



HAL
open science

Modélisation du développement architectural, de l'acclimatation au vent dominant et de l'ancrage du système racinaire du pin maritime

Clément Saint-Cast

► **To cite this version:**

Clément Saint-Cast. Modélisation du développement architectural, de l'acclimatation au vent dominant et de l'ancrage du système racinaire du pin maritime. Sciences du Vivant [q-bio]. Université de Bordeaux, 2019. Français. NNT : . tel-02791234

HAL Id: tel-02791234

<https://hal.inrae.fr/tel-02791234>

Submitted on 5 Jun 2020

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

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



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License



Modélisation du développement architectural, de l'acclimatation au vent dominant et de l'ancrage du système racinaire du pin maritime

Clement Saint Cast

► To cite this version:

Clement Saint Cast. Modélisation du développement architectural, de l'acclimatation au vent dominant et de l'ancrage du système racinaire du pin maritime. Biodiversité et Ecologie. Université de Bordeaux, 2019. Français. NNT : 2019BORD0018 . tel-02125175

HAL Id: tel-02125175

<https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-02125175>

Submitted on 10 May 2019

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

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



THÈSE PRÉSENTÉE PAR

Clément SAINT CAST

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

ÉCOLE DOCTORALE SCIENCE DE L'ENVIRONNEMENT

SPÉCIALITÉ : ÉCOLOGIE ÉVOLUTIVE, FONCTIONNELLE ET DES COMMUNAUTÉS

Modélisation du développement architectural, de l'acclimatation au vent dominant et de l'ancrage du système racinaire du pin maritime

Soutenue le 8 février 2019

Directeurs de thèse :

M. Frédéric DANJON
Mme Pauline DÉFOSSEZ

Encadrement de la thèse :

Mme Céline MEREDIEU

Membres du jury :

M. Christophe ELOY
Mme Catherine COUTAND
M. Mathieu JAVAUX
Mme Alexia STOKES
Mme Annabel PORTÉ
M. Frédéric DANJON
Mme Pauline DÉFOSSEZ
Mme Céline MEREDIEU

Professeur, IRPHE, Marseille
Chargée de recherche, UR PSH INRA, Avignon
Professeur, Université catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve
Directrice de recherche, UMR AMAP INRA, Montpellier
Directrice de recherche, UMR BioGeCo INRA, Bordeaux
Chargé de recherche, UMR BioGeCo INRA, Bordeaux
Chargée de recherche, UMR ISPA INRA, Bordeaux
Chargée de recherche, UE UEFP INRA, Bordeaux

Président, Examineur
Rapporteuse
Rapporteur
Rapporteuse
Examinatrice
Directeur de thèse
Directrice de thèse
Encadrante de thèse

Résumé court

Titre : Modélisation du développement architectural, de l'acclimatation au vent dominant et de l'ancrage du système racinaire du pin maritime

Plus de la moitié des pertes de bois dans les forêts européennes sont dues aux tempêtes. Une connaissance des mécanismes impliqués dans la stabilité mécanique des arbres est alors capitale. L'ancrage de l'arbre dans le sol constitue l'une des composantes principales du maintien mécanique de l'arbre. Il est principalement déterminé par l'architecture du système racinaire et son interaction mécanique avec le sol. Au cours de son développement, l'arbre modifie ses dimensions et se complexifie. Plus particulièrement, le système racinaire semble s'acclimater (ex : croissance en diamètre plus importante) aux déformations engendrées par le vent. L'ensemble de ces modifications conduit à une évolution des mécanismes à l'origine de l'ancrage au cours du développement de l'arbre. L'étude expérimentale de cette fonction est compliquée car les racines sont difficilement mesurables en continu dans le sol. Nous avons alors mis au point une approche numérique pour décrire la croissance du système racinaire et la distribution des déformations dues au vent.

Une grande base de données structurée en chronoséquence de systèmes racinaires numérisés (*Pinus pinaster*) a été mobilisée. Comme l'étude de la structure et des fonctions des racines est plus efficiente quand la différenciation entre racines est prise en compte, nous avons d'abord formalisé les types racinaires du système racinaire du pin maritime à partir d'une technique de classification (« k-means clustering ») réalisée avec quatre variables. La classification des racines latérales du pin maritime nous a permis d'identifier 5 types racinaires au cours du développement du pin maritime. Ce regroupement explique 70% de la variabilité de notre base de données. Chaque système racinaire est caractérisé par trois grosses racines horizontales émises par la souche. Les racines montrent une forte différenciation pour leur tropisme, avec une direction de croissance soit horizontale soit verticale. La structure de la partie centrale du système racinaire est pratiquement complète dès l'âge de 4 ans.

Sur la base des types racinaires identifiés, nous avons calibré un modèle architectural (RootTyp ; Pagès et al. 2004) pour le pin maritime. Treize paramètres pour chaque type racinaire ont été estimés par l'intermédiaire de la base de données, d'informations issues de la littérature et d'une procédure d'optimisation. Une modélisation réaliste du système racinaire jusqu'à 50 ans n'a pu être obtenue qu'en implémentant au modèle RootTyp de nouveaux processus biologiques : la diminution de la ramification avec la croissance de la racine et la diminution de la vigueur des racines avec l'ordre de ramification. Malgré ces améliorations,

les systèmes racinaires de la base de données présentent des diamètres plus importants à proximité de la souche par rapport aux systèmes racinaires simulés. Ce biais systématique est principalement attribué à l'acclimatation des racines au vent dominant. Les altérations de croissance dues aux contraintes pédologiques ont également été implémentées grâce à l'amélioration du module de sol du modèle architectural.

Enfin, pour comprendre les mécanismes à l'origine de l'acclimatation des racines nous avons combiné plusieurs modèles pour prédire la distribution spatiale des déformations dans des maquettes simplifiées de systèmes racinaires à 4, 6 et 13 ans, pour trois régimes de vent spécifiques à la région étudiée. D'après les simulations, les déformations des racines sous l'effet du vent diminuent avec l'âge, en raison de l'augmentation de la rigidité des racines. Cela suggère une plus forte réponse thigmomorphogénétique aux stades jeunes. Les modifications structurelles et anatomiques du système racinaire par acclimatation au vent s'expliquent principalement par les distributions des déformations et des contraintes dans les racines.

Mots-clés : architecture racinaire, modélisation, *Pinus pinaster*, biomécanique, acclimatation

Laboratoires d'accueil : UMR BioGeCo INRA, Cestas / UMR ISPA INRA, Villenave d'Ornon

Summary

Title: Modelling of architectural development, acclimation to dominant wind and anchorage of *Pinus pinaster* root system

Storms cause more than 50% of the timber loss in European forests. However, forest tree anchorage mechanisms throughout their lifespan are not fully understood, especially the strong acclimation of root systems to common winds. This lack of knowledge is mainly due to technical difficulties: neither the root structure nor the mechanical contribution of the roots could be characterized continually. Thus we set up a numerical approach to model the development of the root system and to describe the strains resulting from common winds. This generic approach has been developed using *Pinus pinaster* grown in sandy soils as model species.

Seven datasets of excavated root systems from 0 to 50 years were employed. The assessment of root structure and functions is more powerful if the differentiation of root system in several root types is considered. We first proposed an automatic classification of roots with the k-means clustering algorithm. Four root traits were chosen as classifiers, including three geometric architectural traits, which can be precisely assessed whatever the tree/root age. Clustering yielded similar five groups of laterals roots at all ages, explaining 70% of the variability. The three largest lateral roots per tree were all horizontal roots branching from stump and the other lateral roots show a large differentiation for tropism: nearly all the roots were horizontal or vertical roots. The framework of the central part of the root system can be almost completed in 4-year-old trees (3.5 cm collar diameter).

We then calibrated the existing RootTyp (Pagès et al. 2004) architectural model for *P. pinaster* for each of the root types defined by the cluster analysis. We used the database combined with a literature review and an optimization method to get accurate values for 13 parameters by root types. We devoted effort to validate our model calibration. In order to model architecture of the root system, damping properties had to be implemented to yield realistic outputs up to the mature stage. Branching varied as a function of distance from the root base, and growth capacity decreased with branching order. Nevertheless, the root diameters of simulated root systems were generally underestimated. This was certainly due to root growth plasticity to the prevailing wind, an acclimation facet not taken into account at this calibration step. Growth alterations due to a cemented horizon were reproduced using the new calibrated soil module.

Then, the wind acclimation of roots was numerically investigated by examining the root mechanical stimuli due to wind. A chain of biomechanical models was used to predict the spatial distribution of stress and strain in simplified root systems at 4, 6 and 13-year-old as a result of three levels of usual winds. According to simulations, the strain amplitude decreased with tree growth due to the increasing root system stiffness. This suggests larger thigmomorphogenetic responses at young stages. The modifications of the structural and wood root properties related to wind acclimation were largely explained by the stress and strain distribution in the root system.

Keywords: root system architecture, modelling, *Pinus pinaster*, biomechanics, acclimation

Résumé long

Plus de la moitié des pertes de bois dans les forêts européennes sont dues aux tempêtes. Une connaissance des mécanismes impliqués dans la stabilité mécanique des arbres est alors capitale. L'ancrage de l'arbre dans le sol constitue l'une des composantes principales du maintien mécanique de l'arbre. Il est principalement déterminé par l'architecture du système racinaire et son interaction mécanique avec le sol. Au cours de son développement, l'arbre modifie ses dimensions et se complexifie. Plus particulièrement, le système racinaire semble s'acclimater (ex : croissance en diamètre plus importante) aux déformations engendrées par le vent. L'ensemble de ces modifications conduit à une évolution des mécanismes à l'origine de l'ancrage au cours du développement de l'arbre. L'étude expérimentale de cette fonction est compliquée car les racines sont difficilement mesurables en continu dans le sol. Nous avons alors mis au point une approche numérique pour décrire la croissance du système racinaire et la distribution des déformations dues au vent.

CHAPITRE 2

La mise en place de l'architecture du système racinaire au cours du temps est d'abord déterminée génétiquement. L'architecture du système racinaire est formée selon un continuum, où des types racinaires vont se mettre en place selon une topologie spécifique. La mise en place de différents types racinaires va permettre à la plante d'assurer plusieurs fonctions (ex : ancrage de la plante). L'identification des types est ainsi primordiale pour comprendre les mécanismes impliqués dans les différentes fonctions vitales de la plante. Jusqu'à présent, seuls de récents travaux effectués sur des jeunes plantes en conditions contrôlés ont permis d'identifier clairement des types racinaires pour une espèce donnée. A l'exception de ces études, l'identification des types racinaires est réalisée de façon arbitraire.

De façon à caractériser les types de façon objective, nous présentons dans ce chapitre une technique originale de classification basée sur le partitionnement de données (« k-means clustering »). Cette technique de classification a été réalisée sur quatre variables par l'intermédiaire d'une chronoséquence de systèmes racinaires partiellement déracinés. Cette classification de racines nous a permis d'identifier 5 types racinaires au cours du développement du pin maritime. Ce regroupement explique 70 % de la variabilité des quatre

variables estimées pour notre jeu de données. Les racines montrent une forte différenciation de tropisme, avec une direction de croissance soit horizontale soit verticale. Chaque système racinaire est caractérisé par trois grosses racines horizontales émises par la souche. Ces racines représentent une part importante du volume total de la biomasse racinaire à tous les âges. La structure de la partie centrale du système racinaire est pratiquement complète dès l'âge de 4 ans. Après 13 ans, beaucoup de racines sont émises en profondeur en réponse aux contraintes pédologiques rencontrées (horizon impénétrable et nappe phréatique). Le volume racinaire augmente alors en profondeur.

Cette approche nous a permis de définir les types racinaires nécessaires à l'utilisation d'un modèle architectural, dans l'objectif de représenter la mise en place du système racinaire et l'évolution des mécanismes d'ancrage au cours du développement du pin maritime.

CHAPITRE 3

La mise en place du système racinaire au cours du développement de la plante est un processus complexe où plusieurs types racinaires vont se mettre en place selon une topologie spécifique. Ce schéma peut être modifié en réponse aux variations abiotiques qui conduisent la plante à s'acclimater en réponse aux signaux environnementaux. L'utilisation d'un modèle de croissance racinaire permet de synthétiser les processus biologiques impliqués dans le développement du système racinaire et les interactions avec son environnement.

En se basant sur la typologie définie précédemment (**chapitre 2**) nous avons modélisé pour la première fois la mise en place du système racinaire d'un arbre jusqu'au stade adulte (50 ans) par l'intermédiaire d'un modèle architectural (RootTyp ; Pagès et al. 2004). Treize paramètres pour chaque type racinaire ont été estimés par l'intermédiaire de la base de données, d'informations issues de la littérature et d'une procédure d'optimisation. Le modèle RootTyp avait jusqu'à présent été appliqué à des systèmes racinaires relativement simples (plantes annuelles ou jeunes arbres). Une modélisation réaliste de la mise en place du système racinaire de l'arbre jusqu'à 50 ans n'a pu être obtenue qu'en implémentant au modèle RootTyp de nouveaux processus biologiques : la diminution de la ramification avec la croissance de la racine et la diminution de la vigueur des racines avec l'ordre de ramification. L'évaluation du modèle a été réalisée sur des variables globales et spécifiques. Les systèmes racinaires de la

base de données présentent des diamètres plus importants à proximité de la souche par rapport aux systèmes racinaires simulés. Ce biais systématique est principalement attribué à la modélisation de la croissance secondaire du modèle RootTyp qui ne tient pas compte actuellement de l'acclimatation au vent des racines. Dans le modèle, la croissance est déterminée par les processus de ramification des racines en supposant une conservation des surfaces en section au niveau des points de ramification et des diamètres de méristèmes. Par contre, les altérations de croissance dues à la présence d'un horizon induré sont maintenant simulées par le modèle grâce à l'amélioration du module de sol.

CHAPITRE 4

Les paramètres abiotiques et biotiques peuvent varier selon la localisation d'une plante. L'ensemble de ces facteurs peuvent influencer le développement des racines, modifiant indirectement l'architecture du système racinaire. Ainsi les racines sont sensibles au chargement mécanique induit par le vent et semblent répondre aux contraintes induites par le mouvement du tronc. Ces réponses se matérialisent par de nombreuses modifications de croissance (ex : croissance en diamètre plus importante). Ces modifications de croissance pourraient expliquer certains écarts entre les systèmes racinaires de la base de données et les systèmes racinaires simulés (**chapitre 3**). Cependant, les processus à l'origine de ces modifications (mécanoperception, thigmomorphogénèse) ne sont que très partiellement compris pour les racines.

Pour mieux comprendre les mécanismes à l'origine de l'acclimatation des racines, nous avons étudié les stimuli mécaniques générés par le vent au niveau des racines. Pour ce faire, nous avons combiné plusieurs modèles pour prédire la distribution spatiale des déformations et des contraintes dans des maquettes simplifiées de systèmes racinaires à 4, 6 et 13 ans, pour trois régimes de vent spécifiques à la région étudiée. Le calcul de la force appliquée par le vent sur la partie aérienne de l'arbre tient compte des caractéristiques du peuplement (hauteur du peuplement, densité d'arbre,...). D'après les simulations, les déformations des racines sous l'effet du vent diminuent avec l'âge, en raison de l'augmentation de la rigidité des racines. Cela suggère une plus forte réponse thigmomorphogénétique aux stades jeunes. L'intensité et la localisation des stimuli mécaniques induits par le vent dans les racines qui ont été simulés

expliquent la plupart des modifications structurelles et anatomiques du système racinaire par l'acclimatation au vent reportées dans la littérature.

Remerciements

Une thèse, c'est une personne et toutes celles qui l'accompagnent. J'adresse mes remerciements aux personnes qui m'ont aidé et soutenu au cours de ces trois années. Sans eux ce travail n'aurait pu aboutir. La liste de toutes celles et ceux qui ont partagé cette aventure est longues et j'espère n'oublier personne.

Avec un profond respect, je tiens tout d'abord à remercier les rapporteurs et les examinateurs de m'avoir fait l'honneur d'évaluer ce travail. Je remercie Catherine Coutand, Mathieu Javaux et Alexia Stokes d'avoir accepté d'être rapporteurs de cette thèse. Je remercie également Annabel Porté pour son rôle d'examinatrice et Christophe Eloy pour avoir présidé le jury.

Merci aux membres de mon comité de pilotage, Tancrede Alméras, Jean-François Barczy, Guillaume Lobet, Loïc Pagès et Sylvain Pellerin. Vos conseils pertinents ont fortement contribué à l'orientation de cette thèse. Je remercie particulièrement Loïc Pagès pour les discussions constructives que nous avons eues au cours de ces années. Merci pour tes conseils tant au niveau de la modélisation que de l'expérimentation. Merci d'avoir partagé tes connaissances et ton expertise.

J'adresse également mes remerciements à l'Université de Bordeaux pour avoir pris en charge le financement de ma thèse dans sa totalité.

Plus chaleureusement, mes remerciements s'adressent maintenant à mes encadrants, à qui je dois cette curiosité et ce goût pour la recherche. Tout d'abord, un immense merci à Frédéric Danjon, pour m'avoir ouvert les yeux sur cette face cachée des plantes, les racines. Merci pour ta rigueur et ta remise en question permanente. Merci d'avoir su être compréhensif dans les moments de doute et de m'avoir toujours encouragé. Un grand merci également à Pauline Défossez. Je ne te serais jamais assez reconnaissant pour ta bienveillance. Merci pour tes conseils, ton implication jusqu'à la dernière minute et ton aide en toutes circonstances. Merci d'avoir rendu si agréable ces trois années. Et pour terminer, je tiens à remercier Céline Meredieu. Merci d'avoir été disponible et d'avoir apporté un regard critique lors de nos nombreuses discussions, à toutes les étapes de ma thèse. Merci pour ton implication.

Je vous remercie tous les trois pour la confiance que vous m'avez accordée en me permettant de vivre cette aventure. Merci d'avoir toujours su être présents et de m'avoir guidé dans mes travaux. Merci pour vos conseils et vos enseignements, je tâcherai d'en faire bon usage.

Je tiens également à remercier toutes les personnes des équipes d'ISPA et de BioGeCo qui m'ont aidé directement ou plus indirectement, Sylvain D., Didier G., Jean-Marc B., Christophe C., Loïc P., Marc B., Alexandre B., Sébastien L., Catherine B., Bastien C., Frédéric L., Frédéric R., Eric L., Laurent B., Anne-Marie B. et Sylvia D. Bien sûr, je remercie les secrétaires qui m'ont aidé pendant toute la durée de ma thèse : Françoise Prud'homme, Véronique Lozano Hamlat, Patricia Braconnier et Sylvia Branchu.

Merci à mes collègues de bureau. Royston, merci pour ton optimisme, tes relectures d'articles et les discussions riches et variées. Je tiens également à adresser un immense merci à Ming pour son aide sur plus ou moins toute la partie biomécanique. Merci également à Fanja pour avoir rendu si agréable ces trois années.

Un grand merci également à tous les non-permanents avec qui j'ai toujours pu discuter, rigoler ou partager mes pauses. Vous avez participé à la bonne ambiance au sein des deux unités, en particulier Giada C.

Merci à toute l'équipe des Tocards. L'espèce vient officiellement de s'éteindre à l'INRA et se retrouve dispersée aux quatre coins de la France. Sûrement une stratégie pour mieux se retrouver !

