcaud T, Chiatante D (2005) Influence of wind stress on root system development and architecture in oak seedlings (*Quercus robur* L.). *Trees – Struct Func* 19:374–384
- Telewski FW (1995) Wind-induced physiological and developmental responses in trees. In: Coutts MP, Grace J (eds) *Wind and trees*. Cambridge University Press, pp 237–263
- Watson AJ, Tombleson JD (2002) Toppling in juvenile pines: a comparison of the root system characteristics of direct-sown seedlings, and bare-root seedlings and cuttings. *Plant Soil* 239:187–196
- Watson AJ, Tombleson JD (2004) Toppling in juvenile pines: temporal changes in root system characteristics of bare-root seedlings and cuttings. *N Z J For Sci* 34:39–48