

# Le rôle du sol et de l'ancrage racinaire

## Soil, roots and anchorage of forest trees

Frédéric Danjon<sup>1</sup>, Christophe Drénou<sup>2</sup>, Lionel Dupuy<sup>2,3,4</sup>, François Lebourgeois<sup>5</sup>

<sup>1</sup>INRA, UR1263, Unité de Recherche EPHYSE, Centre de Bordeaux, 69 route d'Arcachon, F-33612, Cestas, France, fred@pierroton.inra.fr ; <sup>2</sup>IDF Maison de la forêt 7, chemin de la Lacade 31320 AUZEVILLE TOLOSANE France ; <sup>3</sup> Laboratoire de Rhéologie du Bois 69 route d'Arcachon, F-33612 Cestas, France ; <sup>4</sup> adresse actuelle Université de Cambridge Département Sciences des Plantes, Downing Street, CB2 3EA, Cambridge, UK ; <sup>5</sup> ENGREF, UMR INRA ENGREF 1092, Equipe Ecologie Forestière, 14 rue Girardet CS 14216, 54042 Nancy Cedex

### 1.1 Résumé

La mécanique de l'ancrage des arbres n'est étudiée que depuis peu. Cette discipline a bénéficié dernièrement de la mise en oeuvre de nouvelles techniques, notamment en terme de mesures et d'analyse de l'architecture des systèmes racinaires d'arbres adultes et de modélisation de l'ancrage. Les principales avancées de ces cinq dernières années concernent :

1 L'influence de l'architecture racinaire sur la stabilité, avec une meilleure connaissance du rôle du pivot, des différentes catégories de racines et de l'adaptation de la structure aux stimuli mécaniques, en particulier dans la direction des vents dominants.

2 l'examen des chablis de deux espèces forestières majeures en Europe, le chêne et le hêtre qui a permis de mieux comprendre les stratégies d'enracinement en fonction de la nature du sol.

3 l'étude de la mécanique du chablis par simulation pour explorer la dynamique du phénomène ainsi que l'interaction entre type de sol et type d'architecture racinaire.

Les travaux sur l'ancrage n'ont cependant été réalisés que sur un petit nombre d'espèces modèles, principalement l'épicéa de Sitka, le chêne, le hêtre et le pin maritime. Quelques recommandations pratiques découlant de ces recherches sont proposées en fin de chapitre.

Mots clef : ancrage, arbre forestier, architecture racinaire, biomécanique, chablis, sol, stabilité, système racinaire

#### Abstract

The mechanics of tree anchorage is a fairly new discipline. Several techniques have been developed recently in this field including the measurement and analysis of coarse root architecture and modelling of anchorage. The main results of the last five years were gathered in the following fields:

1 Influence of root architecture on stability, role of the tap root and of several root categories, adaptation to mechanical stimuli, in particular the reinforcements in the prevailing winds direction.

2 the examination of windthrown oak and beech trees, two main European forest tree species, provided new insight in the rooting strategies vs. soil type.

3 simulating the mechanism of windthrow to assess its dynamics and to investigate the interaction between soil type and root architecture.

These researches were made on a small number of species including mainly Sitka spruce, oak, beech and maritime pine. Some practical recommendations from these findings were given at the end of this chapter.

Key words : anchorage, forest tree, root architecture, biomechanics, windthrow, soil, stability, root system.

## 2 Introduction

Les conditions extrêmes qui conduisent les arbres jusqu'au déracinement correspondent en général à une chaîne de processus biologiques et physiques d'une extraordinaire complexité. Pour éviter le chablis, le système racinaire, structure rigide et densément ramifiée, doit pouvoir distribuer et répartir dans le sol des forces excessivement concentrées à la base du tronc. Les systèmes racinaires se développent selon des modes les plus variés (Atger et Edelin, 1994) pour répondre autant aux contraintes endogènes que environnementales (compétition, absorption de l'eau et des nutriments, impédance du sol). Le sol avec lequel le système racinaire entre en interaction mécanique est une matrice meuble dont le comportement est fortement variable : ses propriétés dépendent de l'origine géologique de ses particules, de sa structure, de sa compaction mais aussi de sa teneur en eau. Le sol est souvent saturé d'eau au moment des tempêtes. Enfin, le mode de détérioration de l'ancrage dépend étroitement de la nature des forces auxquels les arbres sont soumis (durée, périodicité, intensité).

Depuis les tempêtes de 1999, les données acquises ont permis de faire progresser la compréhension des mécanismes et des déterminants du phénomène de déracinement. Les progrès restent néanmoins lents et difficiles car les méthodes d'investigation actuelles, modélisations et expérimentales, n'apportent souvent que des informations partielles. Notamment parce que le comportement de l'ancrage peut difficilement être suivi pendant une tempête. Trois types de méthodes d'étude de l'ancrage sont utilisées (Danjon et al., 2005<sup>\*1</sup>) :

(A) Les inventaires de dégâts de tempête à l'échelle du peuplement et de l'arbre – comparaison d'architectures racinaires et de conditions pédologiques entre arbres chablis et éventuellement avec des arbres intacts (e. g. Lebourgeois et Jabiol 2002\* ; Cucchi et Bert, 2003\* ; Danjon et al., 2005\*). Les conditions météorologiques et pédologiques sont cependant spécifiques à chaque tempête.

(B) Les essais de treuillage du tronc, statiques ou dynamiques combinés à une description du sol, des racines et de la plaque sol-racine (e. g. Coutts, 1983 ; Cucchi et al., 2005\* ; Meredieu et al., ce même ouvrage). Le comportement du tronc et du sol peut être suivi par des inclinomètres (e. g. Cucchi et al. 2005\*), des capteurs 3D ou par un suivi photomécanique (Robin et al., 2003\*). Ces essais ne permettent de reproduire que partiellement les effets d'une tempête. Le treuillage statique surestime la résistance de l'arbre (Nielsen, 1990).

(C) Le déracinement peut être modélisé et simulé par des méthodes numériques. Ces modèles se basent sur des données réelles des propriétés mécaniques du sol et des racines mais ils sont nécessairement construits à partir d'hypothèses simplificatrices (e. g. Dupuy et al., 2005a\*).

Pour (A) et (B), les mesures peuvent être assez simples (dimension de la plaque racinaire, profondeur de sol, nombre, longueur et la morphologie des racines extérieures à la plaque racinaire). Mais elles peuvent aussi aller jusqu'à une numérisation 3D complète du système racinaire (Danjon et al., 1999a & b). Les paramètres mécaniques ne peuvent être enregistrés qu'en (B).

La combinaison de ces différentes approches a ainsi permis de surmonter en partie les difficultés expérimentales et méthodologiques inhérentes à l'enfouissement des racines, dégageant un tableau général des mécanismes et des déterminants du déracinement. Dans ce chapitre nous présentons d'abord la structure des systèmes racinaires : allocation, architecture et influence du sol et de la sylviculture. Puis nous présentons les connaissances sur la mécanique du déracinement et l'adaptation des systèmes racinaires aux contraintes mécaniques. Enfin, ce chapitre se termine par la formulation de recommandations pratiques qui se dégagent des récentes études.

---

<sup>1</sup>les publications liés à des projets financés dans le cadre des appels d'offres GIP Ecofor "forêt, vents, risques" sont signalés avec un astérisque

## **2.1 L'allocation de ressources au système racinaire**

La stabilité d'un arbre est d'abord déterminée par l'allocation de biomasse aux racines de structure (Nicoll et Ray, 1996). Les estimations de biomasses sont réalisées par séchage et pesée des différentes classes de racines. Elles peuvent aussi être réalisées par numérisation 3D. Nicoll et al. (1995) ont montré que la biomasse des racines de structure sans la souche expliquait mieux la stabilité que la biomasse des racines de structure dans son ensemble. La souche peut être définie comme la partie du pivot qui correspond au prolongement du tronc dans le sol et porte la couronne de racines traçantes (Danjon et al., 2005\*), elle représente environ 20% de la biomasse de racines de structure chez le pin maritime des Landes adulte. Elle a un rôle mécanique bien spécifique, reliant le tronc et les racines. La concentration en carbone des racines est inversement proportionnelle à leur diamètre (Bert et Danjon, 2006). Les pins treuillés de la lisière au vent dominant ont un ratio plaque racinaire/biomasse aérienne 50% plus élevé et une résistance à l'arrachement supérieure si on les compare aux pins de l'intérieur du peuplement (Cucchi et al. 2004).

Chez le pin maritime à 5 ans, le système racinaire hors souche représente environ 25% du volume cumulé tronc entier + souche + racines (Danjon et al. 1999b), ce chiffre passe à 16% chez des arbres de 50 ans. Cette dernière proportion était inférieure de 12% chez des arbres chablis fin 1999, dans un peuplement de 50 ans avec 10% de chablis (Danjon et al., 2005\*).

Il est d'usage de distinguer les racines fines des racines de structure, d'autant que les méthodes d'étude correspondantes ne sont pas les mêmes. La limite de diamètre entre les deux catégories est souvent fixée à 2 mm (Böhm, 1979). D'un point de vue mécanique les racines fines assurent la cohésion du sol en constituant une armature. Les racines de structure sont en revanche structurées à partir du collet en système racinaire, leur distribution spatiale à l'échelle d'une parcelle est donc hétérogène : la biomasse de racine diminue en général quand on s'éloigne du collet.

## **2.2 L'architecture du système racinaire**

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

### **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. Des mesures réalisées uniquement sur chablis sont biaisées si le chablis n'a touché qu'une partie des arbres.