Tout d'abord, un grand merci à Fritoche. Difficile de faire l'inventaire des bons moments passés ensemble au cours de ces années... Il y en a beaucoup trop et je t'en remercie. Merci Captain, ta mauvaise humeur ne m'aura pas empêché de partager avec toi de longues discussions sur la rando, la photo, la bricole,... à travers les voyages et les soirées. Gremsouille, merci pour ta bonne humeur et tes conseils. J'attends avec impatience mon « R pour les nuls » dédié. Sauze, merci pour ton énergie. Je ne sais pas comment ils ont fait pour nous supporter. Mathi, grâce à toi j'ai pu rencontrer l'idéotype de « l'efficacité au moindre effort ». La Jube, je dois te l'avouer maintenant, il ne s'agissait pas de tuyaux mais

de racines... Mario n'a jamais fait partie du programme de ma thèse. Merci également à Zaza et Vivi pour tous ces bons moments.

Merci également aux amis qui ne sont pas des Tocards mais qui ont toujours été présents durant cette thèse, David, Lilou, Byroute et Manon. Merci pour tous les bons moments passés ensemble. On se retrouve très vite !

Une pensée également aux membres de l'équipe de volley, avec qui j'ai pu me défouler et partager de bons moments. Merci Tovo, Kiki, Thomas L., Alain M. et Chipaux. De la même façon, je tiens à remercier les membres de l'équipe pétanque et ping-pong de Pierroton. Merci à Jean-Marc G., François F., Raphaël S., Quentin R., Didier B., Loïc K., Christian B. et Jean-Charles L.

Et pour terminer, ce travail n'aurait pu arriver à son terme sans le soutien de ma famille. Merci à mes parents et à mes frères. Merci de m'avoir toujours encouragé dans la voie que je me suis choisi.

Merci à tous.

Table des matières

Liste des figures	19
Liste des tableaux	25
Introduction	27
1. Synthèse bibliographique	29
1.1 Résistance des plantes face au vent	30
1.1.1 Le vent	30
1.1.2 Résistance de la partie aérienne	32
1.1.3 Résistance de la partie souterraine	35
1.1.4 Résistance à l'échelle du peuplement	48
1.2 L'architecture racinaire des plantes	50
1.2.1 Typologie	50
1.2.2 Topologie	52
1.2.3 Diversité au cours du développement	54
1.2.4 Diversité intra- et interspécifique.....	56
1.2.5 Diversité en réponse à l'environnement.....	57
1.3 Modélisation de l'architecture racinaire	62
1.3.1 Modèle de densité	63
1.3.2 Modèle de branchaison fractale	63
1.3.3 Modèle architectural	64
1.3.4 Modèle structure-fonction.....	66
1.3.5 Evaluation des modèles.....	67
1.4 Enjeux finalisés.....	69
1.4.1 Les dégâts liés aux tempêtes en forêt.....	69
1.4.2 Le pin maritime dans le massif des Landes de Gascogne.....	71
Objectifs de la thèse.....	75
2. From juvenile to mature stage, <i>P. pinaster</i> root systems show a high differentiation in 6 root types	77
2.1 Introduction	83
2.2 Materials and Methods	84
2.2.1 Root system architecture of <i>Pinus pinaster</i> in humid sandy spodosol	84
2.2.2 Root system database	84
2.2.3 Root traits used for the clustering	85
2.2.4 Statistical clustering approach to assign selected lateral roots to groups	86

2.2.5	Root typology variability/Data analyses	87
2.3	Results	88
2.3.1	Cluster analysis	88
2.3.2	Analyses of final Root types	93
2.4	Discussion.....	98
2.4.1	Phenotyping root system.....	98
2.4.2	Cluster analysis and number of root types	100
2.4.3	Root types identified are in accordance with literature.....	102
2.4.4	Age effect on root type proportion distribution	103
2.4.5	Root architecture and anchorage.....	104
2.5	Conclusions and perspectives	105
3. Modelling root system development for anchorage of forest trees up to the mature stage, including acclimation to soil constraints: the case of <i>Pinus pinaster</i>		107
3.1	Introduction	114
3.2	Materials and Methods	117
3.2.1	Root architectural model.....	117
3.2.2	Root system database	117
3.2.3	Parameters and their estimation	119
3.2.4	Soil constraint identification and modelling	121
3.2.5	Root system simulations and evaluations	122
3.3	Results	123
3.3.1	Root typology.....	123
3.3.2	Parameters estimation	123
3.3.3	Effects of soil constraints on root system architecture	128
3.3.4	Root system simulations and evaluations	129
3.4	Discussion.....	136
3.4.1	Model parameterisation and root system database	136
3.4.2	Modelling root system development up to the adult stage	137
3.4.3	Modelling of root diameter up to the adult stage	138
3.5	Conclusion and perspectives	140
4. New insights into the acclimation of <i>Pinus pinaster</i> root system in response to wind from a modelling approach		141
4.1	Introduction	149
4.2	Materials and Methods	152
4.2.1	Stand, tree and root characteristics	152
4.2.2	Simulating the action of wind for three tree ages	153
4.2.3	Calculations of the stress and the strain in the root system induced by wind.....	156

4.3	Results	160
4.3.1	Methodological validations: gust speed and drag force on aerial tree parts	160
4.3.2	Wind speeds and drag forces experienced during tree development	160
4.3.3	Change in root strain during tree development	161
4.3.4	Stress distribution within the root system	161
4.4	Discussion.....	165
4.4.1	Validation of stress/strain patterns	165
4.4.2	Relation between wind and root biologic response	166
4.4.3	Evolution of mechanoperception during tree development	169
4.5	Conclusion	170
5.	Conclusions et perspectives	173
5.1	Conclusion	174
5.1.1	Éléments méthodologiques apportés à la typologie.....	174
5.1.2	Éléments méthodologiques apportés à la calibration et à la validation	175
5.1.3	Connaissances scientifiques : croissance du système racinaire du pin maritime.	177
5.1.4	Éléments méthodologiques apportés à la modélisation biomécanique.....	179
5.1.5	Connaissances scientifiques apportées à l’acclimatation des racines au vent	179
5.2	Perspectives	181
5.2.1	Vers une meilleure compréhension des mécanismes biologiques à l’origine	181
5.2.2	Vers une compréhension de la mécanoperception des racines	181
5.2.3	Vers le développement d’un modèle de croissance racinaire intégrant.....	182
5.2.4	Vers une compréhension précises des mécanismes impliqués dans l’ancrage	184
	Références bibliographie	187
	Annexe	211
	Annexe 1a.....	212
	Annexe 1b.....	213
	Annexe 2.....	214

Liste des figures

- Fig. 1** Représentation schématique (a) du profil de vitesse du vent logarithmique simulé par (Dupont, 2016), de la vitesse de vent (U_{met}) relevé à la station météorologique (b) et de l'influence du couvert végétal et de sa rugosité dans le profil de vitesse de vent (U_h : vitesse de vent au niveau de la canopée). *La surface terrestre et le couvert végétal, caractérisés par leur rugosité, créent des frottements qui diminuent le gradient de vitesse de vent.* 30
- Fig. 2** Représentation schématique de la densité spectrale de puissance du vent ($m^2 s^{-2}$) à différentes échelle de temps. Figure tirée de (Gardiner et al., 2016). *Des pics sont observés pour des périodes de retour d'un an (annuel), de 4 jours (synoptique), de 12 h (semi-diurnes) et d'une minute (turbulence).*..... 31
- Fig. 3** Représentation schématique de l'indice de Griggs-Putnam (Wade et Wendel 1979) qui formalise une méthode d'évaluation de l'exposition au vent d'un site en différentes classes à partir de la forme des arbres, plus ou moins modelés par le vent. 32
- Fig. 4** Représentation schématique du chargement statique d'un arbre isolé. La résistance mécanique de l'arbre dépend principalement de la hauteur (h ; m) et du diamètre de l'arbre (D ; m) alors que la force de trainée (F ; N) sur le houppier dépend de la vitesse de vent (u ; $m s^{-1}$) et de la surface de projection du houppier (A ; m^2)..... 33
- Fig. 5** Représentation schématique (a) d'une flexion (flèche noir) conduisant à des contraintes en compression (σ^-) et tension (σ^+) le long de la racine. La ligne en pointillé représente l'axe neutre. La rigidité en flexion dépend des dimensions de la racine. Un diamètre (b) important procure une rigidité plus importante que (c) plusieurs petites racines de même surface. La (d) fourchaison de la racine peut ainsi conduire à la diminution de la rigidité de la racine. La (e) diminution rapide du diamètre (défilement) le long d'une racine va également contribuer à diminuer la rigidité en flexion. 36
- Fig. 6** Sections transversale de racines de structure avec une forme (a) circulaire, (b) en T et (c et d) en I chez (a, b et c) le pin maritime (d'après Danjon ; a, b et c) et l'épinette noire (d'après Krause et al. 2014 ; d). 37
- Fig. 7** Représentation schématique des forces subies sous l'effet du vent par un arbre de grande taille ayant un système racinaire de type « plaque sol-racine » en sol sableux (d'après Danjon et Fourcaud 2009). 38
- Fig. 8** Représentations schématiques des 2 principales adaptations à l'ancrage : (a) racines contrefort et (b) racines échasses (d'après Crook et al. 1997 et Atger 1991, respectivement) et des 4 principaux modèles racinaires: (c) système traçant, (d) système pivotant, (e) système en cœur et (f) système à pivots secondaires (Stokes et Mattheck (1996) d'après Köstler et al. (1968). 41
- Fig. 9** Représentation des caractéristiques pédologiques limitant l'enracinement du pin maritime dans différents sols landais. La croissance en profondeur des racines est arrêtée par la présence (a) soit d'un horizon induré impénétrable, (c) soit par la nappe

- phréatique, (b) soit par des horizons denses en situation intermédiaire. Une représentation de demi-systèmes racinaires de 50 ans mesurés est superposée au profil pédologique (d'après Danjon et al. 2005)..... 45
- Fig. 10** Distribution (a) de l'intensité des contraintes et de (b) l'état d'endommagement des racines, pour des maquettes simplifiées de système racinaire de pin maritime lors de la simulation du déracinement de l'arbre (d'après Yang et al. 2017 ; modèle RootAnchor). 47
- Fig. 11** (a) Représentation schématique des types racinaires identifiés chez le prunier sur la base de critères morphologiques (croissance en diamètre, longévité, longueur maximale,... ; d'après Vercambre et al. 2003) depuis le type A_I (type racinaire à croissance en diamètre et à croissance en longueur indéterminée) au type A_{VI} (type racinaire sans croissance en diamètre et à croissance en longueur déterminée, quelques millimètres seulement). (b) Coupes transversales des trois types racinaires (LR1, LR2 et LR3) identifiés chez le millet sur la base de critères morphologiques et anatomiques (diamètre et caractéristique du métaxyleme (cellules spécialisées dans le transport de la sève brute)) ; d'après Passot et al. 2016). 51
- Fig. 12** Diagramme de systèmes racinaires pour illustrer (a et b) les ordres de ramifications, (b et c) la magnitude adoptée dans la classification topologique et (e et f) la longueur de chemin depuis la base de la plante jusqu'aux extrémités. 53
- Fig. 13** Représentation de la mise en place du système racinaire au cours du développement du *Platanus hybrida*, de (a) la germination à (e) l'arbre adulte. Profils du système racinaire vu de dessus à (a) la germination, (b) à 2 ans, (c) à 4 ans, (d) à 7 ans et (e) à l'âge adulte. Les racines à développement tardifs sont représentées en noir (d'après Atger et Edelin 1994). 55
- Fig. 14** Représentations schématiques de plusieurs systèmes racinaires de plantes annuelles (d'après Cannon 1949). 56
- Fig. 15** Système racinaire d'*Achillea millefolium* observé (à gauche) et simulé par RootTyp (à droite) (d'après Pagès et al. 2004). 62
- Fig. 16** Exemples de systèmes racinaires 3D simulés depuis (a) RootTyp (*Rumex crispus* ; Pagès et al. 2004), (b) CRootBox (*Zea mays* ; Schnepf et al. 2018), (c) DigR (*Lupinus* sp. ; Barczy et al. 2018), (d) OpenSimRoot (Postma et al. 2017) et (e) PlaNet-Maize (*Zea mays* ; Lobet et al. 2014). 66
- Fig. 17** Représentation schématique des formes d'endommagements observés lors de vents violents sur des arbres (d'après Cucchi 2004). 70
- Fig. 18** Reconstruction 3D de pins maritimes provenant de la même parcelle mais à des âges différents : 5, 12 et 19 ans. Les racines sont colorées en fonction de leur compartiment : en gris la souche, en noir le pivot, en bleu foncé les racines traçantes dans la ZRT, en bleu clair, les racines traçantes hors ZRT, en rouge les pivots secondaires dans la ZRT, en violet les pivots secondaires hors ZRT, en jaune les racines intermédiaires, en gris les racines obliques et en vert les racines profondes. L5 : largeur de l'image 2.3 m, L12 : 3 m, L19 : 3 m. D'après Danjon et al. (2013). 73

- Fig.19** Histogram of the distribution of the top ratings for the 9 internal cluster validity indices (Table 2) as a function of the number of clusters and for the 5 datasets. The color code is for the dataset age. 88
- Fig. 20** Plot of tropism intensity (T) vs. (a) branching angle (BA), (b) basal cross sectional area divided by stem cross sectional area at breast height (%CSAabh), (c) Mother root Tropism intensity (MT) for all the selected roots for clustering in the 5 datasets. Colors of dots as a function of 5 clusters computed from a k-means cluster analysis. The dashed lines represent the mean of 10th and 90th centiles for each classifier traits. Roots with T or MT larger than -0.25 were not represented. 89
- Fig. 21** Boxplots of the distribution of (a) Tropism intensity (T), (b) Branching Angle (BA), (c) basal cross sectional area divided by stem cross sectional area at breast height (%CSAabh) and (d) Mother root Tropism intensity (MT) of the five root groups yielded running the cluster analysis grouped by dataset age. Letters indicate significant differences among root groups (p-value < 0.05) within each dataset. Colors as a function of the root group. The thick horizontal lines in the boxplots represent median values. The horizontal box limits give the first and third quantiles. The horizontal thin lines are the 5th and 95th quantiles. 91
- Fig. 22** Schematic representation of the maritime pine root system in (a) vertical and (b) horizontal views, with the different root groups and their characteristics (H* Horizontal roots, with Hstump horizontal roots branched on the stump with a large %CSAabh, Hv horizontal roots branched on a vertical root and Hh horizontal roots branched on a horizontal root; V* vertical roots, with Vh vertical roots branched on horizontal roots and Vv vertical roots branched on vertical roots). The first-order root consists of a stump (proximal part; grey) and a taproot (distal part; black). 90
- Fig. 23** Boxplots of the distribution of (a) tropism intensity (T), (b) branching angle (BA), (c) basal cross sectional area divided by stem cross sectional area at breast height (%CSAabh) and (d) mother root tropism intensity (MT) of the five root groups yielded running the cluster analysis grouped by root group. Letters indicate significant differences among developmental stages (p-value < 0.05) for each root types. Same layout than figure 4. 92
- Fig. 24** Plot of tropism intensity vs. (a) basal cross sectional area divided by stem cross sectional area at breast height (%CSAabh), (b) mother root tropism intensity (MT) for all roots, except the replacement roots, in the 5 datasets. Colors of dots as a function of root type (same layout than Fig 4). The dashed lines are for the between type delimitations. Roots with T or MT larger than -0.25 were not represented. 94
- Fig. 25** Histogram of the number of root emergence by depth and by type in the 5 datasets. The error bar is the standard deviation for the total number of root emergences in the horizon. 93
- Fig. 26** Histogram of the proportion of root volume by depth and by type in the 5 datasets, including the first order root. The error bar is the standard deviation for the total root volume in the horizon. Volume computed by diving all segment in one cm long micro-segments according to Danjon et al. 2005. 95

- Fig. 27** Mean number of roots per tree carried by (a) Hstump, (b) Hv, (c) Hh, (d) Vv and (e) Vh root types in the five datasets. Each bar is split according to the root type number carried, see color code in the caption. For each root type, the standard deviation range is represented by vertical lines..... 96
- Fig. 28** Histograms of mean number of roots per tree and by type for the (a) second, (b) third, (c) fourth and (d) fifth branching order for the five datasets. Each bar is split by type using specific colors. For each root type, the standard deviation range is represented by vertical lines (same layout than Fig 4). 97
- Fig. 29** Biplots generated from principal component analysis (PCA) of 70 trees using the proportion of roots by root class and by branching order: Hstump (HstumpO2), Hv (HvO2, HvO3 and HvO4), Hh (HhO3 and HhO4), Vv (VvO2, VvO3 and VvO4) and Vh (VhO3 and VhO4) proportion of second, third and fourth branching order, respectively. The green, purple and blue arrows correspond to the second, third and fourth branching order variables, respectively. The orange, blue, green, yellow and red points correspond to the 3-, 4-, 6-, 13- and 50-year-old trees, respectively. The 3- and 13-year-old trees 20_3, 8_13 and 9_13 are represented in black for better visualization. 98
- Fig. 30** Examples of root systems and associated root types at (a) one (c and d) thirteen, and (b) fifty years with all classified roots at each stage. The first-order root is represented in black. 99
- Fig. 31** Diagram of connected unit segments along a digitised root axis. Each measured segment is separated by a dashed line. The root base diameter and the distal diameter of each segment were measured to compute CSA's (cross-sectional areas). dCSA: distal CSA of the mother root segment; pCSA: proximal CSA of the root segment following the branching point; piCSA: proximal CSA of the branch root segment; Vmother: vector of the mother root direction; Vbranch: vector of the daughter root direction; Vdistal: vector of the distal root segment; Vproximal: vector of the proximal root segment. Branching (BA) and deviation angles (DA) were calculated from the above-mentioned vectors. ... 118
- Fig. 32** Schematic representation of the maritime pine root system in (a) vertical and (b) horizontal views, with the different root types and their characteristics (First-order root: Stump/Taproot; V* vertical roots, with Vh vertical roots branched on horizontal roots and Vv vertical roots branched on vertical roots; H* Horizontal roots, with Hstump horizontal roots branched on the stump with a large CSA, Hh horizontal roots branched on a horizontal root with a branching angle larger than 125°, and Hvh all other horizontal roots). 124
- Fig. 33** Distribution of the small root proportions observed along horizontal roots (Nezer13 dataset): circles and solid line for Hstump, triangles and dotted line for Hvh (root types are illustrated in Fig. 32). The lines correspond to non-linear regression lines..... 126
- Fig. 34** Inter-branch distance observed along (a) vertical and (b) horizontal root types (root types are illustrated in Fig. 2). Symbol sizes are proportional to daughter root numbers. Mean per 2 or 10 cm length of the roots of ten 13-year-old trees (Nezer13 dataset). The lines correspond to the mean (vertical root types) or to the linear regression (horizontal root types). 126

- Fig. 35** Root length of horizontal roots (Hstump, Hvh and Hh; root types are illustrated in Fig. 2) observed on 50-year-old root systems (Bilos50 dataset) classified by branching order. The thick horizontal lines in the boxplots represent median values. Just below and above, the horizontal lines give the first and third quantiles. At the ends are the 5 and 95% quantiles. 127
- Fig. 36** Relationship between the cross-sectional area (dCSA) below the branching point on the one hand, and the sum of the CSA of branches (piCSA) and the CSA beyond the branching point (pCSA) on the other hand (Nezer13 dataset). The data of all branching points were pooled, except stump data. Solid line, model fitted on the data. Regression statistics are given. 127
- Fig. 37** Scaled mean variables (Eq. 6) per soil layer of 5% relative depth (0 is collar depth; 1 is the maximum depth of the root system). Gravitropism, root deviation, and specific root length were scaled and averaged on all root segments by each 5% of relative depth. Mean root length was estimated for each root and associated to the depth of its base. (a) and (c): observed means of 7 root systems from the Bilos50 dataset; (b) and (d): Means of 15 root systems simulated over fifty years with the Soil constraint parameters. Observed scaled variables are solid symbols and simulated, the empty symbols..... 128
- Fig. 38** Observed (solid symbols) and simulated (empty symbols) mean diameters *per* root type: (a) stump/taproot, (b) Hstump, (c) Hvh branched on the stump, and (d) Vh branched on the first 1.5 m of Hvh and Hstump branched on the stump (root types are illustrated in Fig. 2) at different ages (diamonds= fifty-year-old (6 observed and 5 simulated root systems); circles= 13-year-old (5 observed and 15 simulated root systems); triangles= 3-year-old (5 observed and 15 simulated root systems); squares= 1-year-old (6 observed and 15 simulated root systems)). The observed and simulated root systems had similar collar diameters. The inset in Fig. 8a is a zoom on one- and three-year-old trees..... 131
- Fig. 39** Coarse third-order roots branching from Hvh branched on the stump and from Hstump in observed (6 root systems from thirteen-year-old Nezer13 pine trees and 5 root systems from fifty-year-old Bilos50 pine trees; solid symbols) and simulated (15 root systems from thirteen-year-old pine trees and 5 root systems from fifty-year-old pine trees; empty symbols) means and variability of (a) the total number of roots and (b) their basal diameter. Triangles and dashed lines: thirteen-year-old root systems. Circles and solid lines: fifty-year-old root systems. The standard deviations are represented by vertical lines for observations and envelopes for simulations. The observed and simulated root systems had similar collar diameters. 133
- Fig. 40** Examples of observed (top, a) and simulated (bottom, b) root systems over (1) one, (2) three, (3) thirteen, and (4) fifty years. 135
- Fig. 41** Hourly wind speeds at three return periods (weekly, monthly and annual) and (b and c) wind sectors contributions at the Agroclim INRA meteorological station (Cestas - Pierroton, France, 44.742° N ; -0.782° E). The wind speed at each return period was calculated from hourly wind speed and on sample period ranging from 1st January 1996 until 1st January 2018. (a) The maximal hourly wind speed was obtained for annual return period (8.24 m s). (b) On average wind from west direction (SW, W and NW) was

prevailing for chronic (e.g. 1-2 m s⁻¹) and exceptional daily wind speeds (e.g. 5-6 m s⁻¹), with proportions higher than 50 %. (c) The chronic daily wind speed (1-2 m s⁻¹) had the more important contribution to total wind recorded (54%). 155

Fig. 42 Schematic representation of the methodology employed to generate root patterns of maritime pine. (a) Views of a 13-year-old digitized root system and (b) side and (c) top views of root pattern obtained. The root system is composed of a stump (gray), a taproot (black), shallow roots (blue) and sinker roots (red). The shallow roots are divided in two portions: in (dark blue) or beyond (light blue) the ZRT. 158

Fig. 43 Distribution of strain on root system as simulated by RootAnchor for monthly wind loading at the three developmental stages ((a) 4-, (b) 6- and (c) 13-year-old). Colours ranging from red to dark blue represent strain intensity from highest tension (positive) to highest compression (negative). Only the proximal part of root systems were illustrated. At all developmental stages, the strains were mainly localized along the taproot with values higher than 0.06 %..... 162

Fig. 44 (a) Schematic representation of root sides recorded to estimate the stress distribution along taproot and shallow roots. Color as a function of root sides. (b) Distribution of stress intensity on (1, 2, 3) the taproot and (4, 5, 6) the shallow roots for weekly and annual wind loading at (1 and 4) 4-, (2 and 5) 6- and (3 and 6) 13-year-old. Line types correspond to wind loading according to return period (solid line: weekly wind loading; dotted line: annual wind loading). Colors of lines and backgrounds as a function of root sides and stress types. On average the maximal stresses were localized on the proximal part of taproot and shallow roots..... 163

Fig. 45 Schematic representation of thigmomorphogenesis evolution for long term-growth species. The decrease of thigmomorphogenesis response (backgrounds with points) result from decreasing strain sensed according to structural properties modifications (increasing stiffness by geometric and anatomic modification; solid line) and desensitization process (increasing the minimal effective strain threshold; dotted line). 169

Fig. 46 Représentation schématique de la modélisation envisagée pour l’acclimatation des racines au vent..... 183

Fig. 47 Représentation schématique de la modélisation envisagée pour quantifier la contribution des (a, b et c) composantes racinaires et de (1 et 2) l’alios, à un stade de développement donné. Effectuée à plusieurs stades de développement, cette méthode devrait nous permettre de décrire l’évolution de la contribution des composantes racinaires au cours du développement de l’arbre (1.d et 2.d). 185

Liste des tableaux

Table 1 Mean characteristics of sampled trees and their associated root systems in the database \pm standard deviation.	85
Table 2 Indices used in root clustering	87
Table 3 Proportion of variance explained by the clustering, separately for the four traits and for the whole variance in %	88
Table 4 Mean characteristics of trees and their associated root systems in the database, \pm standard deviation. White part of the table: root systems used for calibration; grey part of the table: root systems used for evaluation.	117
Table 5 Criteria used to evaluate model performance.	120
Table 6 Root types and their model parameters estimated for the different processes (font types refer to estimation methods, normal= 2D or 3D digitised root systems, <i>italic</i> = optimisation method, and bold= literature). Parameters for the unmodified model or cases without any implementation of new processes are underlined.	125
Table 7 Mean of tree means \pm standard deviations of soil constraints for (a; white part) 7 root systems from the Bilos50 dataset, and (b) 15 root systems simulated over fifty years for four horizons. Grey part of the table, soil constraint model parameters and the reference horizon for each index.....	129
Table 8 Values of criteria for case model comparisons based on the distribution of diameters as a function of length on the stump/taproot and Hstump of 3- and 13-year-old trees. The differences between model cases are explained in the text.....	130
Table 9 Values of the criteria used to compare the performance of the model simulating diameter distribution <i>per</i> root type.....	132
Table 10 Comparison of root volumes between the observed and simulated root systems of (a) one-, (b) three-, (c) thirteen-, and (d) fifty-year old pine trees for several root types and total root systems. Root volume between 0 and 50 cm depth and within a specific radial distance according to each stage. The observed and simulated root systems had similar collar diameters.....	134
Table 11 Mean characteristics of trees and their associated wind loading properties in the database, \pm standard deviation. White part of the table: aerial part characteristics; grey part of the table: below ground characteristics.	152
Table 12 Wind speeds at meteorological station and canopy top and their associated bending forces according to return periods (weekly (W), monthly (M) and annual (A)) and developmental stages.	156
Table 13 Material properties of (a) soil and (b) roots considered in RootAnchor: elastic and plastic behaviour (Mohr–Coulomb) for soil and elastic for roots.....	157
Table 14 Maximal strains (%) recorded at each developmental stage according to wind return periods (weekly (W), monthly (M) and annual (A)).....	161

Table 15 Stress intensity differences (%) between leeward and windward sides along the taproot according the three developmental stages (4-, 6- and 13-year-old) and wind return periods (weekly (W), monthly (M) and annual (A)). Too low values were not compared (-)..... 164

Table 16 Stress intensity differences (%) between the upper and lower side along shallow roots, (a) inside (Δ_{in}) or (b) between (Δ_{bet}) winds sectors according the three developmental stages (4-, 6- and 13-year-old) and wind return periods (weekly (W), monthly (M) and annual (A)). Absent or too low values were not compared (-). 165

Introduction

Les arbres doivent répondre à plusieurs fonctions vitales au cours de leur développement : captation et assimilation des ressources (lumière, eau et nutriments, symbioses), croissance, reproduction et maintien mécanique. La fonction de maintien mécanique (self-supporting) liée à la structure de l'arbre est sollicitée par le vent et la gravité, qui en retour ont un impact sur la croissance, la morphologie et la physiologie de l'arbre. Au cours de leur développement, les arbres peuvent être sujets à des vents de forte intensité, pouvant causer d'importants dommages à la fois économiques et écologiques. Par conséquent, une connaissance des mécanismes impliqués dans la stabilité mécanique des arbres est capitale. L'ancrage de l'arbre dans le sol constitue l'une des composantes principales du maintien mécanique de l'arbre. L'ancrage est principalement déterminé par l'architecture du système racinaire et de son interaction mécanique avec le sol. Au cours de son développement, l'arbre modifie ses dimensions et se complexifie. Ces modifications conduisent à une évolution des mécanismes à l'origine de l'ancrage de l'arbre.

La fonction d'ancrage est une fonction complexe car elle dépend également de l'environnement où l'arbre se développe. L'arbre est une structure vivante qui répond aux variations environnementales par des modifications dans son développement. Plus particulièrement, le système racinaire est en général capable de s'acclimater aux conditions pédologiques particulières qu'il rencontre et aux sollicitations mécaniques engendrées par le vent. L'acclimatation des racines au vent se matérialise principalement à travers une modification de la croissance en diamètre et par la modification des propriétés mécaniques du bois. La contribution de ces modifications dans l'ancrage de l'arbre n'a pas été clairement établie. De façon similaire, les processus biologiques à l'origine de ces modifications structurelles n'ont jamais pu être mis en évidence pour les racines.

Mes travaux de thèse s'inscrivent dans le cadre général des recherches sur l'ancrage et son évolution au cours du développement de l'arbre. Ces recherches visent deux objectifs principaux :

1. Comprendre l'évolution des mécanismes impliqués dans l'ancrage de l'arbre au cours de son développement.
2. Comprendre l'origine de l'acclimatation mécanique des racines en réponse aux contraintes du milieu (vent, sol) et sa contribution dans l'ancrage.

Ce manuscrit se propose donc de montrer comment, par une approche mêlant analyse de données et modélisation, j'ai progressé sur ces deux questions.

Ce manuscrit se compose de quatre chapitres. Au vu de l'interdisciplinarité de notre sujet et des différents outils utilisés, le **premier chapitre** décrit les composantes et mécanismes impliqués dans la résistance des plantes face au vent, mais fournit également une vision large des outils numériques disponibles. Cet état de l'art se divise en quatre parties : la première consiste à fournir des connaissances dans la résistance mécanique de la plante, la deuxième présente les facteurs endogènes ou exogènes qui influencent la mise en place du système racinaire, puis les différents types de modèle permettant de simuler la mise en place de systèmes racinaires au cours du temps, et enfin, la dernière partie de cette synthèse bibliographique introduit de façon plus spécifique le contexte local (espèce modèle et environnement : pin maritime dans les Landes de Gascogne) dans lequel cette thèse s'inscrit.

Les résultats de mes travaux de thèse sont ensuite présentés dans trois chapitres. Ces chapitres sont rédigés en anglais, sous la forme de projets d'articles scientifiques.

Le **chapitre 2** clarifie le concept de type racinaire et propose une technique originale de classification permettant leur identification. A travers ce chapitre nous proposons également une analyse de la contribution en nombre et en volume des types racinaires au cours du développement de l'arbre.

Les résultats et la méthode employée fournissent une base à la démarche de modélisation abordée dans le **chapitre 3**. Ce chapitre présente la calibration d'un modèle de développement architectural par l'intermédiaire d'une importante base de données structurée en chronoséquence de systèmes racinaires et l'utilisation d'une méthode d'optimisation.

Le **chapitre 4** s'attache à expliquer l'origine de l'acclimatation structurelle (ex : accroissement en diamètre) et anatomique (propriétés mécaniques du bois) des racines au cours du développement de l'arbre. Mes investigations abordent l'origine de ces modifications à travers la distribution des contraintes et des déformations perçues par la racine lors du déplacement du tronc par le vent.

Cette thèse s'achève par une conclusion qui examine les résultats obtenus au regard de la problématique générale présentée en introduction et propose des perspectives quant à l'étude de l'ancrage des arbres.

Chapitre 1. Synthèse bibliographique

1.1 Résistance des plantes face au vent

1.1.1 Le vent

Le vent est un déplacement de masses d'air, caractérisé par une vitesse (exprimée en m s^{-1}) et une direction (exprimée en degrés par rapport au Nord), auquel toutes les plantes terrestres en milieu naturel sont sujettes. Les interactions entre les plantes et le vent ont lieu à différentes échelles de temps et d'espace. Dans l'atmosphère terrestre, la vitesse du vent augmente avec l'altitude. Cette vitesse est souvent modélisée par un profil logarithmique (Fig. 1a) qui dépend de la rugosité du couvert (Fig. 1b). Dans la partie la plus basse de la couche limite, celle à l'interface avec la surface terrestre, la convection thermique vient se combiner au profil logarithmique du vent et détermine le vent de surface. Cette convection thermique additionnelle est responsable d'un flux turbulent au niveau de la surface terrestre.

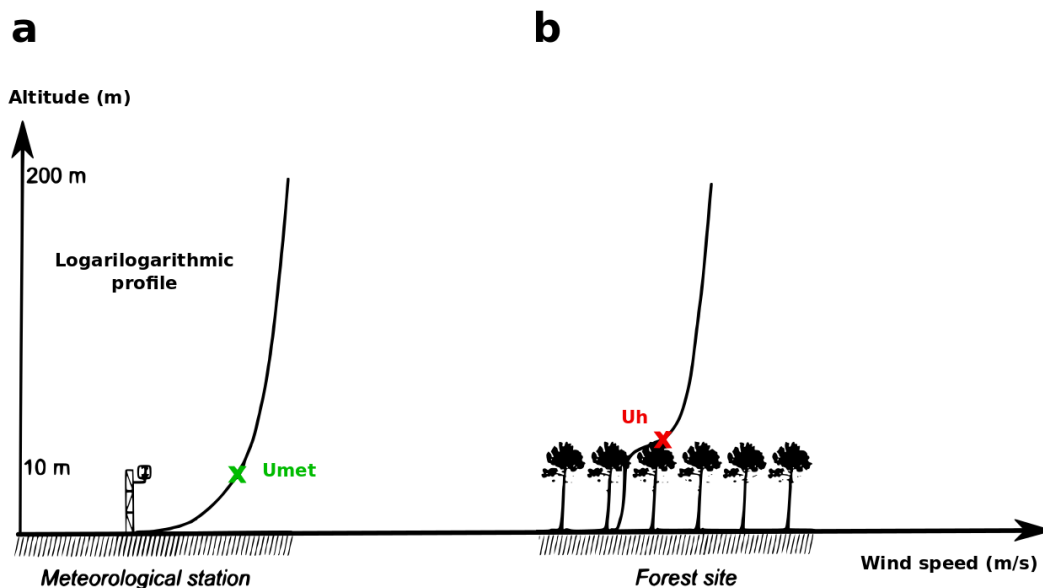


Fig. 1 Représentation schématique (a) du profil de vitesse du vent logarithmique simulé par (Dupont 2016), de la vitesse de vent (U_{met}) relevé à la station météorologique (b) et de l'influence du couvert végétal et de sa rugosité dans le profil de vitesse de vent (U_h : vitesse de vent au niveau de la canopée). La surface terrestre et le couvert végétal, caractérisés par leur rugosité, créent des frottements qui diminuent le gradient de vitesse de vent.

Dans les 100 premiers mètres de l'atmosphère, on observe des variations dans l'énergie contenue dans le vent selon les périodes de retours (Fig.2). Le pic de droite sur la figure 2 correspond à la cascade de turbulences de l'atmosphère pour des périodes inférieures à la journée (micro-météorologique). Dans un écoulement turbulent, on distingue les rafales, qui sont caractérisées par un renforcement brutal et passager du vent. Ces rafales peuvent atteindre une vitesse 4 fois supérieure à celle du vent moyen relevé (Dupont et al. 2018).

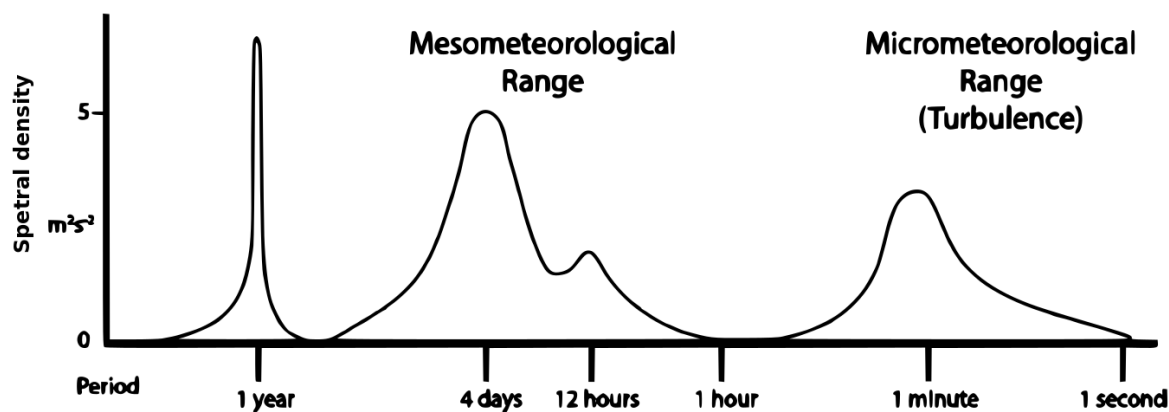


Fig. 2 Représentation schématique de la densité spectrale de puissance du vent ($\text{m}^2 \text{s}^{-2}$) à différentes échelle de temps. Figure tirée de (Gardiner et al., 2016). *Des pics sont observés pour des périodes de retour d'un an (annuel), de 4 jours (synoptique), de 12 h (semi-diurnes) et d'une minute (turbulence).*

Les 2 pics de gauche sur la [figure 2](#) caractérisent les vents à l'échelle macro-météorologique (période supérieure à la demi-journée). Le premier pic, le plus à droite, correspond aux vents d'origine thermique, dus aux variations journalières de température à la surface de la terre. Le second pic correspond au passage d'une dépression (temps de retour moyen de 4 jours). Au-delà de ces variations intra-annuelles, le vent suit également une dynamique interannuelle, représenté par le pic le plus à gauche sur la [figure 2](#). Ces vents sont caractérisés par un fort niveau d'énergie, souvent décrit par la majorité des tempêtes se produisant en hiver en Europe (Gardiner et al. 2010).

Par conséquent, les plantes se développent dans un environnement caractérisé par des vitesses de vents variables (de Langre 2008), qui couvre des échelles très larges depuis des périodes de retour d'une seconde à plusieurs années. Les plantes mettent en place des structures et des mécanismes qui leur permettent de résister à des vents chroniques fréquents et à des rafales violentes plus exceptionnelles. Comme les caractéristiques de la plante (hauteur, surface du houppier, présence ou non de feuilles...) et son environnement (propriété du sol, plantes voisines,...) sont modifiés au cours de son développement, les caractéristiques du vent seront continuellement modifiées au cours de la vie de la plante.

1.1.2 Résistance de la partie aérienne

Même lorsque le vent est absent, la plante est chargée mécaniquement (ensemble des forces appliquées à la plante) par son propre poids (tige, branches, feuilles et fruits). Le vent peut influencer le processus de photosynthèse au niveau des feuilles (Dixon et Grace 1982) jusqu'à modifier fortement les dimensions et la forme de la plante (Rowe et Speck 2005). Ainsi la forme d'une plante peut être utilisée pour évaluer l'exposition au vent d'un site (Wade et Hewson 1979 ; Fig.3).