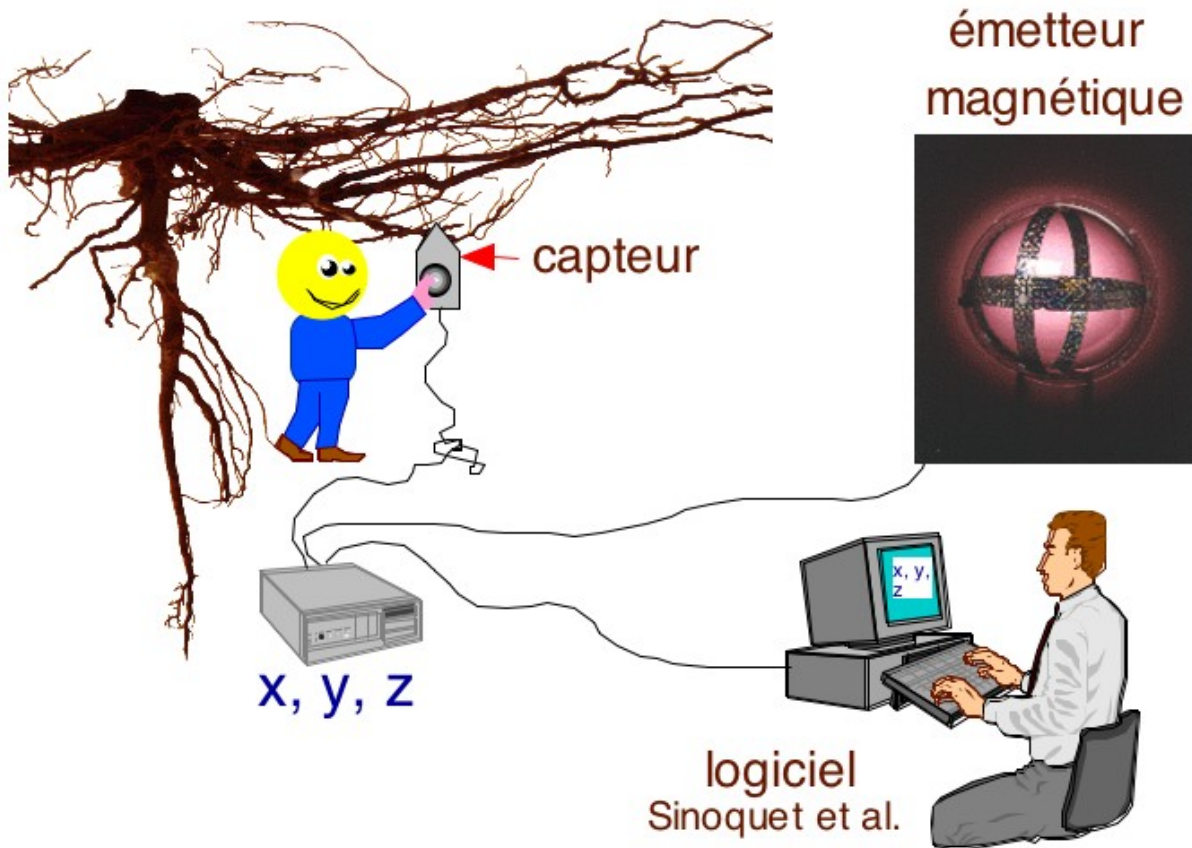


Figure 1 : Numérisation semi-automatique à l'aide d'un numériseur à trois dimensions. Les racines sont subdivisées en segments de taille arbitraire. Le champ magnétique capté par le capteur permet de mesurer les coordonnées des extrémités de ces segments. Le numériseur est piloté par un logiciel qui permet de saisir en même temps la topologie, c'est à dire la position des segments et axes dans l'arborescence (Schéma : D. Bert).

## Mesure de l'architecture

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 (e. g. Köstler et al., 1968 ; Drenou, 2003\*a). Les premières caractérisations quantitatives ont été effectuées en mesurant la surface des sections de racines à différentes distances radiales (« cross sectional area » – CSA en Anglais) sur les racines traçantes d'arbres à enracinement superficiel (Cutts, 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 par numérisation à 3 dimensions manuelle ou semi-automatique combinée à un codage architectural (Danjon et al., 1999a ; Oppelt et al., 2000 ; Dupuy et al., 2003\* - fig. 2). 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). 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. (2005b\*) ont utilisé des fonctions 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 (Reubens et al. 2005).

## 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). Une essence passe par des stades de développement particuliers, caractérisés par une morphologie plus ou moins typique (e. g. 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 (cf. Pagès et al., 2000) qui peuvent servir à tester des hypothèses.

La majorité des arbres forestiers des régions tempérées émet un pivot au stade du semis (Atger, 1992 ; Weber et Matteck, 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 de racines obliques.** Köstler et al. (1968) définissent ainsi 3 types d'architecture (figure 2) : les systèmes à pivots, les systèmes à pivots secondaires et les système 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.

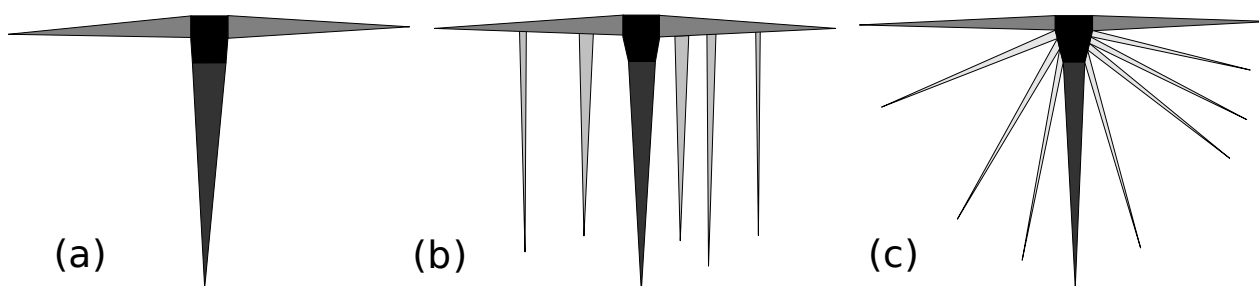


Figure 2 : Représentation schématique des trois grands types d'architecture racinaires des espèces d'arbres tempérées : (a) à pivot (b) à pivots secondaires (c) en coeur. D'après Koestler et al. (1968). En supprimant le pivot du type (a), on obtient un système racinaire superficiel, en forme d'assiette. Schéma : F. Danjon.

(2) **les modes de ramification/fourchaison** 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 2003a\* ; Drénou et al., 2004\*).

(3) **le développement retardé de racines.** Le platane, le douglas, les chênes pédonculés et sessiles, hêtre, platane, 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 2003a\*). Le pin maritime, 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 2003a\* ; Drénou et al. 2004\*).

Drénou (2003a\*) propose une classification des systèmes racinaires en utilisant ces trois propriétés, ce qui donne 12 combinaisons théoriques. Il va sans dire que l'architecture racinaire

d'un arbre dépend du mode de reproduction dont il est issu : semis, bouture, drageon, taillis recépé...

Les systèmes racinaires sans racines obliques, sans fourchaison et sans développement retardé sont les plus sensibles à une perturbation de la morphogénèse (Atger et Edelin, 1994 ; Edelin et Atger, 1994) : si leur couronne de racines traçantes est altérée ou n'est pas symétrique, elle le restera, et la distribution des pivots sera elle aussi dissymétrique, car ceux-ci se développent sur les racines traçantes (Coutts et al., 1990 ; Danjon et al., 2005\*). Par ailleurs, les systèmes racinaires peuvent être fortement affaiblis par des pourridiés. Ainsi, dans des peuplements de peupliers trembles endommagés par une tempête, 5% des arbres intacts étaient infectés par le fomès. Cette proportion atteignait en revanche 86% des arbres chablis (Landis et Evans, 1974 et voir Colin et al., ce même ouvrage).

La proportion de différents types de racines a été quantifiée chez le pin maritime avant coupe rase sur podzol landais à partir de la numérisation 3D de 12 systèmes racinaires (Danjon et al., 2005\*). Les racines ont été classées par compartiments en fonction de leur contribution potentielle à l'ancrage de l'arbre, avec des limites relatives permettant de tenir compte de la grande variabilité des profils de sol et de taille des arbres (figure 3). La zone centrale du système racinaire est constituée d'une espèce de cage emprisonnant un volume important de sol et formée par (3) la partie proximale des racines traçantes (27% du volume de racines), (2) le pivot (7,5%), (5) de nombreuses racines plongeantes (22%) et (7) des racines profondes (14%). Cette cage est haubanée par (4) de longues racines horizontales (13%) portant (6) des plongeantes (3%). Les (8) racines horizontales à profondeur intermédiaire ne représentent que 10% et les (9) racines obliques 3% du volume de racines.

La cage représente plus de 13,5% du volume du tronc + souche + racines chez des arbres non chablis, mais est inférieure à 10% dans le tiers des arbres chablis et atteint 16% chez un arbre dominant non chablis.

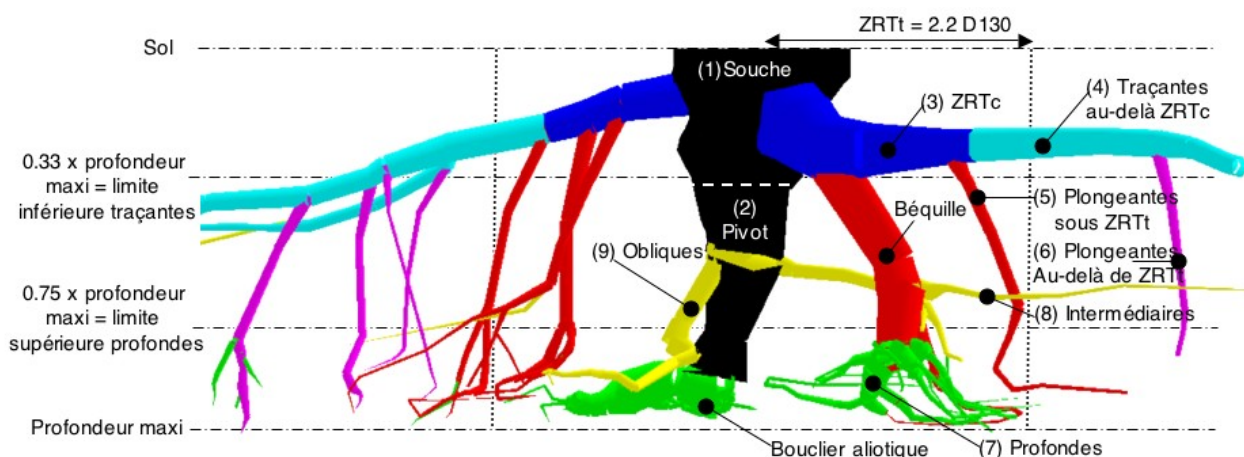


Figure 3 : Schéma des compartiments racinaires du pin maritime. Les racines sont notamment classées à partir de la profondeur et de la distance radiale de leur point d'insertion en utilisant les limites indiquées sur le schéma. Reconstitution 3D à partir d'une sélection de racines mesurés sur un pin maritime de 50 ans. D'après Danjon et al. (2005). ZRT = partie proximale des racines traçantes - voir plus loin.