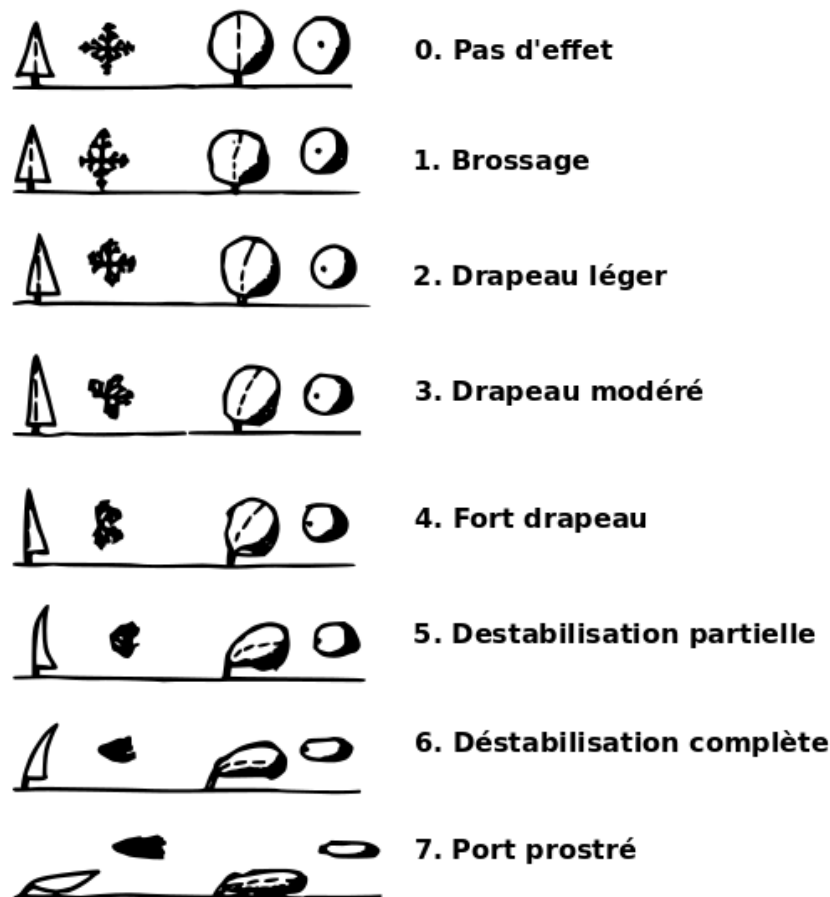


Fig. 3 Représentation schématique de l'indice de Griggs-Putnam (Wade et Hewson 1979) qui formalise une méthode d'évaluation de l'exposition au vent d'un site en différentes classes à partir de la forme des arbres, plus ou moins modelés par le vent.

En présence du vent, la plante subit des charges mécaniques additionnelles. Le vent exerce sur la plante des forces dans la partie aérienne, qui joue alors le rôle d'une « voile » supportée par un « mât encastré » formé par la tige (Fig. 4). Ces forces sont transmises dans la tige et amplifiée par un effet de bras de levier. Plus le bras de levier/tige est longue et plus la force est amplifiée. Ces forces induisent des contraintes au sein de la structure aérienne de la plante.

La résistance de la structure est principalement liée à la géométrie de la tige (diamètre (D) ; Fig. 4). Plus le diamètre de la tige est important plus la résistance est grande, à propriété du bois égale. Les forces exercées par le vent amènent à la rupture (casse de la tige) lorsqu'elles excèdent la capacité du bois à les supporter (contrainte à la rupture). Les forces exercées sont dépendante de la vitesse et de la direction du vent. Cependant, les dimensions de la partie aérienne (hauteur (h), diamètre (D), surface de la partie aérienne (A) ; Fig. 4) et les propriétés anatomiques du bois (densité, module d'élasticité : rigidité du matériau) vont également influencer la résistance mécanique de la plante (Coutand 2010). En général on simplifie l'action du vent sur un houppier en introduisant la force de traînée (F ; N ; Fig. 4). Cette force va principalement dépendre de la vitesse du vent (u ; m s⁻¹) et de la surface de projection du houppier, perpendiculaire à la direction du vent (A ; m²) :

$$F = \frac{1}{2} \cdot \rho_{\text{air}} \cdot A \cdot C_x \cdot u^2$$

où ρ_{air} est la masse volumique de l'air (kg m⁻³) et C_x , le coefficient de traînée (sans dimension) qui caractérise la rugosité de la surface.

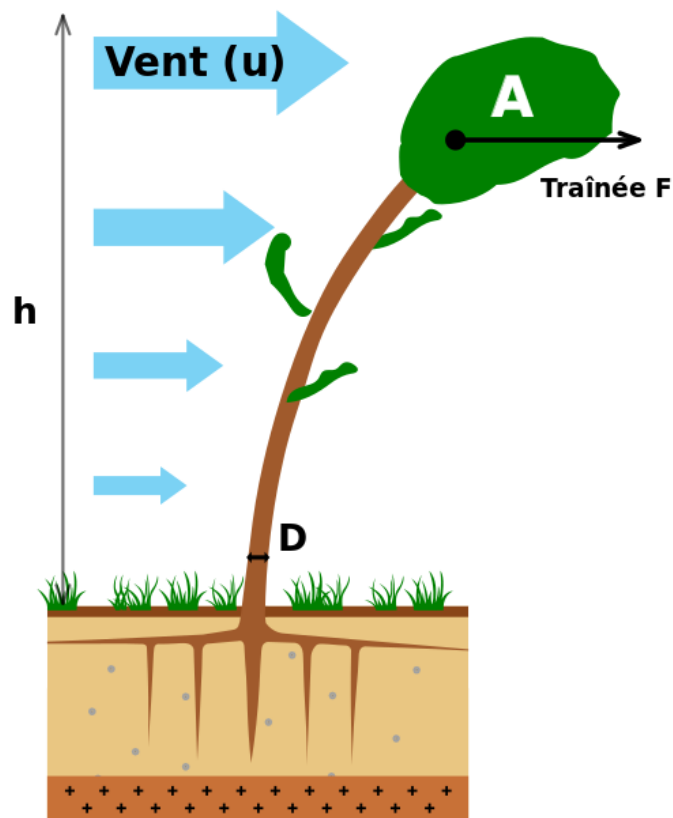


Fig. 4 Représentation schématique du chargement statique d'un arbre isolé. La résistance mécanique de l'arbre dépend principalement de la hauteur (h ; m) et du diamètre de l'arbre (D ; m) alors que la force de traînée (F ; N) sur le houppier dépend de la vitesse de vent (u ; m s⁻¹) et de la surface de projection du houppier (A ; m²).

La plante est capable de répondre aux déformations mécaniques liées aux déplacements de la tige en modifiant sa croissance (Mouliia et al. 2015). Cette acclimatation de la croissance en réponse aux perturbations mécaniques est appelée thigmomorphogénèse (Jaffe 1973). Des expérimentations sur le long terme ont quantifié l'effet des déformations sur la répartition de la biomasse à l'échelle de la plante. Ces études ont mis en évidence que les déformations perçues par la plante régulent l'allocation de la biomasse entre la partie aérienne et souterraine, avec une allocation préférentielle pour le système racinaire (Goodman et Ennos 1998 ; Coutand et al. 2008 ; Stokes et al. 1997 ; Coutand 2010). La perception des déformations induites par le déplacement de la tige conduit également à une augmentation de la croissance secondaire (augmentation du diamètre) et à une réduction de la croissance primaire (diminution de la hauteur), conférant à la plante une résistance plus importante à la casse et une diminution des déformations du tronc (ex : diminution de la prise au vent et du bras de levier ; Jaffe 1973 ; Telewski et Jaffe 1986 ; Goodman et Ennos 1998 ; Rudnicki et al. 2004 ; Vollsinger et al. 2005 ; Telewski 2012). Des modifications du bois sont également observées en réponse aux sollicitations mécaniques du tronc par une modification de l'activité cambiale et des processus de différenciation cellulaire (Coutand 2010 ; Badel et al. 2015 ; Roignant et al. 2018). Le bois formé sous ces sollicitations mécaniques (principalement des flexions ; Fig. 4) a été nommé « bois de flexion » (flexural wood), et se distingue par son anatomie et de ces propriétés fonctionnelles du bois « normal », formé en l'absence de stimulations mécaniques (Telewski 1989 ; Badel et al. 2015 ; Roignant et al. 2018). Le rôle et la contribution de ce bois de flexion dans la résistance mécanique de la plante sont encore mal connus.

Une plante est soumise continûment au vent au cours de son développement. La perception de ces stimuli par la plante n'est que partiellement connue. Le vent est une source fluctuante de signaux mécaniques qui induit des déplacements de la partie aérienne à différentes fréquences et intensités au cours du développement de la plante (de Langre 2008). La plante peut ainsi osciller à une fréquence comprise entre 1 et 5 Hz, correspondant à 60 – 300 déplacements par minute (de Langre 2008). Dans la littérature, il est admis que si tous les stimuli mécaniques engendraient une réponse thigmomorphogénétique, toutes les plantes seraient de petites tailles. Par conséquent, tous les stimuli mécaniques liés au vent ne peuvent pas être perçus par la plante : « il s'agit de réagir à la perturbation, mais pas de sur-réagir » (Der Loughian 2012). Cependant seules de rares études ont démontré que les plantes réduisent leurs réponses aux sollicitations mécaniques en fonction de leurs historiques de déformations (Martin et al. 2010 ; Coutand et al. 2008 ; Leblanc-Fournier et al. 2014). Cette désensibilisation aux stimuli mécaniques a été nommée accommodation (Mouliia et al. 2011). Un tel ajustement de la mécanoperception permet de prévenir d'une croissance thigmomorphogénétique « inutile »

(réponse à tous les stimuli) tout en permettant à la plante de devenir plus résistante (acclimatée) aux stimuli (Mouliat et al. 2011 ; Bonnesoeur et al. 2016 ; Pomiès et al. 2017). Malgré d'importantes connaissances concernant la formation du bois et les récents travaux concernant la réponse des plantes aux stimuli mécaniques (Martin et al. 2010 ; Pomiès et al. 2017 ; Niez et al. 2018 ; Roignant et al. 2018), la dynamique d'acclimatation et d'accommodation au cours du développement de la plante n'a pas encore été étudiée de la germination jusqu'au stade adulte.

La plante met en place d'autres alternatives que la thigmomorphogénèse pour réduire le chargement mécanique subi par le vent et limiter la casse ou le déracinement de la plante. Les feuilles, les branches et les tiges sont des organes flexibles, qui peuvent se profiler et se réorienter avec le vent de façon à diminuer la surface de prise au vent (de Langre 2008 ; Vogel 2009). La partie aérienne va alors se reconfigurer avec l'augmentation de la vitesse du vent, réduisant temporairement la prise au vent de la partie aérienne de la plante. Une autre façon radicale de dissiper l'énergie perçue par le vent est la perte successive des feuilles, des fruits ou des branches (Lopez et al. 2011). Cette reconfiguration irréversible va permettre de diminuer la prise au vent de la partie aérienne pour des vents de forte intensité seulement. La plante est également capable de dissiper l'énergie perçue par le vent par son propre amortissement. Les feuilles engendrent une force de traînée dans l'air lors de l'oscillation de la plante, constituant l'amortissement aérodynamique d'une partie de la charge transmise par le vent (Spatz et al. 2007).

1.1.3 Résistance de la partie souterraine

Les forces exercées par le vent sur le houppier sont transmises au tronc puis engendrent des contraintes au sein du système racinaire et du sol. Les déterminants de la résistance du système racinaire aux vents sont partiellement connus.

- **A l'échelle de la racine**

La contribution individuelle d'une racine dans l'ancrage de la plante dépend de ses propriétés géométriques (ex : longueur, diamètre, surface en section), sa direction de croissance (ex : verticale, horizontale ou oblique), sa localisation dans le système racinaire (ex : en surface, en profondeur, à proximité de la tige) et de ses propriétés anatomiques (ex : densité, module d'élasticité). Le comportement mécanique des racines, du fait de leur géométrie filiforme, est souvent décrit à l'aide de la théorie des poutres (Timoshenko 1940).

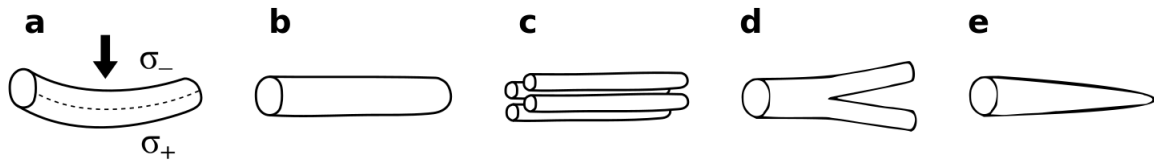


Fig. 5 Représentation schématique (a) d'une flexion (flèche noir) conduisant à des contraintes en compression (σ_-) et tension (σ_+) le long de la racine. La ligne en pointillé représente l'axe neutre. La rigidité en flexion dépend des dimensions de la racine. Un diamètre (b) important procure une rigidité plus importante que (c) plusieurs petites racines de même surface. La (d) fourchaison de la racine peut ainsi conduire à la diminution de la rigidité de la racine. La (e) diminution rapide du diamètre (défilement) le long d'une racine va également contribuer à diminuer la rigidité en flexion.

Par exemple, la rigidité en flexion (Fig.5a) d'une poutre circulaire est liée à la puissance 4 de son diamètre (D) :

$$\text{Rigidité en flexion} = EI$$

où E est le module d'élasticité (GPa) et I le moment d'inertie d'une poutre circulaire ($\frac{\pi D^4}{64}$; m^4). Par conséquent, la rigidité d'une grosse racine (Fig.5b) sera beaucoup plus forte que celle de plusieurs petites racines (Fig.5c) de même surface en section cumulée. Si une racine fourche pour donner deux racines de mêmes dimensions (avec une section racinaire totale similaire à la portion racinaire avant de fourcher, et des propriétés de bois similaires ; Fig.5d), la rigidité totale de la racine après la fourche sera diminuée de moitié (Coutts 1983a). Ainsi, un système racinaire caractérisé par quelques grosses racines à proximité de la tige aura une rigidité plus importante qu'un système racinaire avec de nombreuses racines plus fines. La distribution du diamètre le long des racines influence également la rigidité d'une racine. Plus la diminution du diamètre est importante et rapide, plus le bras de levier est court, réduisant la rigidité de la racine et du système racinaire (Nielsen 1990).

Contrairement à la rigidité en flexion, la résistance en tension des racines augmente avec la diminution du diamètre (pour des racines inférieures à 0.5 mm). Ce phénomène est principalement attribué à des propriétés anatomiques différentes, les racines plus petites possèdent moins de lignine et plus de cellulose, plus résistante en tension (Genet et al. 2005). Dans ce cas, la réduction du diamètre des racines permettra d'augmenter la résistance en tension du système racinaire (Dupuy et al. 2005a ; Danjon et al. 2013a).

La géométrie en section des racines peut également influencer la résistance mécanique des racines. Une croissance secondaire anisotrope a souvent été observée chez les conifères pour les racines traçantes près de la souche (Crook et Ennos 1996 ; Coutts et al. 1999 ; Weber et Mattheck 2005) : la section obtenue pouvant ressembler à une poutre en I ou en T pour une surface en section donnée (Nicoll et Ray 1996 ; Coutts et al. 1999 ; Nicoll et Dunn 2000 ; Stokes et al. 1998; Ruel et al. 2003 ; Krause et al. 2014 ; Lemay et al. 2018 ; Fig. 6). Cependant, l'origine de cette croissance secondaire anisotrope n'a pas été clairement identifiée. De même, malgré de nombreuses observations de ces modifications structurelles, très peu d'études ont cherché à quantifier leurs contributions à la rigidité du système racinaire (Danquechin Dorval et al. 2016).

La direction de croissance des racines est un facteur important dans l'ancrage de la plante. Il est par exemple souvent indiqué que pour de jeunes arbres ou des plantes de petites tailles, la mise en place d'une racine verticale (pivot principal) fournit le meilleur ancrage et prévient des mouvements de la tige (Ennos 1993 ; Khuder et al. 2007). Cependant, pour des plantes de dimensions plus importantes, l'efficacité de cette racine n'est pas optimale si elle n'est pas associée à la mise en place de racines à croissance horizontale en surface, permettant de maintenir la souche (Ennos 1993 ; Niklas et al. 2002 ; Danquechin Dorval et al. 2016). La mise en place de racines horizontales à l'extrémité du pivot principal permettrait d'augmenter significativement la force d'ancrage de la plante (Ennos 1993 ; Danquechin Dorval et al. 2016). Stokes et Mattheck (1996) ont également mis en évidence que l'angle d'insertion des racines horizontales portées par le pivot influençait l'ancrage de la plante.



Fig. 6 Sections transversales de racines de structure avec une forme (a) circulaire, (b) en T et (c et d) en I chez (a, b et c) le pin maritime (d'après Danjon ; a, b et c) et l'épinette noire (d'après Krause et al. 2014 ; d).

Les racines présentent également des différences dans leurs propriétés anatomiques (Stokes et al. 1998 ; Stokes 1999 ; Niklas 1999). Des bois de nature différentes (tension, compression ou flexion) ont pu être observés chez certaines racines horizontales d'arbres matures (Stokes et al. 1998 ; Niklas et al. 1999 ; Stokes 1999 ; Hsu et al. 2006). L'origine et la contribution dans l'ancrage de ces modifications anatomiques sont peu connues. Cependant, il semblerait que leurs rôles dans l'ancrage soient moins importants par rapport à celui de l'architecture du système racinaire, comme l'ont démontré par simulation numérique Yang et al. (2017).

- **A l'échelle du système racinaire**

Toutes les racines du système racinaire n'interviennent pas de la même façon dans la stabilité mécanique de la plante (Coutts et al. 1999 ; Ennos 2000 ; Stokes 2000 ; Goodman 2001 ; Danjon et al. 2005 ; Danquechin Dorval et al. 2016 ; Yang et al. 2017, 2018). Cependant, la force d'ancrage dépend également de la morphologie générale du système racinaire caractérisant la distribution des charges transmises par la partie aérienne dans le sol (Stokes 2000 ; Dupuy et al. 2005b). Ainsi la contribution des racines diffère selon la position relative des racines en fonction de la direction préférentielle des vents dominants (pour un site donné). Dans le secteur sous le vent, le système racinaire de la plante est poussé dans le sol et sujet à des contraintes en flexion et en compression, alors que le secteur au vent est levé hors du sol et sujet à des contraintes en flexion et en tension (Fig. 7). Les racines perpendiculaires à la direction du déplacement de la partie aérienne sont sujettes à des contraintes en torsion et contribuent moins à l'ancrage de la plante (Niklas 1999).

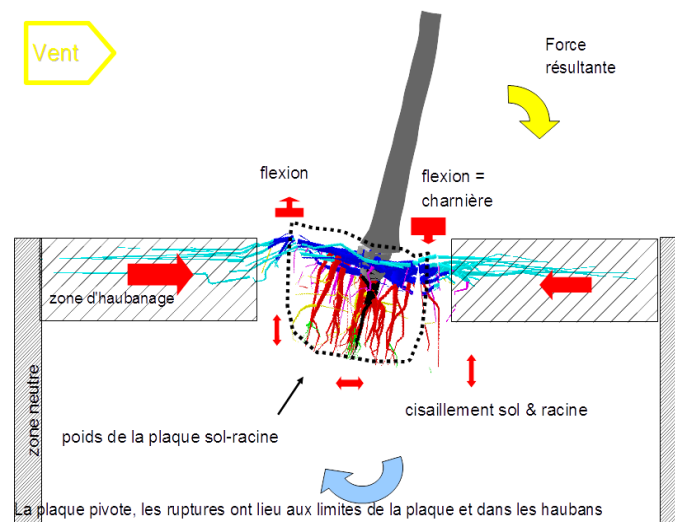


Fig. 7 Représentation schématique des forces subies sous l'effet du vent par un arbre de grande taille ayant un système racinaire de type « plaque sol-racine » en sol sableux (d'après Danjon et Fourcaud 2009).

- Plantes annuelles

Les expérimentations sur les plantes annuelles sont relativement simples à mettre en œuvre contrairement aux espèces pérennes où la dimension et la complexité du système racinaire rendent les expérimentations et l'étude de l'ancrage difficile. Par conséquent, contrairement aux arbres, les mécanismes à l'origine de l'ancrage des plantes annuelles ont été d'avantage étudiés. Plusieurs mécanismes fournissent un ancrage efficace pour ces plantes.

Les herbacées présentent une grande diversité de systèmes racinaires. Certains systèmes racinaires sont dominés par un pivot principal (*Brassica napus* L. ; Goodman 2001), d'autres sont fortement ramifiés, "fibreuse" (*Impatiens glandulifera* ou *Arabidopsis thaliana* ; Ennos et al. 1993a ; Bailey et al. 2002), ou encore caractérisés par la mise en place de racines adventives rigides (*Helianthus annuus* ou *Zea mays* L. ; Crook et Ennos 1993 ; Ennos et al. 1993b). La famille des Brassicacées (anciennement Crucifères ; ex : colza) sont des plantes caractérisée par un système racinaire pivotant. Elles émettent une racine verticale (pivot) dans le prolongement de la tige. L'ancrage de ces plantes est principalement fourni par cette racine longue et rigide et par la résistance du sol à sa rotation (Goodman et al. 2001). Au contraire pour des espèces avec un système racinaire ramifié (*Arabidopsis thaliana*, tournesol, maïs, blé ou la balsamine de l'Himalaya ; Ennos et al. 1993b ; Bailey et al. 2002), les racines latérales localisées dans les premiers horizons du sol sont celles qui contribuent le plus à l'ancrage. Ennos et al. (1993a) met en évidence une contribution plus importante des racines situées dans le secteur au vent (en tension) et une résistance en compression des racines et du sol dans le secteur sous le vent. Certaines espèces (maïs ou blé) mettent en place des racines adventives, qui vont fortement contribuer à l'ancrage (Crook et Ennos 1993 ; Ennos et al. 1993b). La partie proximale de ces racines adventives est fortement lignifiée, rendant le système racinaire plus rigide (Crook et Ennos 1993). De plus, de par leur répartition radiale, ces racines emprisonnent une grande quantité de sol et constituent une motte dense comprenant le sol et les racines. Le poids et la taille de cette motte vont fortement renforcer l'ancrage de ces plantes (Crook et Ennos 1993). Ainsi, une répartition homogène autour de la plante de ces racines est primordiale pour constituer une motte de grande taille centrée sur la tige, permettant d'assurer l'ancrage de la plante.

- Plantes pérennes

Les plantes à longue durée de vie sont souvent caractérisées par des dimensions supérieures aux plantes annuelles. Elles peuvent ainsi mettre en place plusieurs mécanismes d'ancrage qui évoluent au cours du développement de l'arbre. Le système racinaire des plantes pérennes est souvent plus complexe (plus de racines) et caractérisé par une croissance en diamètre pour la plupart des espèces (exception de certaines espèces comme les palmiers ou les graminées).

Certaines espèces se sont adaptées à leur milieu et ont développé des mécanismes d'ancrages spécifiques. C'est notamment le cas de certaines espèces tropicales (*Sloanea*, *Aglaia affinis* et *Nephelium ramboutan*) qui mettent en place des racines contreforts (Fig. 8a). Ces racines sont caractérisées par un accroissement en diamètre très important en aérien, dans le plan vertical, à proximité de la souche (Crook et al. 1997 ; Clair et al. 2003). Ces racines sont plutôt spécifiques des arbres dépourvus de pivot principal, de grande taille, poussant dans des sols peu profonds et exposés au vent (Crook et al. 1997). Ces racines permettent à l'arbre d'augmenter de façon significative son ancrage (2 fois plus résistant qu'un arbre sans racines contreforts ; Crook et al. 1997). Ces racines contribuent à 60 % environ de la résistance totale au déracinement. Cette résistance est principalement liée à la géométrie de ces racines (8 fois plus haute que large ; Crook et al. 1997), leur procurant une forte rigidité en flexion, pouvant être 20 fois supérieure à des racines circulaires à section et propriété de bois similaire (Crook et al. 1997).

Dans des milieux où le sol est meuble et instable, le long de rivière par exemple, certaines espèces comme le palétuvier (*Rhizophora apiculata* et *Rhizophora mangle*) ou le palmier (*Iriarteia deltoidea* et *Socratea exorrhiza*) ont développé d'autres mécanismes particuliers (Avalos et al. 2005). Le genre *Rhizophora* s'est adapté de façon à résister aux courants et au vent (Tomlinson 2016). Cette plante met en place des racines d'appui, racines échasses, qui descendent du tronc ou des branches, fournissant un support plus stable à la plante lui permettant de croître en hauteur (Méndez-Alonzo et al. 2015 ; Srikanth et al. 2016 ; Fig. 8b). Ces racines se mettent en place autour du tronc et peuvent atteindre 2 mètres de hauteur pour des individus adultes (*Cecropia obtusa* ; Atger 1991). Ces racines, en augmentant la surface d'échange avec le sol, permettent une transmission efficace de la charge perçue par la partie aérienne jusqu'au sol (Mendez-Alonzo et al. 2015). De plus, de récentes études ont démontré que ces racines étaient caractérisées par la mise en place d'un type d'un bois mécaniquement plus résistant (Mendez-Alonzo et al. 2015).

En zone tempérée, de telles stratégies sont rarement rencontrées. Cependant, il existe également une large diversité de systèmes racinaires. Quatre grandes catégories de systèmes racinaires ont été définies de façon subjective par Büsgen et al. (1929) et Köstler et al. (1968), basées sur la forme générale du système racinaire qui se différencie en particulier par la capacité à former ou non des racines obliques :

- Les systèmes racinaires traçants, qui émettent de grosses racines horizontales à partir de la souche (Fig. 8c). Ces racines peuvent porter des racines verticales (pivots secondaires) très courtes (Ennos 1993),

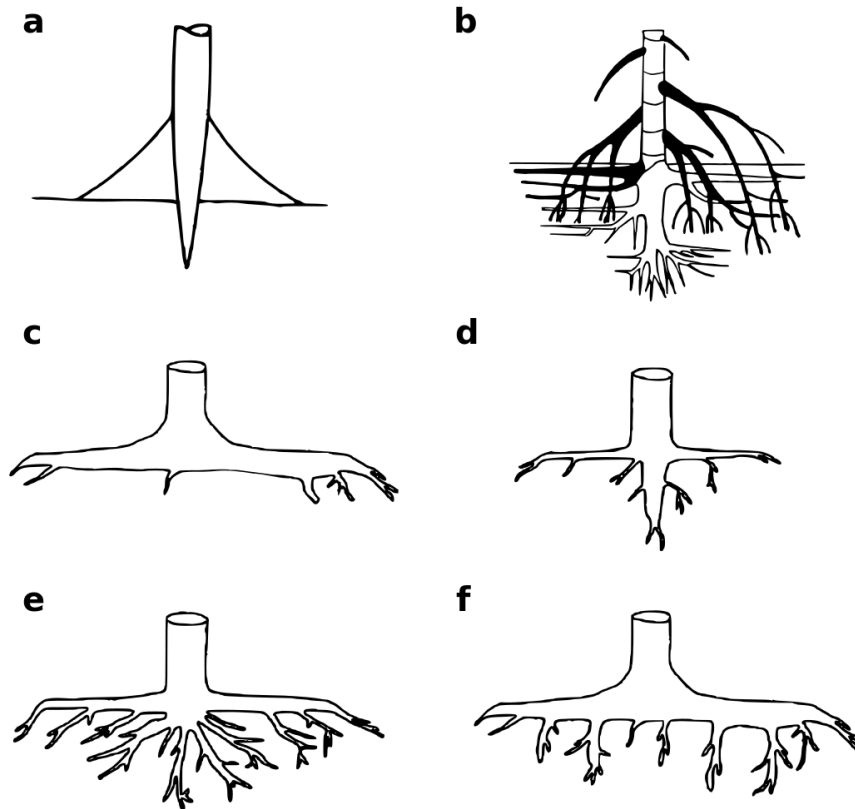


Fig. 8 Représentations schématiques des 2 principales adaptations à l’ancrage : (a) racines contrefort et (b) racines échasses (d’après Crook et al. 1997 et Atger 1991, respectivement) et des 4 principaux modèles racinaires: (c) système traçant, (d) système pivotant, (e) système en cœur et (f) système à pivots secondaires (Stokes et Mattheck (1996) d’après Köstler et al. (1968).

- Les systèmes racinaires pivotants, qui émettent une racine verticale (pivot) dans le prolongement du tronc (similaire au système racinaire pivotant rencontrées chez les herbacées) (Fig.8d). La souche est maintenue par des racines horizontales, comme chez le pin maritime (*Pinus pinaster* ; Danjon et al. 1999),
- Les systèmes racinaires en cœur, dont les racines verticales, horizontales et obliques sont émises à la base du tronc, comme chez le chêne rouge (*Quercus rubra* L. ; Lyford 1980 ; Fig.8e),
- Les systèmes racinaires à pivots secondaires dont les racines horizontales se développent à la base du tronc et entourent le système racinaire, comme l’épicéa de Sitka (*Picea sitchensis* ; Coutts 1983b ; Fig.8f). Des pivots secondaires sont émis des racines horizontales leurs permettant d’emprisonner une grande quantité de sol.

De façon à déterminer les composantes de l'ancrage du **système racinaire traçant** et superficiel, Coutts (1986) a pu déterminer expérimentalement, sur des épicéas de Sitka (*Picea sitchensis*) de 20 cm de diamètre à hauteur de poitrine (dhp), 4 grandes composantes de l'ancrage avec leur contribution par ordre d'importance : la résistance en tension des racines au vent (54%), le poids de la plaque sol-racines (31%), la résistance en flexion des racines sous le vent (8%) et enfin la résistance à la rupture du sol sous la plaque sol-racines (7%).

Les systèmes **racinaires pivotants**, comme leur nom l'indique semblent principalement ancrés par la mise en place d'un important pivot principal droit et rigide (Danquechin Dorval et al. 2016). Le pivot principal agissant comme un pieu, maintenu par des racines horizontales de surface (Ennos 1993). Lorsque le tronc est poussé par le vent, le pivot s'incline autour d'un centre de rotation (50 cm de profondeur pour des arbres d'environ 12 cm de dhp ; Crook et al. 1997), comme observé chez certaines espèces de plantes annuelles (Goodman 2001). Ce point de rotation et la résistance au renversement fournis par le pivot principal peuvent être augmentés (voir doublés) par la mise en place de racines en profondeur, déplaçant le centre de rotation plus en profondeur (Ennos 1993 ; Danquechin Dorval et al. 2016). Danquechin Dorval et al. (2016) ont mis en évidence une contribution très importante du pivot principal à l'ancrage pour le pin maritime.

Le **système racinaire de type cœur** possède l'un des ancrages les plus efficaces qui soit (Stokes et al. 2000 ; Dupuy et al. 2005b). Dans ces systèmes racinaires ils sembleraient que les racines obliques (fortement ramifiées) permettent de contenir une quantité importante de sol et formeraient une plaque sol-racine permettant à l'arbre d'augmenter sa stabilité mécanique. Cependant, les connaissances sur les déterminants de l'ancrage de ces systèmes racinaires sont encore limitées.

Au contraire, **les systèmes racinaires à pivots multiples** comme le pin maritime ont été d'avantage étudiés (Danjon et al. 2005, 2013a). Cette structure à pivots secondaires forme une cage rigide (Danjon et al. 2005). Cette cage est formée par la partie proximale des racines traçantes fortement renforcée ("Zone of Rapid Taper" = zone de défilement rapide, proche de la souche), qui émettent de nombreux pivots secondaires qui emprisonnent une grande quantité de sol. Ces différentes études expérimentales ont conduit Danjon et al. (2013a) à proposer un premier schéma du comportement mécanique du système sol-racines pour les systèmes à pivots multiples. Lors du chargement par le vent de la partie aérienne, la plaque sol-racine va subir une rotation et quatre grandes composantes de l'ancrage vont se dégager (Fig. 7):

- La résistance au cisaillement du pourtour de la plaque sol-racine potentielle. Il s'agit de la rigidité du système racinaire qui permet à la plaque sol-racine de rester solidaire du sol.

- Le poids de la plaque sol-racine. Elle dépend des dimensions du système racinaire central et de sa capacité à retenir le sol.
- La résistance en flexion et en compression des racines traçantes situées sous le vent. Les racines sont poussées dans le sol et forment une charnière, un axe de rotation à proximité de la souche autour duquel l'arbre peut basculer lors du déracinement (Coutts 1983a). Plus cette charnière est éloignée, plus la résistance de la plante sera importante (Coutts et al. 1999). Au-delà de cette charnière, les racines traçantes sont tirées vers la plante (contrainte en tension).
- La résistance en flexion et en tension des racines traçantes situées au vent. Les racines sont tirées dans la direction du vent. La partie distale des traçantes haubane la plaque et l'empêche d'effectuer un déplacement de grande amplitude (1 à 2 m) en se renversant.

- Evolution au cours du développement

Lorsque les plantes se développent, elles modifient leurs dimensions (partie aérienne, tige,...) et se complexifient, conduisant à des modifications des forces perçues et transmises. Ainsi les mécanismes d'ancrage de la plante évoluent au cours de son développement. On dispose de peu de connaissances sur ces évolutions car les études consacrées à l'ancrage sont généralement restreintes à un stade de développement donné. Cependant on peut concevoir une première représentation de l'évolutions de ces mécanismes pour le pin maritime, qui est une des espèces la plus étudiée (Cucchi et al. 2004 ; Danjon et al. 1999, 2005, 2013a ; Danquechin Dorval et al. 2016 ; Yang et al. 2014, 2017, 2018).

Pour des plantes de dimensions relativement faibles, le système racinaire qui fournit le maximum d'ancrage pour un minimum d'investissement en carbone, est généralement constitué d'un pivot principal rigide qui va jouer le rôle d'un pieu, maintenu par des racines latérales (Ennos 1993 ; Goodman 2001 ; Danquechin Dorval et al. 2016). Cependant, au cours du développement de la plante, la taille du pivot principal devient relativement faible par rapport à la celle de la partie aérienne de l'arbre, et ce d'autant plus que la plupart des sols forestiers sont peu profonds. Par conséquent, pour des arbres de dimensions importantes, il est plus efficace de développer un système racinaire permettant de former une large plaque sol-racine (Ennos 1993). Plus la plaque est grande et plus la quantité de sol emprisonné augmente. En effet, le poids de la plaque sol-racine augmente avec la puissance 4 du diamètre de la partie centrale du système racinaire, fournissant une résistance mécanique plus importante (Ennos 1993). En mettant en place précocement une quantité de pivots secondaires au niveau des racines horizontales de surface, puis en augmentant le diamètre de ces pivots secondaires, le pin maritime met en place une cage, qui va emprisonner une quantité de sol très importante et contribuer à l'ancrage. Si la disposition spatiale des racines horizontales n'est pas

homogène (Type II, figure 1 de Coutts et al. 1999), la cage formée est « incomplète », elle sera moins lourde et ne permettra pas de résister correctement à la charge du vent. Par conséquent, une asymétrie dans la distribution des racines horizontales de surface peut influencer la résistance du système racinaire au renversement, notamment si la plante n'a pas la capacité à émettre des racines de sa souche tout le long de sa vie, permettant de compenser une distribution circulaire initiale hétérogène des racines. Cette asymétrie dans la distribution des racines peut être associée au mode d'installation du peuplement et notamment aux effets de plantation. Par exemple, le type de conteneur peut altérer le développement du système racinaire et conduire à des déformations (racines enroulées ou groupées) des racines traçantes et du pivot (Sundström et Keane 2000 ; Ortega et al. 2006 ; Robert et Lindgren 2006). Les racines suivant les parois du conteneur voient leur direction de croissance modifiée de leur direction originelle, conduisant à une répartition radiale hétérogène des racines (ni circulaire, ni homogène ; Lindström et Rune 1999 ; Plourde et al. 2009). C'est ainsi que les déformations engendrées par le mode de plantation peuvent être à l'origine d'une diminution de la stabilité mécanique de la plante (Coutts et al. 1999 ; Rune et Warensjö 2002).

- Effets du sol dans l'ancrage

Plusieurs auteurs ont montré le rôle essentiel des propriétés physiques du sol dans la résistance d'ancrage de la plante.

Premièrement, la structure du sol a son importance. Le sol est milieu hétérogène où des obstacles sont régulièrement rencontrés à proximité des arbres (ex : souches du peuplement précédent, rochers,...). Selon la nature de ces obstacles, le développement racinaire et la capacité d'ancrage de la plante peuvent être modifiés (Quine et al. 1991). Certains horizons du sol (ex : alios ; Fig 9a) constituent de véritable barrière impénétrable, limitant le développement des racines dans les horizons de surface (Danjon et al. 1999). La surface de ces barrières est généralement caractérisée par une forte prolifération racinaire. Si la densité racinaire est suffisamment importante, les racines peuvent rentrer en contact et se greffer (anastomose) pour former un « bouclier », qui contribuera à la stabilité de l'arbre en lui procurant un support. Deuxièmement, la nature du sol (sa texture) doit également être considérée. Dupuy et al. (2005b), ont montré par simulations que les systèmes racinaires de type « cœur » ou « plaque sol-racine » résistaient mieux aux chablis dans des sols argileux que sableux. Les sols argileux tassés et les sols sableux secs fournissaient les meilleures conditions pour ancrer la plante dans son substrat.

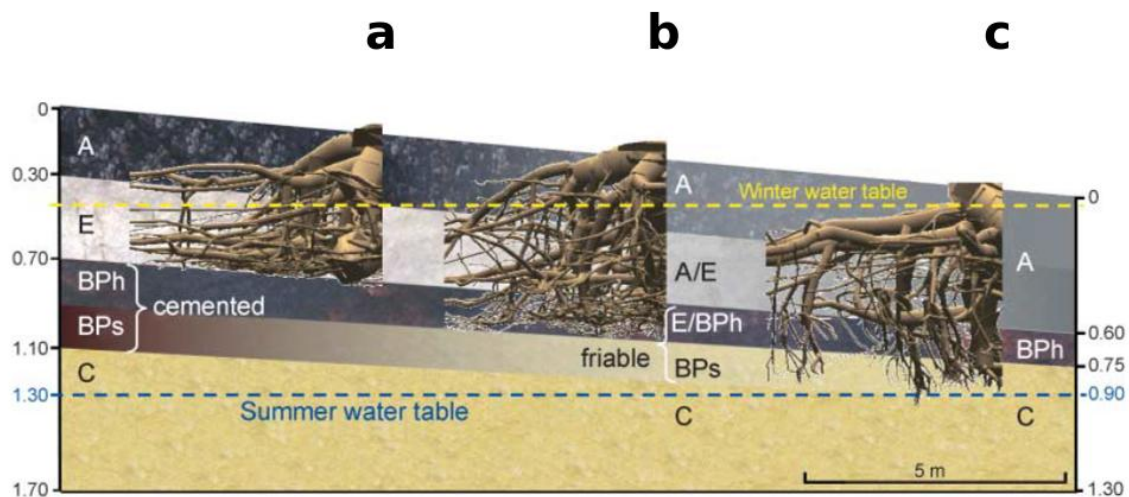


Fig. 9 Représentation des caractéristiques pédologiques limitant l'enracinement du pin maritime dans différents sols landais. La croissance en profondeur des racines est arrêtée par la présence (a) soit d'un horizon induré impénétrable, (c) soit par la nappe phréatique, (b) soit par des horizons denses en situation intermédiaire. Une représentation de demi-systèmes racinaires de 50 ans mesurés est superposée au profil pédologique (d'après Danjon et al. 2005).