### Anastomoses des racines

L'aptitude des espèces à faire des anastomoses de racines est variable. Celles-ci sont plus fréquentes quand la densité de racines est élevée, ce qui est le cas des arbres adultes sur sols

superficiels (Fraser et Gardiner, 1967 ; Külla et Lõhmus, 1999 ; Drénou, 2003b\* ; Danjon et al., 2005\*). Chez le pin maritime, seules des soudures intra-individu ont été observées, elles peuvent représenter en moyenne 4% de la surface racinaire chez des arbres adultes, plus si on compte les anastomoses qui se produisent au contact de l'horizon induré (bouclier aliotique - figure 4). Chez le platane, les racines traçantes fourchent et des racines à développement retardé apparaissent sur la souche, ce qui a pour conséquence la formation de nombreux contacts entre racines. Le platane adulte est ainsi doté d'un véritable socle de racines composé d'un réseau de racines traçantes abondamment anastomosées (Edelin et Atger, 1994). Certaines espèces présentent de nombreuses anastomoses inter-individus qui peuvent permettre à des souches d'arbres abattus d'être intégrées dans le système racinaire d'arbres voisins (Fraser et Gardiner, 1967 ; Külla et Lõhmus, 1999 ; Drénou, 2003b\*). Les anastomoses contribuent à la stabilité en rigidifiant la partie centrale du système racinaire (Lyford, 1984 ; Danjon et al., 2005\*) et en liant les systèmes racinaires les uns aux autres lorsqu'elles sont inter-arbres. Mais dans ce dernier cas, elles peuvent être une voie d'infection pour les pathogènes.

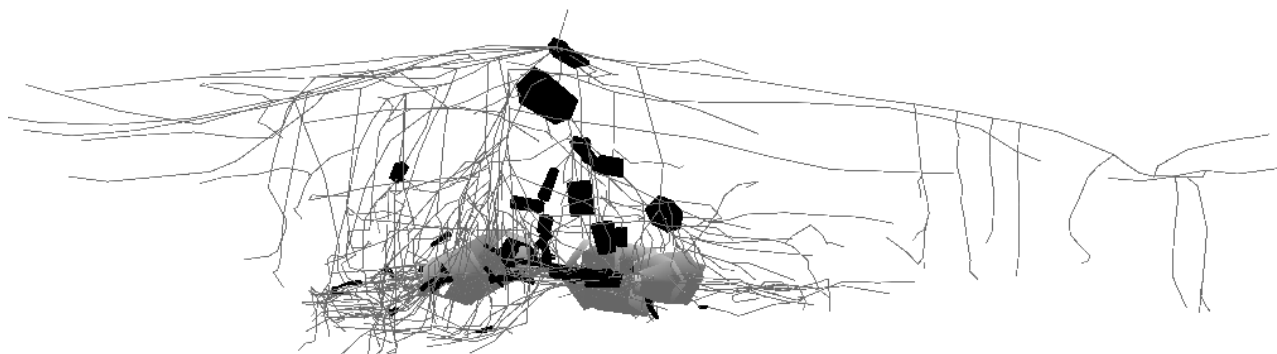


Fig 4 Anastomoses racinaires d'un pin maritime de 50 ans, massif landais : les segments anastomosés sont représentés par des cylindres à leur taille réelle, les autres segments sont représentés avec un diamètre de 4 mm. Les éléments du bouclier aliotique sont représentés en gris comme des éléments circulaires alors qu'ils sont aplatis, les autres anastomoses sont en noir. Vue perpendiculaire à la direction du vent lors de la tempête de 1999 (image : F. Danjon ).

## L'effet du sol sur l'architecture racinaire

Les contraintes du sol peuvent modifier radicalement la morphologie du système racinaire (Lebourgeois et Jabiol, 2002\*). D'après Köstler et al. (1968), ce n'est pas tant la nature du profil pédologique qui détermine l'architecture des racines de structure des arbres forestiers, que les éléments pédologiques qui limitent la croissance des racines de par leurs propriétés physiques de pénétrabilité : horizons compacts, tassés ou indurés, engorgements (durée, intensité, type de nappe, etc...), cailloux, roche mère, semelle de labour, dérayure... Les forêts européennes sont souvent installées sur les sols difficiles qui ne pouvaient être utilisés pour l'agriculture. Ces sols sont souvent peu profonds, l'enracinement étant justement limité par un des éléments cités ci-dessus. Sur un profil pédologique donné, les profondeurs d'enracinement varient en fonction de l'espèce et de la structure des horizons : un horizon profond compact peut être très prospectable si la structure est en agrégats, improspectable si elle est massive (Lebourgeois et Jabiol, 2002\*). L'expansion des racines varie aussi en fonction des propriétés nutritionnelles et des possibilités d'alimentation hydrique.

Chez l'épicéa de Sitka, la proportion de racines dans la biomasse de l'arbre est plus élevée dans les sols pauvres et superficiels (Fraser et Gardiner, 1967). L'épicéa commun est très sensible à l'hydromorphie et l'anoxie qui limitent donc sa profondeur d'enracinement (Puhe, 2003).

Le pin maritime sur podzol mésophile montre une très large variabilité pour certains caractères architecturaux, variabilité qui est attribuable en grande partie à la variation du profil

pédologique intra parcelle, lui-même fonction de la microtopographie qui se présente sous forme de micro-crêtes de quelques dizaines de mètres de long et de quelques dizaines de centimètres de haut (Danjon et al., 2005\* - figure 5). Sur les micro-crêtes, un horizon induré ("alios") peut remonter jusqu'à moins de 0,5 m de profondeur. Dans les micro-creux, l'enracinement n'est limité que par la nappe phréatique d'été à environ 1,2 m de profondeur. Entre crêtes et creux on observe des situations intermédiaires. Lorsque les pivots rencontrent un horizon induré (« alios » dans les podzols du massif landais) ils produisent une prolifération de racines horizontales emmêlées et anastomosées constituant un véritable bouclier. Sur les crêtes, au contact de l'alios, les pivots produisent une prolifération de racines horizontales emmêlées et anastomosées constituant un véritable bouclier qui représente en moyenne 10% du volume des racines chez les arbres adultes, et un feutrage très dense de racines fines. Dans les micro-creux, les pivots se terminent par des pinceaux de fines racines qui meurent et se renouvellent (Nicoll et Coutts, 1998 ; Danjon et al., 2005\*). Un ennoyage temporaire peut y provoquer des mortalités dans la couronne des racines traçantes, compensées par un développement du pivot et des racines horizontales à profondeur intermédiaire. Les racines intermédiaires ne haubantent pas directement la souche, portent peu de pivots et n'ont pas une distribution circulaire régulière, elles sont donc peu efficaces pour l'ancrage (Danjon et al., 2005\*). Notons que, dans ce cas, il n'y a pas de corrélation entre la profondeur de sol disponible (de 0,7 m à 1,25 m) et la taille de l'arbre. Les pins ayant poussé sur l'alios ont par ailleurs une longueur relative du houppier plus grande (Cucchi et al. 2004\*).

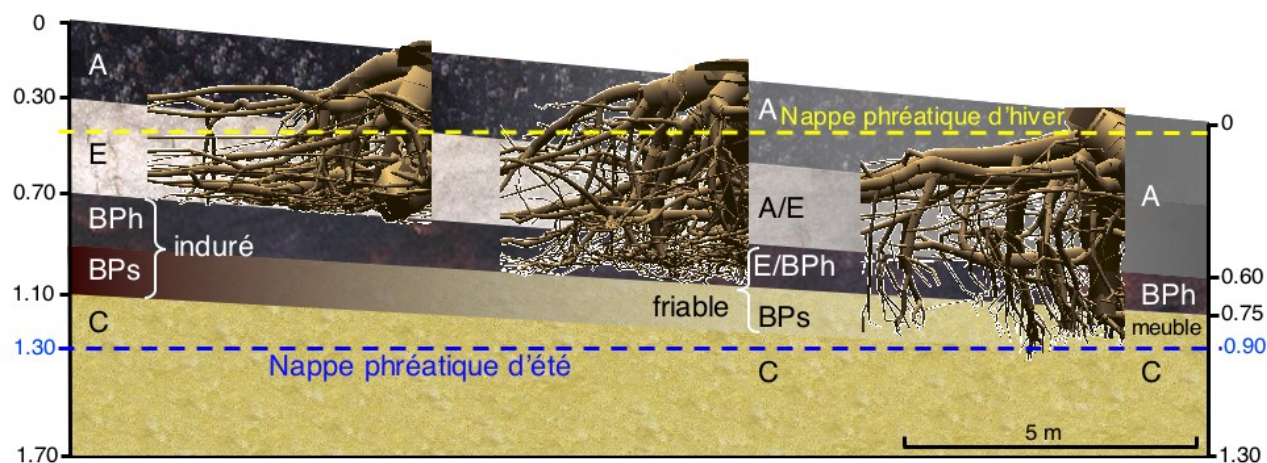


Figure 5 : Schéma d'une toposéquence de podzol sableux hydromorphe avec les morphologies racinaires correspondantes. Toposéquence d'après Righi et Wilbert (1984) et Jolivet et al. (2003). L'horizon organique n'est pas représenté. L'échelle horizontale ne vaut que pour la chronoséquence. Nom des horizons d'après la World Reference Base for Soil Resources (WRB). Même échelle horizontale et verticale pour les systèmes racinaires et la profondeur du sol (m). Demi-systèmes racinaires de pin maritime de 50 ans numérisés. D'après Danjon et al 2005.