De plus, ces auteurs ont mis en évidence des capacités d'ancrages différentes selon le type de système racinaire et les propriétés physique du sol. Le système racinaire de type « plaque sol-racine » était le mieux ancré en sol sableux (sec ou saturé en eau). Au contraire, dans un sol argileux faiblement tassé, c'est le système racinaire de type « cœur » qui fournissait le meilleur ancrage. Ces résultats de simulation démontrent l'influence que peuvent avoir les conditions pédologiques dans la capacité d'ancrage des plantes, pouvant diminuer de moitié leur résistance selon les propriétés physiques du sol (Dupuy et al. 2005b). Ces résultats mettent également en évidence l'absence d'un système racinaire optimal permettant à la plante d'assurer un ancrage optimal dans toutes les conditions pédologiques. Au contraire, la grande diversité de système racinaire peut être la résultante de l'adaptation des plantes pour l'ancrage dans des conditions pédologiques différentes.

Enfin, les conditions d'humidité du sol peuvent également influencer l'ancrage de l'arbre. L'influence des précipitations et de la saturation en eau du sol sur la stabilité mécanique de la plante reste mal connue (Kamimura et al. 2012). En effet, la saturation en eau du sol n'aura pas le même effet selon sa nature. La résistance au cisaillement de l'argile diminue lorsque l'humidité augmente. Au contraire, la cohésion des grains dans un sable humide peut être supérieure à la cohésion d'un sable sec (proche de zéro ; Danjon et Fourcaud 2009).

D'autres effets sont probablement à considérer. On s'attend par exemple à ce que la saturation du sol sur la stabilité des plantes n'induit pas nécessairement une perte de résistance en raison du poids supplémentaire de l'eau dans le sol qui vient s'opposer au renversement de l'arbre. De plus, on note également dans la littérature qu'il peut se produire une liquéfaction du sol qui conduit à une perte de résistance du sol et une réduction de la stabilité de la plante, particulièrement sur les sols mal drainés (Gardiner et al. 2016). Par conséquent, le drainage de certaines parcelles pourrait permettre d'accroître l'ancrage de la plante en réduisant la saturation en eau du sol. Le drainage va aussi favoriser le développement des racines en profondeur en abaissant la hauteur de la nappe phréatique et permettre une augmentation de la capacité d'ancrage de la plante par l'emprisonnement d'un plus grand volume de sol par le système racinaire (Fraser et Gardiner 1967 ; Coutts et Nicoll 1990 ; Ray et Nicoll 1998 ; Cucchi et al. 2004 ; Fig 9c).

- Outils d'investigation de l'ancrage des plantes pérennes

Historiquement, l'ancrage des arbres a été étudié à l'échelle des peuplements par l'intermédiaire d'inventaire après des dommages causés par les tempêtes. Les caractéristiques du sol, de la partie aérienne et de la plaque sol-racine sont relevées et comparées entre arbres endommagés ou indemnes (Mason 1985 ; Lebourgeois et Jabiol 2002 ; Cucchi et Bert 2003). Puis, des études expérimentales utilisant le treuillage de la tige jusqu'à la rupture de la tige, du système racinaire ou de la plaque sol-racine vont fournir plus d'informations sur la stabilité mécanique (Ray et Nicoll 1998 ; Stokes et al. 1999 ; Cucchi et al. 2004), avec dans certains cas le creusement de tranchées (Coutts 1983a ; Ghani et al. 2009). Cette méthode de treuillage permet de localiser les contraintes et d'estimer la contribution de certaines racines dans l'ancrage (Stokes et al. 1998 ; Crook et al. 1997 ; Bailey et al. 2002). Il est également possible de comparer des systèmes racinaires de plantes endommagées ou non suite à un vent violent. Cette méthode permet d'identifier des types et variables racinaires impliqués dans l'ancrage de la plante (Danjon et al. 2005). Cependant, même si les caractéristiques de la partie aérienne et souterraine peuvent être mesurées, les informations sont souvent incomplètes car l'accès au système racinaire et au sol est difficile (ex : casse et/ou perte de racine ; Stokes 2000). De plus, par l'intermédiaire de ces méthodes il est difficile de tenir compte des interactions du sol et des racines au cours du déracinement de la plante.

Plus récemment, des modèles basés sur la méthode des éléments finis (Finite Element Method ; FEM) ont été développés afin de décrire en détail les composantes et le comportement de l'ancrage racinaire (Dupuy et al. 2005a, 2007 ; Fourcaud et al. 2008 ; Rahardjo et al. 2009 ; Yang et al. 2014, 2017, 2018). Cette méthode permet de limiter des expérimentations destructrices et coûteuses, et de mieux caractériser l'interaction des racines avec le sol. Ce type de modèle permet de traiter simultanément la structure du système

racinaire, les propriétés des matériaux (sol et racines) et les conditions de chargement. La modélisation intègre ainsi des connaissances sur l'architecture du système racinaire et les mécanismes biomécaniques (Dupuy et al. 2007). Les modèles d'ancrage racinaire FEM développés jusqu'à présent simulent l'action du vent sur le houppier par l'application d'un déplacement horizontal au sommet de la tige de la plante (Yang et al. 2014). Trois domaines sont modélisés : un large domaine de sol discrétisé par plusieurs éléments, un système racinaire et un tronc vertical. Ces dernières sont discrétisés par des poutres linéaires et placés au centre d'une matrice de sol. Les propriétés des matériaux (essentiellement mécaniques) sont renseignées pour le sol et les racines. Les interactions mécaniques racine-sol sont modélisées par les contraintes cinétiques linéaires imposées au niveau des nœuds des racines au voisinage des nœuds du sol (Yang et al. 2014). Les sorties étudiées des modèles sont :

- la distribution des contraintes et des déformations des racines et du sol (Yang et al. 2017 ; Fig. 10a)
- les points d'endommagement en fonction du temps (Yang et al. 2017 ; Fig. 10b)
- la courbe de réponse du moment calculé au sommet de la tige lors du treuillage (Yang et al. 2014, 2018)

Ces modèles ont été utilisés pour étudier les mécanismes physiques impliqués dans l'ancrage de la plante. Ainsi, Dupuy et al. (2005a) ont montré que le nombre et le diamètre des racines étaient les principaux facteurs impliqués dans la résistance au déracinement. Ces mêmes auteurs, par l'intermédiaire de systèmes racinaires simplifiés, ont modélisé le comportement mécanique des 4 grands types de système racinaire décrits précédemment (traçant, pivotant, en cœur et plaque) en sols argileux et en sols sableux.

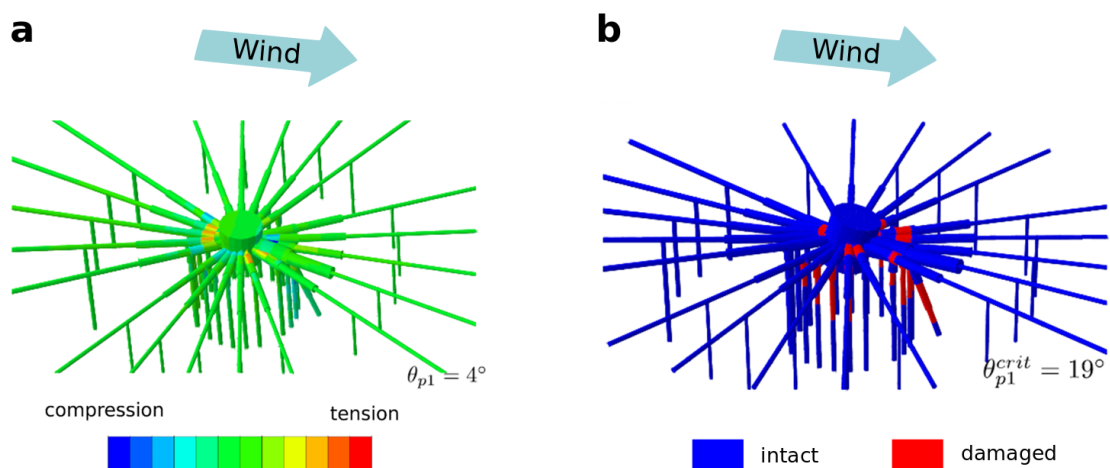


Fig. 10 Distribution (a) de l'intensité des contraintes et de (b) l'état d'endommagement des racines, pour des maquettes simplifiées de système racinaire de pin maritime lors de la simulation du déracinement de l'arbre (d'après Yang et al. 2017 ; modèle RootAnchor).

Rahardjo et al. (2009) ont étudié l'effet du sol sur l'ancrage de la plante par l'intermédiaire de ce type de modèle. Ces modèles ont également été utilisés de façon à localiser les contraintes perçues par le système racinaire lors du déplacement du tronc (Fourcaud et al. 2008 ; Fig. 10a), permettant de localiser les zones les plus sujettes à une acclimatation au vent dominant. Le modèle en 3D « RootAnchor », développé initialement par Dupuy et al. (2007) puis amélioré par Yang (2014) a permis de quantifier la contribution individuelle des racines et de définir les composantes principales de l'ancrage (type racinaire, orientation par rapport au vent dominant et caractéristiques géométriques ; Yang et al. 2017).

1.1.4 Résistance à l'échelle du peuplement

Les facteurs de résistance de la plante face à la charge physique du vent font aussi appel à des processus à l'échelle du peuplement. Plusieurs études ont démontré que la densité du peuplement avait un rôle important dans la capacité de résistance à la charge du vent, via un phénomène appelé « résistance collective » (Groome 1988). La densité d'un peuplement détermine en premier lieu la pénétration et la vitesse du vent dans le peuplement, plus elle est importante, plus la vitesse du vent sera faible (Gardiner et al. 1997). Par conséquent, une plante en milieu ouvert sera confrontée à des régimes de vent différents d'une plante située en peuplement dense. Par ailleurs, la localisation au sein d'un peuplement a également son importance : les vitesses de vents sur des plantes situées en bordure d'une parcelle sont différentes de celles situées au milieu (Dupont et Patton 2012).

Ensuite, une densité d'arbres élevée permet une dissipation importante de l'énergie transmise par le vent par contact entre houppiers (Blackburn et al. 1988 ; Cucchi et Bert 2003 ; Moore et Maguire 2004). En effet, le contact (chocs, frottement) des branches ou du tronc entre plantes voisines constitue une dissipation de charge (Milne 1991). Au contraire, une coupe partielle expose brusquement les plantes au vent: la pénétration du vent au sein du peuplement est plus grande, la rugosité du couvert s'accroît et augmente la force du vent qui s'applique sur la partie aérienne. Le couvert s'ouvrant, l'amortissement lié au contact entre houppiers voisins est également diminué, réduisant la résistance individuelle des plantes.

La densité de peuplement agit également à l'échelle individuelle en influençant directement la morphologie de la plante. En effet, la modification de la densité d'un peuplement (ex : coupes partielles au cours du développement ou mortalité) peut influencer la stabilité de la plante en modifiant :

- la quantité de lumière, d'eau et de nutriment (Fayle 1983)
- la température de l'air et du sol (Thibodeau et al. 2000)
- le stress mécanique perçu (Achim et al. 2005)

Ces modifications vont conduire à une modification de la croissance de la plante et notamment une diminution de la croissance en hauteur, une augmentation de la croissance en diamètre et une allocation de biomasse plus importante au système racinaire, favorisant la stabilité mécanique de la plante (Ruel et al. 2003 ; Krause et al. 2014). Ces réponses adaptatives peuvent ainsi limiter les effets négatifs (vitesse de vent plus important, contacts entre houppiers moins fréquent,...) d'une densité plus faible à l'échelle du peuplement (Moore et al. 2004).

L'entrelacement des racines permet également d'augmenter la résistance mécanique des arbres (Küllä et Lõhmus 1999 ; DesRochers et Lieffers 2001; Tarroux et DesRochers 2011). De même, des greffes entre racines d'arbres voisins peuvent permettre aux arbres abattus lors d'éclaircie de survivre en s'intégrant au système racinaire d'arbres voisins. Même si l'effet des greffes sur la solidité de l'ancrage a été peu étudié, on peut mentionner les observations de Graham et Bormann (1966) pour des peuplements sur des sols superficiels. Ces auteurs reportent une stabilité mécanique des arbres par l'intermédiaire de systèmes racinaires complètement interpénétrés et greffés. De façon similaire, sur un échantillon d'une centaine d'arbres tropicaux de grande taille (*Dacryodes excelsa*), tous les arbres greffés ont résisté au passage d'un cyclone (Basnet et al. 1993).

1.2 L'architecture racinaire des plantes

Comme illustré précédemment, de part sa morphologie générale et les racines qui le compose, l'architecture racinaire a un rôle essentiel dans le maintien mécanique de la plante au cours de son développement. La mise en place de l'architecture du système racinaire au cours du temps est d'abord déterminée génétiquement. L'architecture du système racinaire est formée selon un continuum, où les racines se mettent en place selon un ordre défini (Pages et Aries 1988 ; Atger 1991 ; Jourdan et Rey 1997 ; Danjon et al. 2005). Ce programme morphogénétique varie selon les espèces (Atger 1991 ; Jourdan et al. 1997). Ces variations génétiques sont notamment le résultat d'adaptations des plantes à leur environnement (type de sols, disponibilité en éléments minéraux, en eau, régime de vent ; Coutts 1983b ; Coutts 1987 ; Ennos et al. 1993 ; Fitter 2002 ; Danjon et al. 2009). Au sein d'une même espèce, on observe également des différences dans la mise en place du système racinaire selon la localisation des individus dans son aire de répartition. Ces modifications morphologiques résultent de la réponse de l'arbre aux variations abiotiques (condition hydriques, nutriments, barrière naturelle, régime de vent,...) et biotiques (compétition, facilitation, herbivorie,...) (Hutchings et John 2004 ; Collet et al. 2006 ; Danjon et al. 2005 ; Jung et McCouch 2013 ; Rogers et Benfey 2015 ; Danquechin Dorval et al. 2016). Cette plasticité va fournir à l'arbre un réel avantage, lui permettant de collecter les signaux et informations extérieures et d'y réagir en modifiant sa croissance et son développement. Ces modifications permettent à l'arbre, immobile, d'acclimater sa structure dans une nouvelle position dans son environnement (Malamy 2005).

1.2.1 Typologie

Pour décrire la structure racinaire d'une plante on peut définir des types de racines invariants au cours de son développement. Chaque type racinaire correspond à un groupe de racines ayant un comportement homogène et différent des autres. Il peut être défini sur des bases morphologiques (diamètre, longévité, direction de croissance,... ; Eissenstat et Yanai 1997 ; Wells 1999 ; Pagès et al. 2004 ; Henry et al. 2016 ; Passot et al. 2016 ; Fig. 11a) et/ou anatomiques (ex : organisation de la structure anatomique des racines ; Watt et al. 2008 ; Rebouillat et al. 2009 ; Henry et al. 2016 ; Passot et al. 2016, Passot et al. 2018 ; Fig. 11b). Par exemple, parmi les 6 types racinaires identifiés chez le prunier, Vercambre et al. (2003 ; Fig. 11a) identifient seulement 3 types racinaires ayant la capacité de croître en diamètre. Les propriétés et schémas de croissance attribuées à chaque type racinaire sont principalement déterminés génétiquement et résultent d'adaptations fonctionnelles à l'environnement (ex : absorption des éléments nutritifs ; Barthélémy et Caraglio 2007 ; Forde 2009 ; Pagès 2011).

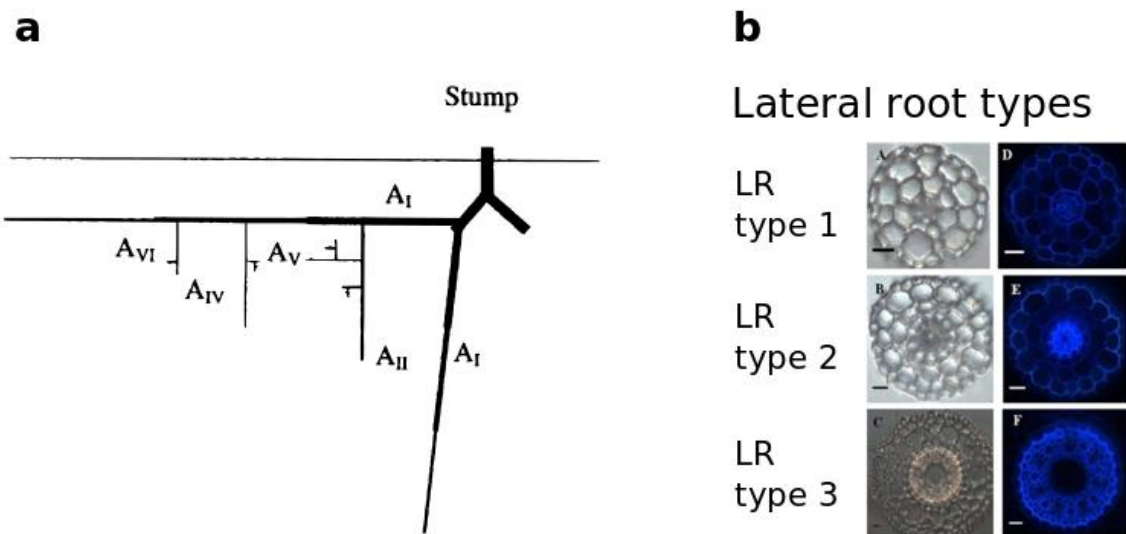


Fig. 11 (a) Représentation schématique des types racinaires identifiés chez le prunier sur la base de critères morphologiques (croissance en diamètre, longévité, longueur maximale,... ; d'après Vercambre et al. 2003) depuis le type A_I (type racinaire à croissance en diamètre et à croissance en longueur indéterminée) au type A_{VI} (type racinaire sans croissance en diamètre et à croissance en longueur déterminée, quelques millimètres seulement). (b) Coupes transversales des trois types racinaires (LR1, LR2 et LR3) identifiés chez le millet sur la base de critères morphologiques et anatomiques (diamètre et caractéristique du métaxyleme (cellules spécialisées dans le transport de la sève brute)) ; d'après Passot et al. 2016).

De nombreuses typologies racinaires ont été identifiées : 7 types racinaires pour *Anaxagorea dolichorpa*, *Cecropia obtusa* et *Platanus hybridat*, Atger et Edelin 1994 ; 8 types racinaires pour le palmier à huile, Jourdan et Rey 1997 ; 4 types racinaires pour l'hévéa, Le Roux et Pagès 1996 ; 6 types racinaire pour le prunier, Vercambre et al. 2003 ; 5 types racinaire pour le chêne, Collet et al. 2006 ; 9 types racinaire pour *Triticum aestivum*, *Hordeum vulgare* et *Triticale hexaploide*, Watt et al. 2008 ; 5 types racinaires pour *Oryza sativa*, Rebouillat et al. 2009 ; 3 types de racines latérales pour *Oryza sativa* L. ssp. *japonica*, Henry et al. 2016 ; 3 types racinaires pour *Pennisetum glaucum* et *Zea mays*, Passot et al. 2016, 2018), illustrant une diversité de types racinaires existants. La mise en place de différents types racinaires va permettre à la plante d'assurer plusieurs fonctions : l'acquisition des ressources, le transport, le stockage et l'ancrage de la plante (Coutts 1983b ; Fitter et al. 1991 ; Coutts et al. 1999 ; Danjon et al. 2005 ; Lynch 2007 ; Nicoll et al. 1995 ; Yang et al 2016). Passot et al. (2016) supposent que parmi les trois types de racines latérales identifiées (Fig. 11b), chacune possède une fonction bien particulière. Par exemple, l'une d'entre elle aurait un rôle dans l'exploitation des ressources (LR type 1 ; Fig. 11b) et une autre dans la ramification du système racinaire et l'exploration de nouveaux volumes de sol (LR type 3 ; Fig. 11b). Par

conséquent, l'étude des relations entre l'architecture du système racinaire et les fonctions de la plante sera probablement plus explicative par l'intermédiaire de types racinaires plutôt qu'une analyse par diamètre ou par distribution spatiale (Oppelt et al. 2001 ; Dupuy et al. 2005c ; Di Iorio et al. 2007).

Cependant, la classification des racines en types racinaires distincts est souvent arbitraire, notamment quand les racines sont classées en fonction de variables continues, modifiées au cours du développement de la racine (diamètre, longueur,...). Par conséquent, le nombre de types racinaires identifiés n'est valable que pour un stade de développement donné et reflète plutôt le niveau de précision attendu par l'expérimentateur plutôt qu'une attribution quantitative à proprement parler des types racinaires (Vercambre et al. 2003 ; Collet et al. 2006). Pour palier cela, de nouveaux critères (ex : présence et nombre de métaxylème ; Passot et al. 2016) et méthodes (« Semi-Markov switching linear model » ; Passot et al. 2018) ont été récemment développés (Henry et al. 2016 ; Passot et al. 2016, 2018). Cependant, ces techniques sont limitées à des applications en laboratoire sur de jeunes plantes (< 20 jours), développées en hydroponie ou dans des rhizoboxes (2D) pour avoir accès en continu aux méristèmes des racines (Passot et al. 2016, 2018). De plus, les critères utilisés pour différencier les types racinaires étant principalement anatomiques ou liés à la croissance axiale de la racine (Passot et al. 2018), ces méthodes sont peu adaptées aux dimensions importantes des arbres.

1.2.2 Topologie

Contrairement à l'identification des types racinaires, la structure et le positionnement des racines dans le système racinaire (topologie) ont été largement étudiés ces dernières décennies (Fitter 1985, 1986, 1987, 2002 ; Atger et Edelin 1994 ; Berntson 1997 ; Eissenstat et al. 2000 ; Wells et Eissenstat 2003 ; Wu et al. 2016). Le système racinaire et les différents types racinaires qui le composent vont se mettre en place selon un processus plus ou moins complexe de ramification, avec l'émission de racines à proximité de la pointe racinaire (ramification acropétale ; Pagès et Pellerin 1996). Les racines ne sont pas connectés les unes aux autres de façon aléatoire mais selon un schéma spécifique et hiérarchisé (Pagès 2000). La position d'une racine dans le système racinaire est souvent définie selon son « ordre de ramification ». Le premier ordre de ramification correspondant à la première racine émise et le dernier, aux racines les plus distales dans la structure (Fig.12ab). Utiliser l'ordre de ramification est une procédure simple pour catégoriser les racines et différencier des systèmes racinaires (ex : nombre maximal d'ordre de ramification ; Wells et Eissenstat 2003 ; Fig.12ab). Les racines appartenant aux derniers ordres de ramification correspondent également aux segments externes définis dans l'analyse topologique proposée par Fitter (1987 ; Fig.12cd).

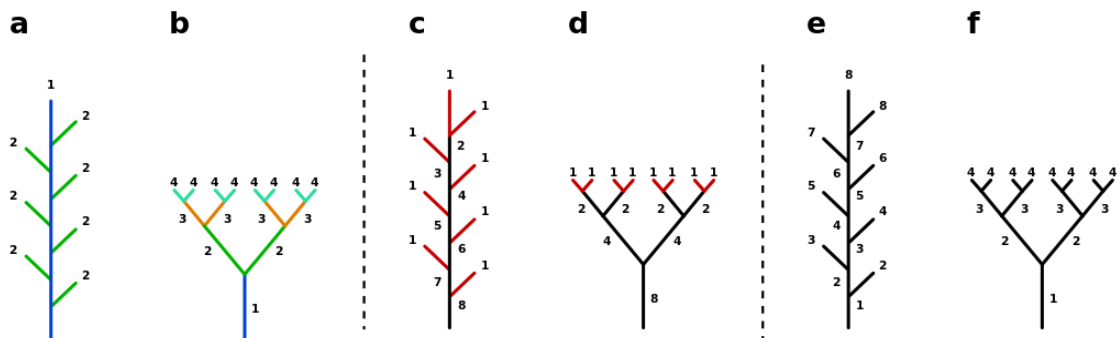


Fig. 12 Diagramme de systèmes racinaires pour illustrer (a et b) les ordres de ramifications, (b et c) la magnitude adoptée dans la classification topologique et (e et f) la longueur de chemin depuis la base de la plante jusqu'aux extrémités.

La position d'une racine dans le système racinaire (ordre de ramification) va modifier ses processus physiologiques et anatomiques : sa croissance (ex : diminution du taux d'élongation avec l'ordre de ramification ; Riedacker et al. 1982 ; Atger et Edelin 1994 ; Barthélémy et Caraglio 2007 ; Wu et al. 2016 ; Fig.12ab), sa ramification (ex : diminution du taux de ramification avec l'ordre de ramification ; Wu et al. 2016), sa durée de vie (ex : diminution de la longévité de la racine avec l'ordre de ramification ; Eissenstat et Yanai 1997 ; Wells et al. 2002 ; Wells et Eissenstat 2003) et sa fonction au sein du système racinaire (ex : les premiers ordres de ramification sont davantage impliqués dans l'ancrage et le stockage alors que les ordres de ramifications élevés sont d'avantage impliqués dans la captation et le transport des ressources ; Eissenstat et al. 2000 ; Wells et Eissenstat 2003). Par conséquent, les caractéristiques de la ramification des racines contribuent fortement à modifier la structure de l'architecture du système racinaire et son fonctionnement.

De façon à étudier la géométrie et la structure de ramification du système racinaire, la partie souterraine de la plante est représentée de façon mathématique par un « arbre » caractérisé par des segments reliant les méristèmes à la base de la tige (Fig. 12cd). Pour comparer les systèmes racinaires observés dans la nature et quantifier leur capacité dans l'exploitation des ressources, l'ancrage ou le stockage, un indice a été proposé par plusieurs auteurs (Fitter 1987 et Berntson 1997 principalement). Ces auteurs distinguent les segments externes (les segments racinaires entre le méristème et la jonction précédente ; caractérisés par une valeur égale à 1 ; Fig. 12cd), et les segments internes (un segment entre deux jonctions ; caractérisés par une magnitude égale à la somme des magnitudes des segments qui se sont développées

précédemment ; Fig. 12cd). La magnitude globale d'un système racinaire correspond au nombre de segments externes, de méristèmes (8 pour les deux systèmes racinaires présentés dans la figure ; Fig. 12cd). Des plantes de magnitude similaire peuvent être très différentes du point de vue topologique depuis des systèmes dichotomiques (ramification équiprobable entre deux racines ; Fig.12bdf) jusqu'au système racinaire en arête de poisson (ramification confinée sur l'axe principal ; Fig.12ace). Ainsi l'indice de Fitter (1987) permet de différencier et de classer les systèmes racinaires selon la répartition des segments externes et internes. La différenciation entre des systèmes racinaires peut être quantifiée en utilisant deux variables, l'altitude (le nombre de segments dans le chemin le plus long depuis le méristème jusqu'au collet ; 8 et 4 pour le système racinaire « e » et « f » présenté dans la figure 12, respectivement ; Fig. 12ef) et la longueur totale des chemins (la somme des chemins du système racinaire ; 43 et 32 pour le système racinaire « e » et « f » présenter dans la figure 12, respectivement ; Fig. 12ef). Ces indices sont alors utilisés pour identifier la stratégie mise en place par la plante pour assurer ses fonctions vitales selon la disposition des racines dans l'espace. Ainsi l'étude topologique du système racinaire conduit à hiérarchiser les racines au sein du système racinaire, et fournit une base pour caractériser la mise en place des types racinaires et les fonctions qui leurs sont associées. Ces indices ont surtout été appliqués à des systèmes racinaires simples, d'herbacées. Les espèces à longue durée de vie étant caractérisées par une plus grande complexité et diversité au sein même de leurs systèmes racinaires, ces indices topologiques sont peu utilisés (Danjon et al. 2005, 2013a).

1.2.3 Diversité au cours du développement

Dans les sections précédentes nous avons abordé l'architecture d'un point de vue statique. Or des modifications des processus de croissance au cours du temps peuvent être observées au niveau de la racine et du système racinaire, contribuant à modifier l'architecture du système racinaire dans son ensemble.

Au cours de sa croissance la racine présente une variabilité individuelle dans ses propriétés de croissance. L'âge de la racine a un impact sur les propriétés d'absorption des nutriments des racines (Nagel et al. 2009), avec un déclin rapide avec l'âge pour une portion donnée. En effet, de nombreuses études confirment que seule la partie la plus jeune de la racine (la pointe racinaire) montre la plus importante capacité d'absorption des nutriments (Comas et al. 2000 ; Bouma et al. 2001 ; Vetterlein et Doussan 2016). D'autres processus comme la respiration ou la conductance hydrique des racines diminuent également au cours du développement de la racine (Wells et Eissenstat 2003 ; Vetterlein et Doussan 2016). Cette diminution de ces propriétés de la racine peut être reliée à des modifications anatomiques et à la sénescence de la racine au cours de son développement, au moins pour les racines fines (Wells et Eissenstat 2003).

D'autres modifications des processus de croissance avec l'âge de la racine peuvent modifier directement l'architecture du système de la plante. De nombreux auteurs ont mis en évidence une diminution de la vitesse de croissance au cours de la vie de la racine (Pagès et al. 1993 ; Passot et al. 2016). Cet effet conduit également à l'émission de racines moins vigoureuses (taux de croissance moins important) en s'éloignant de la base de la racine (Pagès et al. 1993). Une diminution de la densité de ramification le long de la racine a également été observée pour plusieurs espèces (ex : *Pinus resinosa* par Fayle 1975 ; *Pinus* espèces par Strong et Roi 1983 ; *Zea mays* par Pagès et Pellerin 1994 , Ito et al. 2006 , Postma et al. 2014 et Wu et al. 2016 ; *Pisum sativum* par Tricot et al. 1997 et *Triticum aestivum* par Landl et al. 2018), conduisant à un système racinaire plus ramifié à proximité de la base de la tige.

Malgré une diminution globale du développement des racines au cours du temps (réduction de la croissance axiale, de la ramification,...), la taille du système racinaire augmente avec l'âge et se complexifie (Atger 1991). Cette modification des dimensions du système racinaire avec l'âge, contribue à une différenciation importante entre les stades de développement. Cet effet est d'autant plus marqué que la durée de vie de la plante est importante (ex : plantes pérennes ; Fig. 13). Au stade adulte, les plantes pérennes sont caractérisées par des ordres de ramifications élevés contrairement aux plantes annuelles. Cette caractéristique contribue à accentuer les différences entre les stades de développement chez les arbres (Fig. 13).

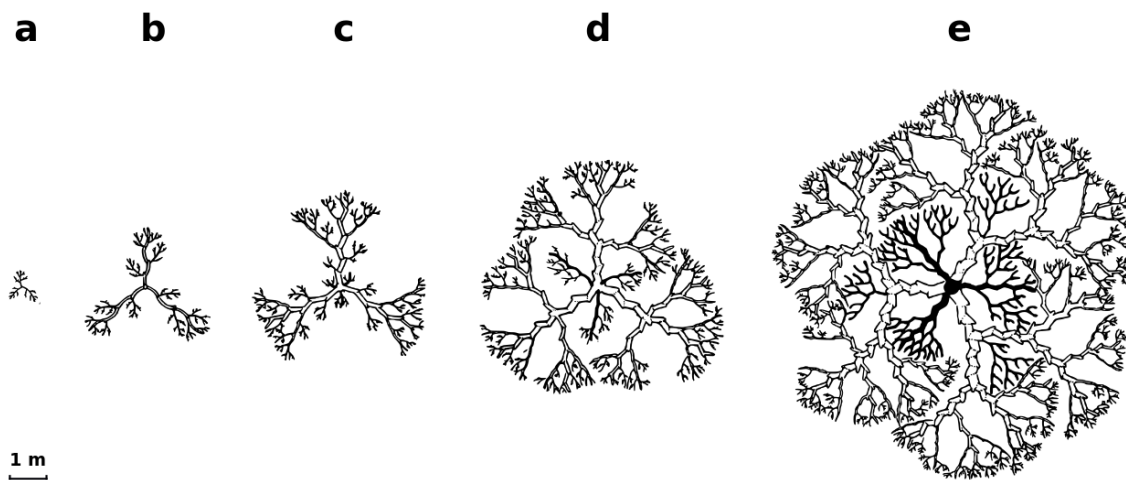


Fig. 13 Représentation de la mise en place du système racinaire au cours du développement du *Platanus hybrida*, de (a) la germination à (e) l'arbre adulte. Profils du système racinaire vu de dessus à (a) la germination, (b) à 2 ans, (c) à 4 ans, (d) à 7 ans et (e) à l'âge adulte. Les racines à développement tardifs sont représentées en noir (d'après Atger et Edelin 1994).

1.2.4 Diversité intra- et interspécifique

La topologie et la typologie de la plante sont des caractéristiques fondamentales de l'architecture du système racinaire et peuvent être vue comme les points centraux pour étudier les différentes fonctions vitales de la plante (Fitter 1986 ; Pagès et al. 2013). Cependant, la diversité observée au niveau du système racinaire (typologie, topologie et modification du comportement des racines au cours du temps) va également varier selon les espèces. En effet, une large diversité de système racinaire entre et au sein (provenances et variétés) des espèces est observé, aussi bien chez les herbacées (Fig. 14), que chez les plantes pérennes (Fig. 8). Cette diversité morphologique résulte principalement de la variabilité génétique entre espèces, conduisant à des typologies et topologies différentes selon les espèces. Cette variabilité génétique est principalement attribuée à des adaptations environnementales des plantes à leurs milieux et à la colonisation d'écosystèmes terrestres différents (Morgenstern 1996 ; Lavorel et al. 1997 ; Zhou et al. 2014).

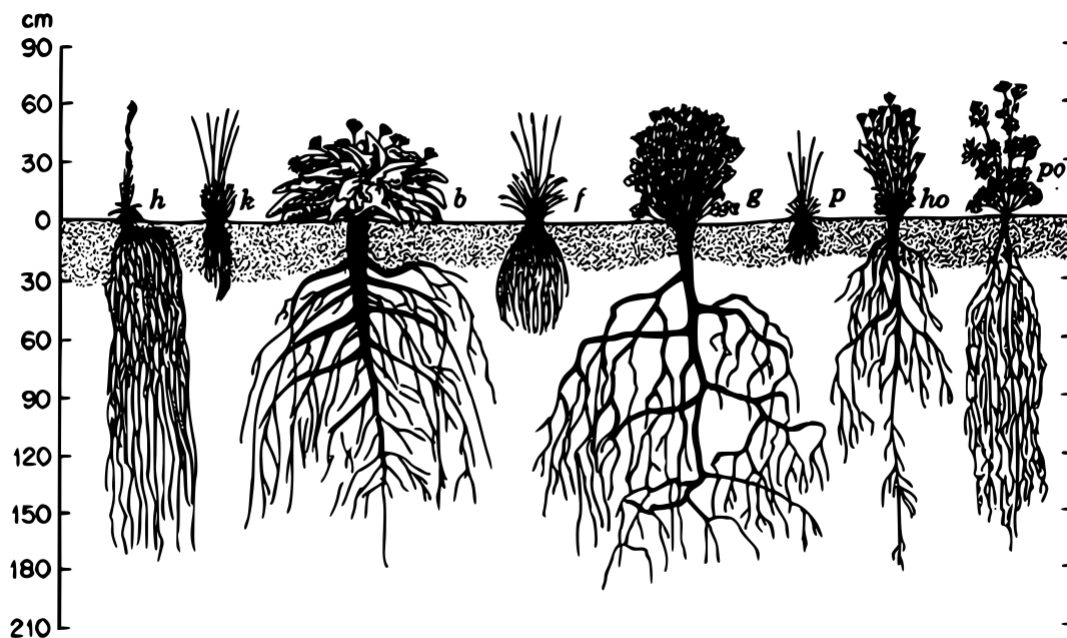


Fig. 14 Représentations schématiques de plusieurs systèmes racinaires de plantes annuelles (d'après Cannon 1949).

Au niveau intraspécifique, Danjon et al. (2009) et Saint Cast et al. (2015) ont observé une large diversité dans l'architecture racinaire du pin maritime de différentes provenances (landaise, marocaine, portugaise et corse) en relation avec leur origine géographique dans une expérimentation de jardins communs. Même si le schéma architectural et les types racinaires rencontrés étaient similaires, les provenances méditerranéennes, de stations sèches, présentaient un système racinaire superficiel, alors que les provenances et variétés atlantiques,

de stations ventées et sur substrat sableux, développaient un pivot important. Cette variabilité pourrait également être attribuée à des adaptations environnementales (Monneveux et Belhassen 1996 ; Morgenstern 1996 ; Zhang et al. 2013 ; Zhou et al. 2014). D'autres auteurs ont également pu observer des variations dans des caractères morphologiques racinaires reliés à la variabilité génétique intraspécifique. Notamment pour la longueur de racine (Comas et Eissenstat 2009 ; Gravel-Grenier et al. 2011 ; Taeger et al. 2013 ; Nakhforoosh et al. 2014 ; Passot et al. 2016), le nombre de racines (Carles et al. 2012 ; Passot et al. 2016) et la profondeur d'enracinement (Hebert et al. 1992 ; Passot et al. 2016). Ces variations morphologiques reliées à la variabilité génétique suggèrent un contrôle génétique important dans la mise en place de l'architecture racinaire (Rogers et Benfey 2015).

1.2.5 Diversité en réponse à l'environnement

Pour une même espèce, les paramètres abiotiques (condition hydriques, nutriments, barrière naturelle,...) et biotiques (compétition, facilitation, herbivorie,...) peuvent varier selon la localisation des individus. L'ensemble de ces facteurs peuvent influencer le développement des racines, modifiant indirectement l'architecture du système racinaire (Collet et al. 2006 ; Hutchings et John 2004 ; Malamy 2005 ; Jung et McCouch 2013 ; Rogers et Benfey 2015). Ces facteurs vont notamment modifier les processus de croissance tels que la ramification ou la vitesse d'élongation, modifiant indirectement la distribution spatiale des racines dans le sol (Farley et Fitter 1999 ; Lynch 2007 ; Zhu et al. 2010 ; Henke et al. 2014). Par conséquent, le système racinaire présente une plasticité importante lui permettant de réagir fortement aux contraintes environnementales. Certaines zones de sol très fertiles ou qui fournissent des ressources en eau, induisent une prolifération importante de racines (Robinson 2001 ; Fitter 2002 ; Dunbabin et al. 2003 ; Hodge 2004 ; Lynch 2007 ; Bao et al. 2014 ; Postma et al. 2014). Cependant, ce sont surtout les contraintes physiques (stress hydrique, horizon impénétrable, roche, vent,...) qui modèlent le système racinaire des plantes (Köstler et al. 1968 ; Danjon et al. 2009 ; Bengough et al. 2011 ; Zanetti et al. 2015).