Des comparaisons entre le chêne sessile et le hêtre adultes mettent en évidence une très bonne stabilité des deux essences sur les sols sans contrainte et une stabilité réduite sur les sols superficiels à dalle calcaire, avec une profondeur du sol inférieure à 0.6 m (Lebourgeois et al., 2004\*). Le chêne sessile peut présenter un enracinement dense puissant dans des argiles lourdes jusqu'à 1.7 m de profondeur, il prospecte parfaitement les horizons engorgés (Lebourgeois et Jabiol 2002\*). En revanche, sur des stations similaires, on observe un arrêt brutal de l'enracinement du hêtre qui ne supporte pas l'anoxie ou les horizons compactés. Ainsi, une station riche mais avec un horizon argileux compact à 0.6 m de profondeur et présentant des traces d'hydromorphie est favorable pour sa croissance, mais très défavorable pour la stabilité (Lebourgeois et Jabiol 2002\* ; Lebourgeois et al., 2004\*). Une forte charge en éléments grossiers ne constitue pas une contrainte très forte pour le développement racinaire profond du chêne, des racines aplaties et très déformées sont observables entre les éléments grossiers. Le hêtre passe avec plus de difficultés les éléments grossiers par l'intermédiaire de racines ligneuses de plus faible diamètre que celles du chêne.



Certaines essences ont la faculté de compenser le manque de prospection en profondeur par la mise en place d'un système d'autant plus traçant que les contraintes sont fortes. C'est notamment le cas du hêtre mais pas du chêne sessile (Lebourgeois et al., 2004\*). Le pin maritime et le douglas compensent une faible profondeur de sol par une réduction de l'allocation de ressources au pivot, au profit des racines traçantes, pivots secondaires et racines proches de la limite inférieure d'enracinement (McMinn, 1963 ; Cucchi et al., 2004\* ; Danjon et al., 2005\*).

La nature du sol peut influencer la symétrie du système racinaire. L'épicéa commun est souvent planté sur des sols hétérogènes, avec des poches ou des horizons plus fertiles ou avec moins de toxicité, qui favorisent la croissance des racines (Puhe, 2003). A l'inverse, des dépôts azotés ou soufrés peuvent provoquer des dépérissements des racines fines. Le dépérissement des forêts consécutif à des dépôts atmosphériques acides touche aussi bien les houppiers que les racines. Le dépérissement commence par affecter les racines fines, puis il provoque des nécroses des méristèmes dans des racines de plus gros diamètre, accompagnées de la production de racines adventives de remplacement (Puhe, 2003). Les nouvelles racines sont courtes avec une perte de dominance apicale et de nombreuses ramifications. Dans les systèmes racinaires très touchés, il ne reste pratiquement plus de racines de faible diamètre sauf dans les horizons organiques ou riches en humus, de nombreuses racines de structure sont pourries. Les racines profondes qui se situent dans les horizons minéraux sont particulièrement touchées (Jentschke et al., 2001 ; Puhe, 2003).

## L'effet de la sylviculture

Un éventuel travail du sol et la compétition entre arbres et avec le sous-bois modèlent la morphologie des racines (Colin et al., 1995). Les peuplements gérés équiennes et monospécifiques permettent en général un développement symétrique des racines traçantes, à moins que certains facteurs comme la pente, les cailloux ou rochers ou les façons culturales ne perturbent la morphogénèse. En revanche, dans les peuplements naturels, les espacements entre arbres sont très irréguliers, la compétition souterraine est donc inégalement répartie, des vieilles souches bloquent la croissance des racines, ce qui produit souvent des distributions radiales très asymétriques (e. g. Eis, 1974 ; Watson et O'Loughlin, 1990). Dans les chênaies et les chênaies-hêtraies du plateau lorrain, le type de gestion (futaie ou taillis sous futaie) n'intervient dans la stabilité qu'après les aspects stationnels (Breda et al., 2002\*). La stabilité du pin maritime dans le Massif Landais a certainement été améliorée les sylviculteurs ont abandonné les peuplements en bandes de 3 m au profit des peuplements en ligne : dans les bandes il y a une plus forte compétition entre arbres, ce qui produit des houppiers et des systèmes racinaires dissymétriques très probablement moins stables (Danjon et al., 2005\*).

Dans les régénérations, les modes d'installation jouent bien sûr sur la stabilité. Les modes d'élevage et de plantation peuvent perturber le développement des racines traçantes et des pivots par des enroulements. Une synthèse a été réalisée par Girard (2003\*). Une plantation de pins maritimes en mottes de tourbe présentait un bon développement des traçantes à 5 ans, sans déformations ou enroulement. En revanche, moins de 20% des arbres ont régénéré un large pivot, les arbres restants ayant des racines verticales et profondes relativement peu développées et présentant des défauts de rectitude du tronc (Danjon et al., 1999b).

Les différentes actions de modification du sol, en particulier le drainage, peuvent améliorer la profondeur d'enracinement et donc améliorer la stabilité. Le remaniement des éléments grossiers du sol peut conduire à une augmentation de la profondeur prospectable (Lebourgeois et Jabiol 2002\*). Pour le hêtre et les chênes, si les éléments sont remaniés, la charge en éléments grossiers n'apparaît pas être une contrainte forte à l'enracinement. L'effet de cette contrainte s'exprime cependant à travers une diminution de la réserve utile en eau du sol et donc une augmentation possible de la contrainte hydrique. La fragmentation d'un horizon induré avec une nappe phréatique d'été sous-jacente pourrait en revanche avoir un effet négatif sur la stabilité, si cette action ne permet de gagner que 10 ou 20 cm de profondeur utile (Danjon et al., 2005\*).

## 2.3 La mécanique de l'ancrage

### Approche qualitative

Les premières études 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 que n'ayant pas fait appel à des sollicitations dynamiques complexes, les études de Coutts, conduites selon des essais de flexion d'arbre statiques, ont permis de poser 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 Mattheck, 2005) :

- (1) La résistance en tension des racines au vent ;
- (2) La résistance en flexion des racines sous le vent, qui sont poussées 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 racines-sol se soulève ;
- (6) L'action du pivot, lorsqu'il existe, est souvent déterminante (Ennos, 1993 ; Stokes, 2002).

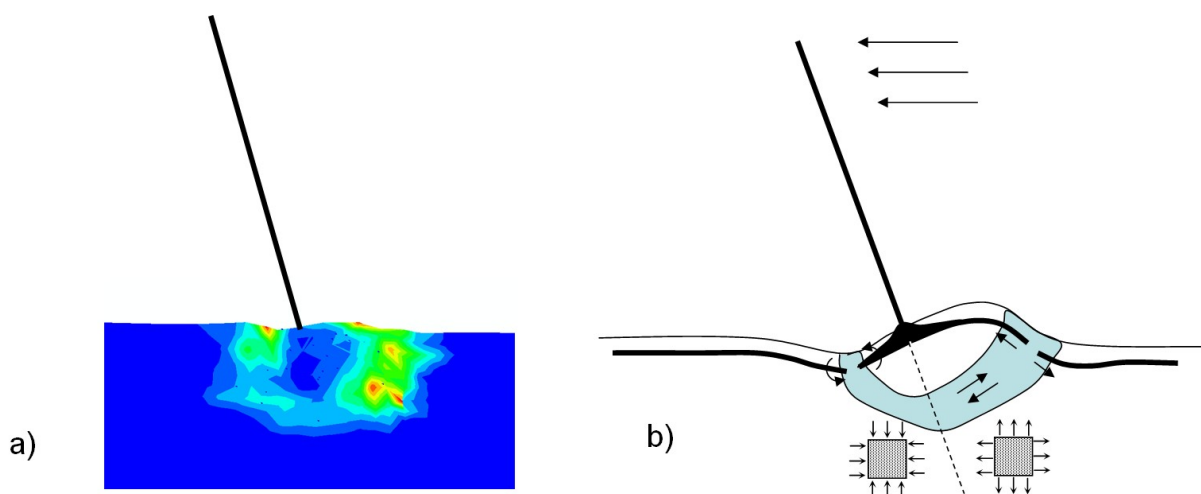


Fig. 6 : a) résultat d'une simulation par éléments finis du mécanisme de déracinement. Le gradient de couleur du bleu au rouge traduit l'intensité des dommages. Les zones jaunes et rouges indiquent les endroits du sol où les dommages sont les plus importants (déformations plastiques). b) interprétation biomécanique simplifiée qui s'en déduit. La zone de rupture i.e. plus faible résistance, 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 se 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 et simulation : L. Dupuy, T. Fourcaud, A. Stokes\*).

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 1**).

Les forces appliquées sur le houppier induisent un mouvement de rotation où les racines au vent se soulèvent du 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 racine/sol se dégagent en fonction de leur comportement :

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 diamètres...);

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.

Par exemple, la dissymétrie de la surface de cisaillement s'explique en partie par la friction interne du matériau : lorsque le sol est comprimé, sa résistance augmente alors qu'elle est réduite en état de détente. C'est ainsi que l'on peut marcher sur du sable sans s'enfoncer mais qu'il est possible de l'empoigner sans difficulté. Du côté sous le vent, cette propriété se traduit par une résistance accrue du sol et impose une rupture des racines plus près du collet, alors que du côté au vent la surface de rupture est plus éloignée du collet et rompt les racines de plus petit diamètre en traction.

Un sol particulièrement résistant va engendrer une surface de cisaillement plus petite. Les racines rompront plus près du collet, là où elles sont plus rigides. De manière similaire, un système racinaire moins fort va développer une zone de plus faible résistance plus proche du collet, par ce même équilibre entre la résistance opposée par le sol et par les racines. Les mécanismes de résistance de l'ancrage ne peuvent donc être déduites de la forme de la plaque racinaire.

## Des résultats plus quantitatifs

Des résultats plus quantitatifs ont été obtenus en multipliant les essais de treuillage sur des essences et des sols variés (e. g. Coutts, 1983 ; Moore, 2000 ; Cucchi et al. 2004\* ; Meredieu et al. ce même ouvrage). Les valeurs brutes qui en résultent doivent cependant être considérées avec précaution (Danjon et al., 2005\*). Tout d'abord, la direction de treuillage ne tient pas forcément systématiquement compte des vents dominants et par conséquent de la dissymétrie de l'ancrage comme l'ont fait Cucchi et al. (2004\*) et Nicoll et al. (2005). Dans les régimes climatiques atlantiques, les vents dominants et les tempêtes soufflent en général dans le même sens (O'Cinnéide 1975) et la force nécessaire au déracinement a donc été souvent sous-évaluée puisque les systèmes racinaires présentent en général des fortes adaptations aux stimuli mécaniques (voir plus loin). Ensuite, les forces qui sont appliquées par treuillage peuvent être très éloignées des conditions chaotiques rencontrées au cours des tempêtes. Les études qui ont été menées ont cependant permis d'apporter une grande quantité d'informations supplémentaires et ainsi d'affiner la connaissance des mécanismes du déracinement.

La contribution des différentes composantes du système racinaire à la résistance au chablis n'a été évaluée que par Coutts (1986) sur des épicéas de Sitka de 35 ans et par Crook et Ennos

(1996) sur des mélèzes de 15 cm de diamètre à 1,30 m. Et ceci en élaguant successivement différents types de racines. Le treuillage a cependant été réalisé dans des conditions très particulières (épicéas de Sitka plantés sur des buttes le long de saignées sur des sols à nappe phréatique superficielle, mélèzes sans doute trop petits déracinés sans plaque racinaire, directions de treuillage arbitraires, sols parfois déjà secs).

Ensuite, il a pu être montré que la partie périphérique du système racinaire située au-delà d'une distance au collet de l'ordre d'une dizaine de fois le diamètre du tronc à 1,3 m (D130) a en général un rôle mécanique réduit pour l'arbre (Weber et Matteck, 2005). Dans cette zone, les racines ont un diamètre faible, leur rôle mécanique s'accroît cependant avec l'augmentation de la taille de l'arbre. Elles servent principalement à absorber l'eau et les éléments minéraux et contribuent à l'armature du sol au niveau des arbres voisins.

Pour les arbres à enracinement superficiel (enracinement < 0,5 m de profondeur) c'est la symétrie radiale des racines traçantes et son adaptation au vent dominant qui détermine le plus la stabilité. Et ce sont les irrégularités du sol telle que la microtopographie, les aménagements de micro-reliefs, les rochers et les anciennes souches qui influencent le plus la morphogénèse des racines (Coutts et al., 1999). Si les racines de surface ne sont pas disposées régulièrement, elles peuvent être tendues individuellement et casser une par une (Stokes et al., 2004). Pour les arbres de petite taille, le pivot offre un bon ancrage, pour un faible investissement de matière. Mais comme la masse de la plaque sol-racine augmente avec la puissance 4 du diamètre du tronc, la stabilité des végétaux de grande taille est mieux assurée par des systèmes de type coeur ou à pivots secondaires (Ennos, 1993). Le pivot renforce donc notablement la stabilité des petits arbres. Pour les grands arbres il a en général un rôle secondaire, en particulier lorsque la profondeur d'enracinement est faible.

Les arbres de petite taille (D130 inférieur à 20 cm), cassent en général dans le tronc, dans la souche ou à la liaison entre souche, racines et pivot (e. g. Stokes et al., 2000 ; Stokes et al., 2004). C'est aussi le cas des grands arbres dont la souche est pourrie. En revanche, chez les arbres de plus grande taille, la zone centrale du système racinaire, maillant intensément le sol avec des grosses racines détermine une plaque sol-racines qui peut basculer avec le tronc : le sol peut rompre à une profondeur variable et à une distance radiale fonction de la taille de l'arbre. Cette distance est de l'ordre de 5 fois le D130 pour les petits arbres et de l'ordre de 2,5 fois le D130 pour les gros arbres (Weber et Matteck, 2005).

Le poids des racines compte pour 7,5% du poids de la plaque racinaire d'épicéa de Sitka de 23 cm de D130 (Nicoll et al., 2005). Les dimensions de la plaque racinaire dépendent fortement du type de sol, de la profondeur, de la densité des racines dans la zone centrale et de la symétrie du système racinaire. Chez les pins maritimes adultes, c'est au début du chablis que l'arbre oppose une résistance maximale au déracinement, quand le bulbe se désolidarise du sol environnant pour former la plaque sol-racine (Cucchi et al., 2004\*). Cette phase clef est avant tout déterminée par l'extension et la rigidité de la cage de racines emprisonnant le sol de la plaque racinaire, car la rigidité détermine la cohésion du sol à la plaque (Ray et Nicoll, 1998). La résistance à la traction du sol est de l'ordre de 1000 fois inférieure à celle des racines. Elle diminue quand la teneur en eau augmente et dépend de l'armement du sol par les racines fines des arbres et du sous-bois. La répartition spatiale des racines fines est en général assez homogène au niveau de peuplements monospécifiques équiennes, les racines de la végétation herbacée peuvent en représenter une grande part.

Chez les grands arbres, lorsque les racines traçantes qui haubanent la plaque sont peu développées, le chablis est rapide : la force appliquée excède la résistance au cisaillement des racines verrouillant sous le vent la partie centrale, la plaque n'est plus tenue et pivote rapidement dans le sol. Le tronc du chablis est alors au ras du sol (figure 7). Lorsque les racines d'haubanage sont bien développées et que l'épaisseur de la plaque racinaire est faible, les racines charnières sous le vent plient mais ne rompent pas, le chablis est plus lent, la plaque est soulevée au dessus du niveau du sol et la base du tronc se retrouve au dessus du sol (Stokes 2002 ; Weber et Matteck, 2005).



fig 7 : Représentation schématique d'un chablis : (a) les racines traçantes sous le vent en limite de bulbe ont cassé, la plaque sol racine a pivoté dans le sol. (b) les racines traçantes sous le vent ont seulement plié, la plaque racinaire et le tronc sont soulevés (Schéma F. Danjon d'après Stokes, 2002).

## Influence du sol

Un horizon induré impénétrable ou un socle rocheux limitent certes l'enracinement, mais constitue aussi un support solide pour l'arbre : dans les podzols landais, des pins maritimes qui ont poussé sur un horizon induré à 1 m de profondeur moyenne ont mieux résisté au chablis que les arbres dont l'enracinement était limité en moyenne à 1,15 m de profondeur par la nappe phréatique. Mais lorsqu'il y a moins de 0,8 m de profondeur disponible, les arbres qui n'ont pas développé un système racinaire spécialement renforcé n'ont pas résisté à la tempête (Danjon et al., 2005\*). L'influence du sol sur les systèmes racinaires et la stabilité est aussi présenté dans Colin et al., ce même ouvrage.

## Influence de l'architecture racinaire

Dans un peuplement planté de pins maritimes âgés de 5 ans, les arbres les plus droits sont ceux qui ont la plus grande la profondeur d'enracinement et la plus forte proportion de racines verticales et profondes (Danjon et al., 1999b). A l'inverse, les pins les plus résistants à l'arrachement par treuillage sont plus droits que les autres (Cucchi et al. 2004). Dans un peuplement de pins maritimes mûrs, 65% des arbres avaient un système racinaire renforcé (plus forte allocation de biomasse dans les compartiments clef pour l'ancrage : pivots secondaires et racines profondes, 5% des arbres avaient un système racinaire défectueux (mauvaise répartition circulaire, compartiments clef pour l'ancrage peu développés). Dans les 30% des arbres qui avaient un système racinaire normal, un sixième sont tombés soit à cause d'une trop faible profondeur du sol, soit à cause de leur taille exceptionnelle ou poussés par un arbre voisin (Danjon et al., 2005\*). Un renforcement des compartiments clef du système racinaire du pin maritime adulte lui permet de résister dans une certaine mesure au chablis dans des sols de 0,7 m de profondeur. Le pivot joue alors un rôle mineur (Danjon et al., 2005\*).

Il a été montré par simulation (Dupuy et al., 2005c) que les systèmes racinaires de type "coeur" ou "à pivots multiples" résistaient mieux au chablis que les systèmes superficiels ou de type "arête de poisson" (pivot avec racines horizontales insérées tout le long). Les systèmes de type coeur résistent mieux en sols argileux, alors que les systèmes pivotants sont plus stables dans les sols sableux dans lesquels la profondeur d'enracinement est déterminante.

## Topographie et lisière

Le moment de renversement d'épicéas de sitka mesuré par treuillage est globalement le même sur pente de 30% et sur terrain plat. Sur la pente, les arbres treuillés vers le haut de la pente résistent cependant 25% plus que ceux qui ont été treuillés vers le bas. Toutefois, la vitesse du vent est en général plus faible quand il souffle dans le sens de la pente (Nicoll et al., 2005).

Les arbres de lisière, en particulier quand elle est exposée aux vents dominants, sont plus résistants au chablis. D'une part parce qu'ils renforcent leur ancrage en réaction aux plus fortes sollicitations mécaniques dont ils font l'objet. D'autre part parce qu'ils bénéficient de l'absence

de compétition inter-arbre dans une direction donnée, l'extension superficielle des racines et donc le poids de la plaque racinaire étant directement liés à la densité du peuplement (Mattheck, 1991 ; Cucchi et al., 2004\* ; Stokes et al., 2004\*).

## Génétique

La variabilité génétique des déterminants de la stabilité dans une espèce donnée est mal connue. Dans la provenance landaise de pin maritime, à dix ans, la génétique contrôle environ un quart de la variabilité de la rectitude du tronc (Danjon et al., 1994). Dans un test de descendance de douglas de 2 m de hauteur ayant subi une tornade, la part de la génétique dans la variabilité des dégâts tempête - inclinaison de plus de 10% - a été estimée à 20% (Silen et al., 1993). Dans un essai clonal de peupliers âgé de 3 ans, une tempête a touché plus fortement les clones ayant alloué plus de biomasse aux branches et parties aériennes au détriment des racines (Harrington et DeBell, 1996). Toutefois l'influence de la répartition circulaire des racines traçantes sur la résistance au vent n'a pu être mise en évidence par ces auteurs car ils ont mesuré la quantité de racines dans des secteurs qui n'étaient pas orientés en fonction de la direction du vent.

## 2.4 Adaptation aux contraintes mécaniques

Le système racinaire s'adapte fortement et sélectivement aux stress mécaniques, dans les limites de son schéma de développement et des propriétés du sol (Nicoll et al. 1995 ; Stokes et Guitard 1997 ; Stokes et al. 1997, Danjon et al., 2005\*). Chez l'épicéa de Sitka à 46 ans, l'accroissement annuel en diamètre des racines de surface près de la souche est lié à l'intensité du vent de l'année correspondante et au type de stress mécanique subi en chaque point par la racine (Nicoll et Dunn, 1999).

### Croissance radiale

Entre son insertion et son extrémité, une racine traçante fait l'objet de différents types de sollicitations. Par exemple, pendant le treuillage d'un pin maritime de 6 cm de D130, une racine dans la direction de treuillage est en compression à 30 cm du tronc, mais en traction à 65 cm du tronc (Stokes, 1999). La structure des racines reflète l'historique des sollicitations mécaniques auxquelles elle est soumise (Weber et Mattheck 2005) La partie des racines traçantes située dans la zone centrale du système racinaire fait l'objet de très fortes sollicitations mécaniques : elle a une croissance radiale plus forte que les autres racines et s'épaissit avec l'âge pour constituer la « zone de défilement rapide » (« Zone of Rapid Taper » ou « ZRT » en anglais, Eis, 1972). La croissance radiale y est alors souvent dissymétrique : elle tend à former des sections de racines plus hautes que larges (figure 8), se rapprochant des formes de poutre en I ou en T (Stokes et Guitard, 1997). Ce type de section offre une meilleure résistance aux efforts verticaux qu'une section ronde, à surface égale (Coutts et al., 1999). L'épaississement de la face supérieure des racines de la ZRT est souvent tellement important chez les arbres adultes, que les racines apparaissent à la surface du sol en formant des petits contreforts du tronc qui améliorent l'ancrage de la souche. Cette adaptation mécanique peut avoir une grande ampleur chez certains arbres tropicaux. Le pin maritime n'a pas tendance à développer ces structures, probablement parce que le renforcement de l'accroissement radial dans la ZRT est plutôt localisé sur la face inférieure de la racine (Stokes et Guitard, 1997). Danjon et al. (2005\*) ont estimé que, sur des pins maritimes de 50 ans, la ZRT était constituée par les segments de racines traçantes pour lesquels le défilement à partir de la base de l'axe dépasse 1,25% par cm de longueur de racine. Les portions de racine qui sortent de la zone centrale sont situées dans la zone de cisaillement autour du bulbe et "verrouillent" en quelque sorte ce bulbe. Au-delà, les racines haubanent le bulbe. Elles sont sollicitées en traction et compriment le sol vers la souche, d'autant mieux qu'elles sont ramifiées (Weber et Mattheck, 2005).

Figure 8 : Sections de racines de pin maritime de 50 ans repérées durant la numérisation. La croissance radiale varie fortement en fonction de la direction, et évolue avec l'âge. (a) et (b) : racines horizontales, le bas correspond à la partie inférieure. (c) et (d) : pivots, le bas est orienté vers le pivot. Distances respectives par rapport à l'insertion de la racine : 17 cm, 60 cm, 6 cm, 23 cm. Image : D. Bert, F. Danjon.



Les sollicitations en un point particulier d'une racine évoluent avec l'accroissement en taille de l'arbre. Par exemple, un segment de racine traçante situé à 50 cm du collet du semis fait d'abord partie de la zone périphérique, puis passe dans la zone d'haubanage de la zone centrale, sert peu de temps à verrouiller la zone centrale puis intègre la ZRT pour être enfin absorbé dans la souche. Cet historique s'inscrit dans le dessin des cernes d'accroissement annuels (figure 8 - Weber et Matteck 2005).

### Propriétés du bois de racine

Les propriétés mécaniques du bois des racines sont aussi un facteur important pour la stabilité. La résistance à la traction, particulièrement significative de la contribution des racines fines, a été l'une des propriétés les plus étudiées. Elle varie fortement en fonction de l'espèce (de 6 à 57 Mpa - Stokes, 2002). Elle augmente conjointement à la teneur en cellulose. Ce qui fait que les racines les plus fines ont proportionnellement une meilleure résistance à la traction car elles sont moins riches en lignine, en particulier pour un diamètre inférieur à 1 mm (Genet et al., 2005). Les variations saisonnières de résistance peuvent être importantes. Les racines augmentent de plus la résistance à la traction ou à la compression en ajustant la croissance cellulaire en fonction des stimuli par des contraintes de maturation des cellules (DRLM en anglais - e. g. Stokes et al., 1998 ; Stokes, 1999). Les clones d'épicéa de Sitka ayant la plus forte densité de bois de tronc ont aussi la plus forte densité de bois de racine, la proportion de bois d'été la plus élevée et une meilleure résistance en compression du bois des grosses racines (Parr et Cameron 2004). Ceci pour des arbres de 8 cm de D130 sur des sols de 0,5 m de profondeur. En revanche, dans cette étude, aucune différence de propriétés du bois n'a été relevée entre les quartiers orientés en fonction du vent dominant.

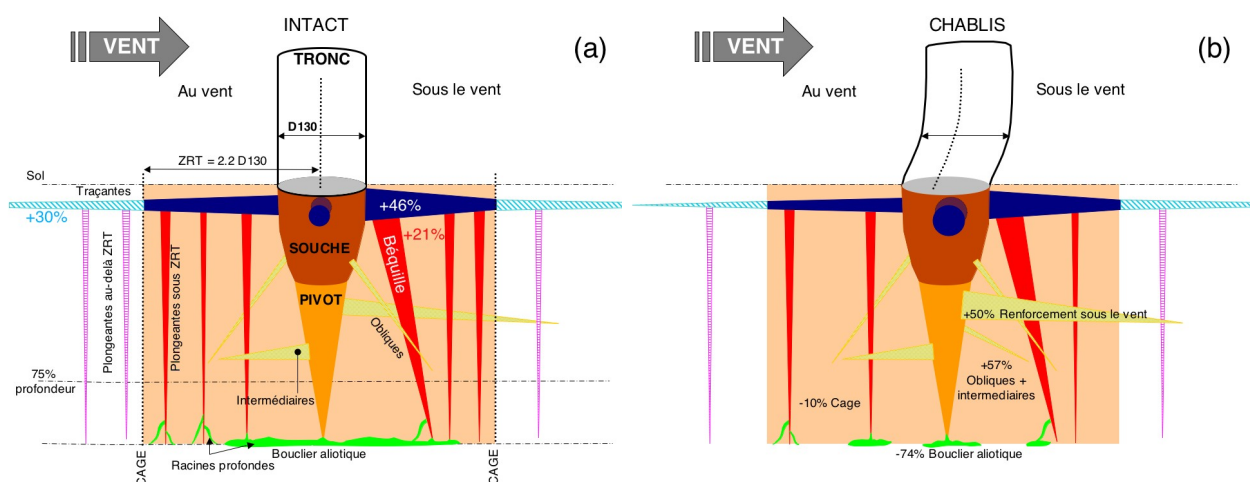
### Renforcement dans la direction du vent dominant

Chez de nombreuses essences, les arbres renforcent leur système racinaire dans et sous le vent dominant. Les racines placées du côté des vents dominants sont plus nombreuses et ramifiées tandis que les racines sous le vent sont épaisses et peu nombreuses. Ceci a été observé sur des jeunes plants d'épicéa (Stokes et al., 1997) et de chêne (Tamasi et al., 2005). Dans les pins maritimes de 50 ans, la ZRT et les pivots qui en sont issus sont renforcés respectivement de 46% et de 21% sous le vent. Les racines qui haubanent la cage sont renforcées de 30% dans le vent. Il y a un tiers de plus de racines et de longueur de racines dans le quartier sous le vent

(figure 6). Soixante pour-cent du volume racinaire est localisé dans les quartiers au vent et dans le vent (Danjon et al., 2005\*). Dans 90% des arbres, la plus grosse racine traçante est située dans le quartier sous le vent, elle porte en général un fort pivot qui joue le rôle de trépied (2,5% du volume de racine) et est souvent terminée par un bouclier de racines anastomosées au contact de l'horizon induré (Danjon et al., 2005\*). Chez le pin maritime sur podzol, les plaques sol-racine sont toujours plus grandes dans le vent que sous le vent lorsqu'ils sont treuillés dans le sens du vent dominant (Cucchi et al., 2004\*).

## Géométrie et mode de ramification

L'étude de Dupuy et al. (2005a\*) a montré par simulation comment la résistance de racines individuelles de même volume pouvait montrer des capacités d'ancrage très différentes selon leur forme géométrique ainsi que leur niveau de ramification. Plus particulièrement, trois mécanismes entrent en interaction au cours de la rupture de l'ancrage : la rupture de la racine, la déformation du sol et le glissement à l'interface sol-racine. En traction, la capacité des racines à déplacer un grand volume de sol est un facteur déterminant. Les formes ramifiées (dichotomique ou arête de poisson) sont donc plus résistantes en traction que les formes rectilignes dont le glissement à l'interface racine sol offre une résistance limitée à la traction. A volume constant, la ramification n'affecte pas la résistance en traction globale des racines, mais tend à réduire la rigidité en flexion. Il a notamment pu être observé sur des pins maritimes adultes que le nombre de racines traçantes est augmenté dans le vent, mais pas sous le vent, alors que le volume de racine est renforcé sous le vent (Danjon et al., 2005). Sous le vent, une ZRT composée d'un faible nombre de racines à fort diamètre permet d'éloigner du tronc le point de rupture ou de rotation de la plaque racinaire en cas de chablis : le bras de levier s'opposant au chablis est ainsi plus grand (Coutts, 1983).



**Fig 6 : Schéma des propriétés architecturales de systèmes racinaires de pins maritimes de 50 ans sur podzols. Le nombre de racines figurées est arbitraire. (a) pins intacts, les pourcentages correspondent au renforcement du volume de racine dans des secteurs orientés en fonction du vent, dans les compartiments racinaires correspondants. (b) pin chablis après la tempête de 1999. Ils ne présentent de renforcement que dans le compartiment de racines intermédiaires et obliques (+50% sous le vent). D'après Danjon et al., 2005.**



## 2.5 Recommandations pratiques

La séquence de développement « normale » du système racinaire d'une essence sur un sol donné procure sans doute la meilleure stabilité. Les pratiques sylvicoles devraient donc tendre à ne pas entraver ce développement normal. Il s'agit en particulier de favoriser un bon développement du pivot et d'une couronne équilibrée de racines traçantes dans le jeune âge. Les conteneurs et modes de plantation qui provoquent des enroulements de racines et des nécroses de pivot sont à bannir, la technique du potet est préférable à celle de la pioche. Les tassements du sol par les engins, les semelles de labour et les ornières sont aussi à éviter (Schütz, 2000). Une synthèse des effets des façons culturales est fournie par Paterson et Mason (1999). Berthier (2001) a proposé de ventiler artificiellement les plants lors de l'élevage en pépinière pour induire des adaptations au vent précoces.

Toutes les façons culturales qui modifient la microtopographie ou induisent des discontinuités dans le sol sont à limiter, surtout quand la profondeur de sol disponible est faible. Si une discontinuité du type dérayure, un travail du sol ou la réalisation d'une tranchée est nécessaire, nous suggérons d'épargner plutôt les quadrants perpendiculaires au vent dominant et/ou la direction du vent probable en cas de tempête. Il faudrait aussi épargner le quadrant dans le vent et/ou en amont sur une pente, sur une distance radiale d'au moins 4 fois le D130 de l'arbre adulte. Le creusement d'une tranchée proche de l'arbre, sous le vent, est certainement très néfaste : la régénération d'une racine produit en général plusieurs racines qui auront une moindre résistance en compression et flexion.

Les pratiques favorisant la croissance de la partie aérienne au détriment des racines sont bien sûr aussi à déconseiller (fertilisation azotée). Une mise à distance régulière des arbres en fonction de leur taille permet d'éviter une dissymétrie du système racinaire et du houppier, ce qui est favorable à une meilleure stabilité. Il faut tuteurer le moins possible les arbres afin de ne pas s'opposer aux adaptations morphologiques et anatomiques des racines et du tronc favorables à la stabilité. Car si les tempêtes arrachent les arbres, les vents réguliers les consolident.

Le risque d'altération du schéma de développement du système racinaire dépend de l'essence : pour les essences comme le platane qui peuvent régénérer un système racinaire, une altération sera compensée par l'arbre (Coutts et al., 1990). En revanche, d'autres essences comme le pin maritime compenseront les altérations par des allocations de ressources à des compartiments de racines qui contribuent peu à l'ancrage (Danjon et al., 2005\*).

Toutes les techniques d'entretien (gyrobroyeur, binage avec disques, rouleau landais) ou d'aménagements (pistes, fossés, tranchées de pose de réseaux...) qui coupent ou blessent les racines peuvent réduire la stabilité. La majorité des racines traçantes, si importantes pour l'ancrage, est souvent située dans les 5 à 25 premiers cm du sol. N'oublions pas que toute blessure de racine est une porte ouverte pour les pathogènes et que l'ancrage racinaire d'un arbre dépend avant tout de l'état de santé de ses racines. Une destruction du sous-bois aura en général pour effet de diminuer l'armement du sol par les racines fines, qui contribuent à l'ancrage.

Des arbres d'un peuplement présentant une mauvaise rectitude du tronc ont généralement déjà été déstabilisés à cause d'un système racinaire déficient ou d'une micro-station du sol peu propice à l'ancrage (Cucchi et al. 2004\* ; Danjon et al., 2005\*). Ils seront donc certainement plus sensibles à une tempête, en particulier ceux qui ne penchent pas dans la direction du vent dominant (Danjon et al., 2005\*). Il est donc recommandé de les supprimer en priorité lors des éclaircies. Ceci est surtout valable chez les espèces qui, comme le pin maritime, ne peuvent régénérer de nouvelles racines.

### Le choix des essences

Pour le praticien, il n'est pas facile de modifier fortement les niveaux de contraintes d'un sol. En revanche, les résultats dont nous disposons aujourd'hui (en particulier pour les chênes et le

hêtre, Lebourgeois et al., 2004\*), peuvent être utilisés après une caractérisation du sol. Les critères utilisés seront la stabilité, la réserve en eau et la disponibilité minérale.

Sur des sols présentant une barrière à l'enracinement en profondeur :

- si cette barrière est franchissable, il faut privilégier des essences qui peuvent s'en affranchir
- si elle est infranchissable, il faut privilégier des essences qui compensent par une plus forte extension latérale du système racinaire (le hêtre et le pin maritime présentent cette particularité), en adaptant les densités.

Cette thématique est développée de façon plus approfondie dans le chapitre de Colin et al., ce même ouvrage.

## 2.6 Conclusion

L'ancrage des arbres est un phénomène complexe et la mécanique de l'ancrage n'est étudiée que depuis peu. Plusieurs avancées techniques déterminantes ont été réalisées depuis 5 ans, notamment en terme de mesures, d'analyse de l'architecture des systèmes racinaires d'arbres adultes et de modélisation de l'ancrage. Elles complètent les méthodes plus classiques et les inventaires de dégâts de tempête à l'échelle du peuplement (cf. Colin et al. ce même ouvrage). Pour améliorer nos connaissances il faudrait maintenant utiliser de façon conjointe et intégrée les différents outils à notre disposition. Il s'agirait par exemple de vérifier des hypothèses avancées par Danjon et al. (2005\*) sur le rôle des différents types de racines par des méthodes numériques appliquées aux systèmes racinaires numérisés. Ceci en intégrant les connaissances acquise sur le comportement au vent du houppier et du tronc (cf. Brunet et al. ce même ouvrage) et les résultats obtenus par modélisation du comportement de systèmes racinaires virtuels (Dupuy et al., 2005a & c\*). Par ailleurs, la relation entre ancrage et architecture racinaire a principalement été étudiée sur des systèmes racinaires superficiels (Coutts, 1983) et des système à pivots (Danjon et al., 2005\*). Il serait souhaitable d'effectuer le même type d'étude sur des systèmes racinaires de type coeur. La dynamique de la croissance et de la morphogénèse des systèmes racinaires d'arbres forestiers, ainsi que les propriétés mécaniques du sol sont également encore relativement mal connus (Stokes, 2002).

Nous connaissons maintenant mieux le rôle du pivot, les stratégies d'enracinement du hêtre et du chêne, l'adaptation de l'architecture racinaires aux vents dominants, le mécanisme du chablis... Ces connaissances de l'ancrage ont cependant été acquises sur un nombre limité d'essences, de stations et d'âges. Nous en avons déduit un certain nombre de recommandations pratiques d'ordre général qu'il faudra adapter sur le terrain aux spécificités de chaque espèce et de chaque sol. L'avancée des connaissances permet aussi de proposer un nouveau cadre aux expérimentations et aux développements de techniques sylvicoles à venir.

## 2.7 Remerciements

Les figures extraites de Danjon et al. (2005\*) sont reproduites avec l'aimable autorisation de l'éditeur. Nous remercions les relecteurs qui ont permis d'améliorer notablement ce texte.

## 3 Bibliographie

- Atger C., 1992. Essai sur l'architecture des arbres. Thèse de doctorat, Univ. de Montpellier II, 287 p.
- Atger C., Edelin C., 1994. Premières données sur l'architecture comparée des systèmes racinaires et caulinaires. *Can. J. Bot.* 72:963-975.
- Atger C., Edelin C., 1994. Stratégies d'occupation du milieu souterrain par les systèmes racinaires des arbres. *Revue d'écologie la terre et la vie* 49:343-356.

- Edelin C., Atger C., 1994 Stem and root tree architecture: questions for plant biomechanics. *Biomimetics* 2:253-266.
- 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.
- Bert D., Danjon F., 2006. Carbon concentration variations in the roots, stem and crown of mature *Pinus pinaster* (Ait.). *For. Ecol. Man.* 222:279-295.
- Berthier S., 2001. Effets des sollicitations aérodynamiques sur la croissance et le développement du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) : influence sur la morphogénèse aérienne et racinaire, et sur la formation du bois de coeur. Thèse de doctorat. Université de Bordeaux I, 142 p.
- Böhm W., 1979. Methods of studying root systems *Ecological studies* n° 33. Eds W. D. Billings, F Golley, O L Lange and J S Olson. Springer Verlag, Berlin, 188 p.
- Bréda N., Lefebvre Y., Dupouey J. L., 2002. Sensibilité aux chablis des chênaies et des chênaies-hêtraies du plateau lorrain. *Étude Gip-Ecofor*, n°2000-42.
- 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.
- Colin, F., Danjon F., Wehrle L., 1995. Etudes racinaires au sein du programme "Croissance" de l'INRA (*Quercus petraea* et *Pinus pinaster*). *Rev. For. Fr.* 46:165-172.
- Coutts M. P., 1983. Root architecture and tree stability. *Plant Soil*, 71:171-188.
- Coutts M. P., 1986. Components of tree stability in Sitka spruce on peaty gley soils. *Forestry* 59:173-197.
- Coutts M. P., Walker C., 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.
- Coutts M. P., Nielsen C. C. N., Nicoll B. C., 1999. The development of symmetry, rigidity and anchorage in the structural root system of conifers. *Plant and Soil* 217:1-15.
- Crook M., Ennos A., 1996. The anchorage mechanics in deep rooted larch, *Larix europea* x *L. japonica*. *Journal of Experimental Botany* 47:1509-1517.
- 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. *Annals of Forest Science* 60 (3): 209-226
- Cucchi V., Meredieu C., Stokes A., Coligny F. de, Suarez J., Gardiner B. A., 2005 Modelling the windthrow risk for simulated forest stands of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Forest Ecology and Management* 213:184-196.
- Cucchi V., Meredieu C., Stokes A., Berthier S., Bert D., Najar M., Denis A., Lastennet R., 2004. Root anchorage of inner and edge trees in stands of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) growing in different podzolic soil conditions. *Trees: Structure and Function* 18 (4): 460-466.
- 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 windfirmness of mature *Pinus pinaster* (Ait.). *New Phytologist* 168:387-400.
- 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, Israël, 4-8 february 2006.
- Drénou C., 2003a. Typologie et variations de l'enracinement des arbres adultes. *Forêt-Entreprise* n°153:27-33.
- Drénou C., 2003b. Uni par les racines. *Forêt-Entreprise* 153:34-38.
- Drénou C., Brémand F., Charnet F., Fourcaud T., Stokes A., 2004. Etude de l'ancrage racinaire des peupliers. *Convention Ecofor 2002-06*. 127 p.

- Drexhage M., Chauvière M., Colin F. Nielsen C. N. N., 1999. Development of structural root architecture and allometry of *Quercus petraea*. *Can. J. For. Res.* 29:600-608.
- Dupuy L. 2003. Modélisation de l'ancrage racinaire des arbres forestiers. Thèse de doctorat. Université de Bordeaux I, 128 p.
- Dupuy L., Drénou C., Fourcaud T. 2003. Sols, racines et ancrage des arbres forestiers. *Forêt Entreprise.* 15:39-43.
- 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 (3) : 319-327.
- 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.
- 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.
- Eis S., 1974. Root system morphology of western hemlock, western red cedar, and douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research* 4:28-38.
- Ennos A. R., 1993. The scaling of root anchorage. *Journal of Theoretical Biology* 161:61-75.
- Girard S., 2003. Le système racinaire des plants forestiers élevés en pépinière. *Forêt-Entreprise* 153:24-26.
- 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.
- 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.
- Fraser A. I., Gardiner J.-B.-H., 1967. Rooting and stability in sitka spruce. *Forestry Commission. Bulletin n° 40*, 28p.
- Harrington C. A., Debell, D. S., 1996. Above- and below-ground characteristics associated with wind toppling in a young *Populus* plantation. *Trees Struct Funct* 11:109-118.
- 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.
- Jentschke G., Drexhage M., Fritz H. W., Fritz E., Schella B., Lee DoHyung, Gruber F., Heimann J., Kuhr M., Schmidt J., Schmidt S., Zimmermann R., Godbold D. L. 2001. Does soil acidity reduce subsoil rooting in Norway spruce (*Picea abies*)? *Plant and Soil* 237 (1) : 91-108.
- Jolivet C., Arrouays D., Lévêque J., Andreux F., Chenu C. 2003. Organic carbon dynamics in soil particle-size separates of sandy spodosols when forest is cleared for maize cropping. *European Journal of Soil Science* 54:257-268.
- 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.
- Köstler J.-N., Brueckner E., Bibelriether H., 1968 *Die Wurzeln der Waldbäume*. Paul Parey, Hamburg, 284 p.
- Küllä T., Löhmus K., 1999. Influence of cultivation method on root grafting in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Plant Soil* 217:91-100.
- Landis T. D., Evans A. K. 1974 A relationship between *Fomes applanatus* and Aspen windthrow. *Plant Disease Reporter* 58:110-113
- Lebourgeois F., Jabiol B., Archevêque G., Bruciamacchie M., Drexhage M., Colin F., 2004 Ancrage et stabilité du chêne et du hêtre en Lorraine, *Forêt-Entreprise* 156:28-33.
- Lebourgeois, F. Jabiol B. 2002. Enracinements comparés du chêne sessile, du chêne pédonculé et du hêtre. *Réflexions sur l'autécologie des essences. Rev. For. Fr.* 54:17-42.
- Lyford W. H., 1980. Development of the root system of northern red oak (*Quercus rubra* L.). *Harvard Forest Paper* 21:1-29.
- Mattheck C. 1991. *Trees, the mechanical design*. Springer Verlag, 121 p.

- Moore J. R. 2000. Differences in maximum resistive bending moments of *Pinus radiata* trees grown on a range of soil types. *For. Ecol. Manage.* 135:63-71.
- McMinn R. G. 1963. Characteristics of Douglas-fir root systems. *Canadian Journal of Botany* 41:105-122.
- Nicoll, B. C., E. P. Easton, A. Milner, C. D. Walker Coutts M.P., 1995. Wind stability factors in tree selection: distribution of biomass within root systems of sitka spruce clones. In *Wind and wind related damage to trees*. Coutts, M. P. & Grace, J. eds., Cambridge University Press pp 276-301.
- 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.
- Nicoll B. C., Coutts M. P. 1998. Timing of root dormancy and tolerance to root waterlogging in clonal Sitka spruce. *Trees - Structure and Function* 12:241-245.
- Nicoll B. C., Dunn A. J., 1999. The effects of wind speed and direction on radial growth of structural roots. In: Stokes A. ed. *Proceedings of the conference "The Supporting Roots of Trees and Woody Plants: Form, Function and Physiology"*, Bordeaux, 20-24 July 1998, Series: 'Developments in Plant and Soil Sciences', vol 87, Dordrecht, Netherlands: Kluwer Academic Publishers, pp 61-76.
- Nicoll B. C., Achim A., Mochan S., Gardiner B. A., 2005. Does steep terrain influence tree stability? A field investigation. *Can. J. For. Res.* 35:2360-2367.
- Nielsen C. C. N., 1990. Einflüsse von Pflanzenabstand und Stammzahlhaltung auf Wurzelform, Wurzelbiomasse, Verankerung, sowie auf die Biomassenverteilung im Hinblick auf die Sturmfestigkeit der Fichte. *Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt*. J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main, Band 100. 279 p.
- 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.
- O'Cinnéide M. S., 1975. Aspect and wind direction as factors in forest stability: the case of Northern Ireland. *Journal of Biogeography* 2:137-140.
- 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.
- Parr A., Cameron A. D., 2004. Effects of tree selection on strength properties and distribution of structural roots of clonal Sitka spruce. *For. Ecol. Manag.* 195:97-106.
- Paterson D. B., Mason W. L., 1999. Cultivation of soils for forestry. *Forestry Commission Bulletin* 119: xiv + 85 pp.
- Puhe J., 2003. Growth and development of the root system of Norway spruce (*Picea abies*) in forest stands - a review. *For. Ecol. Manage.* 175:253-273.
- Ray D., Nicoll B. C. 1998. The effect of soil water-table depth on root-plate development and stability of Sitka spruce. *Forestry* 71:169-182.
- Reubens B., Carrasco de Larriva F., Danjon F., Muys B., Poesen J., 2005. Tree roots for soil erosion control: a review of functions, characteristics and measurement procedures. Part I: Focus on tree root architecture. In: Fiebigier, G (Ed.) *Proc. conf. soil bio-engineering in torrent and erosion control*, IUFRO, Bolzano, Italy, 23-27 may 2005.
- Righi D., Wilbert J. 1984. Les sols sableux podzolisés des Landes de Gascogne (France) : répartition et caractères principaux. *Science du Sol* 4:253-264.
- Robin E., Dupré J. C., Brémand F., 2003 La photomécanique au service de la mécanique des arbres. *Forêt-Entreprise* n°153, IDF édit., p.44-46.
- Schütz J. P., 2000. Relations vent-forêt. *Dossiers de l'environnement de l'INRA* 20:198-209.
- Silen R. R., Olson D. L., Weber, J. C., 1993. Genetic variation in susceptibility to windthrow in young Douglas-fir. *For. Ecol. Man.* 61:17-28.
- Stokes A., 1999. Strain distribution during anchorage failure of *Pinus pinaster* Ait. at different ages and tree growth response to wind-induced root movement. *Plant Soil* 217:17-27.
- Stokes A., 2002. Biomechanics of tree root anchorage. In *Plant roots: the hidden half*. Third edition. Weisel, Y. Eshel, A. and Kafkafi, U. eds., Marcel Dekker, New York. pp 175-186.

- Stokes A., Guitard D., 1997. Tree root response to mechanical stress. *In* The biology of root formation and root development. Basic life sciences Vol. 65, A. Altman and Y. Waisel ed., Plenum publishing corporation, New York. pp227-236.
- Stokes A., Nicoll B. C., Coutts M. P., 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. *Canadian Journal of Forest Research* 27:1049-1057.
- 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. Funct.* 12:334-339.
- Stokes A., Salin F., Dupuy L., Cucchi V., 2004. Que savons-nous de la biomécanique racinaire ? *Forêt-Entreprise* 156:23-27.
- 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.
- 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.
- Weber K., Mattheck C., 2005. Die Doppelnatur der Wurzelplatte (The double nature of the root plate). *Allg. Forst U. Jagdz.* 176:77-85.