- **Modification du système racinaire en réponse aux propriétés physiques du sol**

Des modifications structurelles importantes sont observées lors du contact des racines avec certaines barrières physiques ou chimiques du sol (Singh et Sainju 1998). L'impédance mécanique du sol est souvent un facteur majeur qui limite la croissance des racines, en conduisant à des modifications morphologiques et anatomiques des racines (Bengough et al. 2011 ; Fig. 8a et 8b). Pour s'allonger les racines doivent appliquer une force supérieure à la contrainte mécanique du sol. L'impédance mécanique dépend de plusieurs caractéristiques physiques et chimiques (quantité d'eau dans le sol, porosité, densité,...). L'élongation racinaire ou la longueur des racines diminuent lorsque l'impédance du sol augmente. Rosolem

et Takahashi (1996) observent chez *Glycine max* une diminution de la croissance des racines comprise entre 10 et 50 % quand la densité du sol augmente (de 1.06 à 1.69 Mg m³, respectivement). De la même manière, Foil et Ralston (1967) observent une diminution importante de la croissance des racines de *Pinus echinata* avec l'augmentation de la densité du sol. Cette modification du taux d'élongation conduit généralement à la diminution de la longueur des racines pour des sols de densité importante (Logsdon et al. 1987). Au contraire le diamètre des racines augmente avec l'impédance du sol. Par conséquent, les racines en contact ou qui traversent des couches très denses sont généralement plus courtes, plus épaisses et caractérisées par des directions de croissance irrégulières.

Généralement la proportion de racines diminue avec la profondeur (Kalisz et al. 1987 ; Costello et al. 1997 ; Petry et al. 2016). La forte proportion de racine en surface est principalement reliée aux conditions plus favorables. Ces couches superficielles sont généralement plus riches en matière organique, en nutriments et la porosité et la densité sont plus faibles (Sainju et Good 1993). La présence d'une couche très dense (ex : horizon indurée, alios ; Danjon et al. 2005; Fig. 9a) ou d'un obstacle impénétrable (ex : rocher ; Singh et Sainju 1998) vont restreindre la croissance des racines dans une direction et peuvent contribuer à réduire la profondeur d'enracinement de la plante (Danjon et al. 2005). Au dessus de cet horizon impénétrable on observe régulièrement la présence d'une forte quantité de racines, un feutrage (Danjon et al. 2005 ; Bakker et al. 2006 ; Fig. 9a). Cette caractéristique est principalement liée à une concentration en nutriments et une capacité d'échange de cation plus importante à l'interface de cette couche impénétrable (Singh et Sainju 1998). Cette densité plus importante peut également être due à la présence d'un film d'eau à la surface de l'horizon induré (Singh et Sainju 1998).

- **Modification du système racinaire en présence de nappe phréatique**

Lorsque le niveau de la nappe phréatique monte rapidement, l'oxygène contenu dans le sol est progressivement consommé par les processus aérobies des racines et des micro-organismes du sol (Coutts et Philipson 1978 ; Blom et Voeselek 1996). Par conséquent, l'oxygène disponible diminue sévèrement et conduit à limiter la croissance racinaire. De plus, la faible concentration en oxygène conduit à une accumulation des substances toxiques dans le sol par l'activité anaérobie des plantes et des bactéries (Agarwal et Grover 2006)). Les propriétés chimiques du sol vont ainsi être modifiées avec l'apparition de forte concentration en éléments toxiques incluant le manganèse, le fer et des sulfites (Blom et Voeselek 1996 ; Bailey-Serres et Voeselek 2008 ; Lamers et al. 2013 ; Zeng et al. 2013). La formation et l'accumulation de ces substances sont potentiellement toxiques pour la plante et peuvent également limiter le développement des racines (Blom et Voeselek 1996 ; Schlüter et Crawford 2001 ; Bailey-Serres et Voeselek 2008). Lorsque les pointes racinaires pénètrent la

couche de sol saturé en eau, elles changent de forme et deviennent progressivement marron (Coutts 1981 ; Coutts et Nicoll 1990 ; Xu et al. 1997). Cette modification anatomique traduit un arrêt immédiat de la croissance en contact avec la nappe phréatique. D'autres vont continuer à se développer mais avec un taux de croissance qui décroît rapidement (Coutts et Philipson 1978), jusqu'à atteindre une profondeur maximale, pour finalement arrêter leur croissance (généralement au bout de 1 à 3 jours après l'engorgement du sol, entre 5-20 cm sous le niveau de la nappe ; Levan et Riha 1986). Ces réponses biologiques expliquent la diminution de la profondeur maximale d'enracinement et la formation de système racinaire superficiel avec l'augmentation de la hauteur de nappe observée pour de nombreuses espèces (Lieffers et Rothwell 1986 ; Coutts et Nicoll 1990 ; Xu et al. 1997 ; Islam et Macdonald 2004 ; Danjon et al. 2005; Fig. 9c). Une fois la profondeur maximale atteinte par les racines, des réponses et des comportements biologiques différents sont observés au niveau des pointes racinaires :

- arrêt de croissance puis mortalité de la pointe racinaire (pour *Liriodendron tulipifera* L., *Platanus occidentalis* L., *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., *Liquidambar styraciflua* L., et *Nyssa aquatica* L. par Hook et Brown 1973 ; *Picea sitchensis* et *Pinus contorta* par Coutts et Philipson 1978 ; *Corymbia maculata*, *Lophostemon conjertus*, *Platanus orientalis* et *Platanus x acerifo* par Karen et al. 2001). Plus le temps de l'engorgement est important et plus la mortalité est importante (Levan et Riha 1985) ;
- arrêt de croissance durant l'engorgement du sol. L'apex racinaire survit à l'inondation et reprend sa croissance une fois le sol drainé. A la reprise de la croissance, la direction de croissance est généralement la même que celle qui précèdent la saturation en eau du sol (*Pinus strobulus*, *Pinus resinosa*, *Picea glauca* et *Picea mariana* par Levan et Riha 1985) ;
- arrêt de croissance de l'apex racinaire puis formation d'excroissance, appelé « récupération latérale ». On observe une régénération racinaire en profondeur suite au décès de la pointe racinaire (Coutts et Nicoll 1990). De nouvelles racines latérales au niveau des pointes racinaires sont initiées, elles vont remplacer l'axe principal (*Picea sitchensis* par Nicoll et Coutts 1998 ; Hook et Brown 1973). Elles apparaissent sur la partie vivante de la racine, à quelques centimètres au dessus de l'apex mort (2 à 4 cm au dessus ; Levan et Riha 1985 ; Hook 1984) ou juste après l'origine de la mortalité de l'axe principal (Hook 1984 ; Karen et al. 2001). Leur nombre est variable (1 à 5 racines) et leur diamètre similaire à celui de l'apex de l'axe initial. Les nouvelles racines émises vont se développer soit vers le bas, dans la même direction que l'axe principal, soit à l'horizontale (Coutts et Philipson 1978 ; Levan et Riha 1985). Si cette réponse est récurrente au cours du développement du système racinaire, elle peut conduire à la formation d'une structure particulière, appelé « shaving brush »

- (blaireau). Cette structure est caractérisée par le développement d'une quantité importante de racines latérales à la fin de chaque racine verticale (Armstrong et al. 1976 ; Nicoll et Coutts 1998; Fig. 9c), qui peuvent expliquer une concentration plus importante de racines situées au niveau de la nappe phréatique (Gary 1963);
- certaines espèces répondent à l'engorgement des sols par la production de nouvelles racines adventives, capable de se développer dans des horizons anaérobiques (Kozłowski 1984). Le développement de ces racines adventives est une adaptation morphologique importante pour les plantes terrestres, leur permettant de survivre à un engorgement du sol durant de longues périodes (*Picea sitchensis* par Armstrong et al. 1994 ; Vartapetian et Jackson 1997 ; Colmer et Voesenek 2009 ; Vidoz et al. 2016).

- **Modification du système racinaire en réponse au vent dominant**

Les racines sont sensibles au chargement mécanique induit par le vent et semblent répondre aux contraintes induites par le mouvement du tronc (Mattheck et Kubler 1997 ; Nicoll et Ray 1996 ; Stokes et Guitard 1997).

Si le vent est clairement identifié comme le facteur à l'origine de ces modifications de l'architecture racinaire, les processus en jeu (mécanoperception et thigmomorphogénèse) ne sont que très partiellement compris pour les racines. De nombreux auteurs ont mis en évidence une plus grande quantité de biomasse et une croissance en diamètre pour les racines latérales parallèles au plan de flexion (Pryor 1937 ; Nicoll et al. 1995 ; Goodman et Ennos 1996, 1998 ; Nicoll et Ray 1996 ; Stokes et al. 1997 ; Nicoll et Dunn 2000 ; Mickovski et Ennos 2003 ; Danjon et al. 2005 ; Liu et al. 2008 ; Lemay et al. 2018). Stokes et al. (1997) et Goodman et Ennos (1998) ont également observé un plus grand nombre de racines dans les secteurs sollicités mécaniquement.

L'intensité et la nature des déformations perçues au niveau d'une racine peuvent varier entre la partie supérieure ou inférieure de la racine (Fourcaud et al. 2008). Plusieurs auteurs ont alors supposé que ces différences pouvaient expliquer l'excentricité (hétérogénéité de la formation du bois par des largeurs de cernes plus ou moins grandes selon la position par rapport au centre biologique de la racine ; Fayle 1968 ; Wilson, 1975 ; Coutts et al. 1990 ; Crook et Ennos 1996 ; Nicoll et Ray 1996 ; Crook et al. 1997; Goodman et Ennos 1998 ; Stokes 1999 ; Niklas 1999 ; Ruel et al. 2003 ; Krause et al. 2014; Fig. 6bc) et la variabilité des propriétés de bois des racines observées pour une racine (Goodman et Ennos 1996, 1998, 2001 ; Stokes et Mattheck 1996 ; Stokes et al. 1998 ; Niklas 1999 ; Stokes 1999). Cette excentricité conduit généralement à la formation de racine en forme de poutre en T et en I, qui confère une rigidité importante de la racine en flexion (Fig. 5). Ces modifications structurelles et anatomiques permettraient à l'arbre de contrebalancer l'augmentation du mouvement du tronc lors de sa croissance et de réduire le risque de déracinement lors de vents violents

(Metzger 1983 ; Ennos 1995 ; Mattheck et Breloer 1995 ; Nicoll et Ray 1996 ; Gardiner et al. 2000 ; Nicoll et al. 2008 ; Coutand 2010 ; Badel et al 2015). Cependant, l'impact de ces modifications sur l'ancrage de la plante et les possibles bénéfices n'ont pas été clairement identifiés. Des simulations réalisées par Yang et al. (2017) ont permis de montrer qu'une modification de la répartition de la biomasse selon la direction du vent permettait d'accroître la résistance de l'arbre au renversement.

1.3 Modélisation de l'architecture racinaire

Nous avons montré que la mise en place du système racinaire au cours du développement de la plante est un processus complexe où plusieurs types racinaires vont se mettre en place selon une topologie spécifique. Ce schéma peut être modifié en réponse aux variations abiotiques qui conduisent la plante à s'acclimater en réponse aux signaux environnementaux (Malamy 2005 ; Rogers et Benfey 2015). Le développement du système racinaire résulte à chaque stade de développement d'un état d'équilibre entre les processus de croissance endogènes de la plante et les contraintes exogènes exercées par l'environnement (Malamy 2005 ; Barthélémy et Caraglio 2007). De façon à comprendre et synthétiser les processus biologiques impliqués dans le développement du système racinaire de la plante mais aussi les interactions complexes avec son environnement, plusieurs modèles de croissance racinaire ont été développés ces dernières décennies. Ces modèles sont notamment discutés dans les revues bibliographiques de Tobin et al. (2007) et Dunbabin et al. (2013). On distingue généralement trois catégories de modèles de croissance racinaire. Les premiers sont des modèles qui ne décrivent pas explicitement l'évolution de la structure du système racinaire, mais l'évolution de quantités caractéristiques du système racinaire en fonction du temps, telles que le nombre de racines (modèle de dynamique de densité racinaire ; Dupuy et al. 2010). Deux autres types de modèles ont fait leur apparition. Ces modèles décrivent pas à pas le déploiement de l'architecture 3D du système racinaire de manière explicite (type modèle architectural ; Pagès et al. 2004 ; Pagès et al. 2014 ; Postma et al. 2017 ; Barczi et al. 2018 ; Schnepf et al. 2018). Ces modèles peuvent tenir compte des interactions avec la partie aérienne de la plante et de son environnement (type modèle structure fonction ; Godin et Sinoquet 2005 ; Pradal et al. 2008 ; Vos et al. 2010 ; Lobet et al. 2014 ; Griffon et de Coligny 2014). Ces deux derniers types de modèles permettent de fournir des représentations des systèmes racinaires au cours de leur développement, proches visuellement des systèmes racinaires observés (Fig. 15).

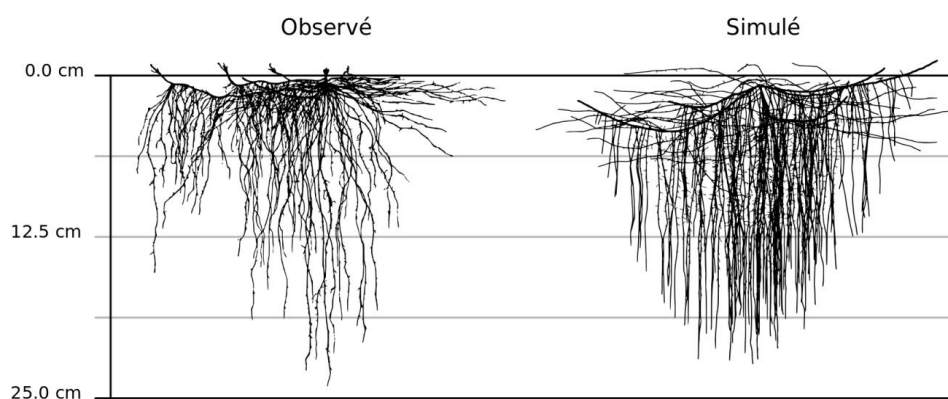


Fig. 15 Système racinaire d'*Achillea millefolium* observé (à gauche) et simulé par RootTyp (à droite) (d'après Pagès et al. 2004).

1.3.1 Modèle de densité

Depuis les années 1980, des modèles permettant la réalisation de cartographies de densité racinaire ont été développés (Page et Gerwitz 1974). Ces modèles ne décrivent pas explicitement l'évolution de l'architecture du système racinaire mais des « quantités » au cours du temps, et notamment l'évolution du nombre et de la longueur de racine. Les premiers modèles développés cherchaient à simuler la dynamique de la densité de longueur ou de masse racinaire suivant la profondeur (Hayhoe 1981 ; Adiku et al. 1996). Dans le but de simuler le développement d'un système racinaire très dense, Bastian et al. (2008) proposent un modèle 3D utilisant le volume racinaire et l'aire de la section du méristème par unité de volume. Ce modèle intègre la distribution des nutriments dans le sol et dans le système racinaire, conduisant ainsi à une estimation de l'absorption de nutriments au cours du temps. (Dupuy et al. 2005c) présentent un modèle plus complexe qui décrit le déplacement des densités de méristèmes en utilisant la vitesse d'allongement, l'angle d'insertion des ramifications et le tropisme racinaire définis pour chaque ordre de ramification. Le modèle est un système d'équations qui modélise la dynamique de densité de méristèmes d'un ordre de ramification. Ces équations sont liées par la ramification puisque la densité de nouveaux méristèmes d'un ordre de ramification dépend de la densité de méristèmes de l'ordre de ramification inférieur. Ce modèle fournit une estimation de certaines caractéristiques de l'architecture du système racinaire au cours du temps (Dupuy et al. 2005c). Les vitesses d'allongement et les taux de branchements peuvent être définis spatialement dans le sol, de sorte que le modèle intègre l'influence du sol sur le développement racinaire (Dupuy et al. 2010). Les données nécessaires au paramétrage de ce type de modèle peuvent être obtenues par expérimentation en rhizotron. Il est important de souligner que ce type de modèles utilise l'ordre de ramification comme moteur du développement du système racinaire et ne prend pas en compte la mise en place de types racinaires spécifiques au cours du développement de la plante.

1.3.2 Modèle de branchaison fractale

On appelle modèle de branchaison fractale, les modèles utilisant le principe d'autosimilarité (Spek et van Noordwijk 1994 ; Ozier-Lafontaine et al. 1999) et la loi du « pipe model » (Shinozaki et al. 1964). Ce type de modèle extrapole des relations statiques entre la topologie (longueur entre les ramifications, angles de branchaison) observées localement pour l'étendre à tout le système racinaire. Ces modèles simulent l'ensemble de l'architecture du système racinaire (Ozier-Lafontaine et al. 1999) à un moment donnée à partir du diamètre des racines insérées sur la souche. Ils permettent de calculer des variables telles que des surfaces, des longueurs ou des quantités de racines (Spek et van Noordwijk et al. 1994 ;

Kalliokoski et al. 2010). Un exemple de modèle basé sur la théorie fractale est le modèle FracRoot (Van Noordwijk et al. 1994 ; Ozier-Lafontaine et al. 1999). Dans ce modèle, le système racinaire est décrit comme un réseau de segments connectés. Un nouvel ordre de ramification est mis en place à chaque ramification. FracRoot utilise les caractéristiques de la partie proximale des racines (ex : azimuth, inclinaison, longueur,...) et quelques racines échantillonnées pour le paramétrage du modèle. La dernière version de FracRoot (Salas et al. 2004) simulent des systèmes racinaires en 3D, fournissant une représentation visuelle du système racinaire ainsi qu'une estimation de la longueur totale et de la biomasse. Cette approche est statique car elle n'intègre ni processus morphogénétiques ni les interactions qu'il peut y avoir entre les racines et le sol. De plus, ce type de modèle ne tient pas compte de l'évolution des valeurs de paramètres le long d'une racine au cours de son développement, et notamment le développement de types racinaires différents sur un même axe. Le pouvoir prédictif de ces modèles est donc faible (Pagès et al. 2004 ; Tobin et al. 2007).

1.3.3 Modèle architectural

On appelle modèle architectural, les modèles qui décrivent l'architecture racinaire de manière explicite grâce à la simulation de la topologie et de la géométrie (Diggle 1988 ; Jourdan et Rey 1997 ; Lynch et al. 1997 ; Pagès et al. 2014). Dans ces modèles, le système racinaire est généralement représenté comme un ensemble de segments interconnectés. Ces modèles permettent d'obtenir des représentations visuelles proches des systèmes racinaires observés, pour des plantes annuelles ou pérennes, dans des environnements variés. Ces modèles sont utilisés notamment pour étudier la dynamique de systèmes complexes et de dissocier plusieurs mécanismes (endogène ou exogène ; Hill et al. 2013). Ils intègrent les principaux processus racinaires (croissance axiale et radiale, direction de croissance, ramification et mortalité). L'une des caractéristiques importantes de ces modèles, contrairement aux modèles de densité ou de branchaison fractale présentés précédemment, est qu'ils ne présupposent pas forcément une croissance et une ramification uniforme au cours du développement de la racine. De plus, ces modèles peuvent prendre en compte l'ordre de ramification ou la position spatiale de la racine pour caractériser les processus de croissance d'une racine. Cependant, la majorité de ces modèles ne tiennent pas compte de la disponibilité en assimilats de la plante dans la croissance racinaire. Les racines individuelles croissent en suivant une relation prédéterminée, dérivée de données expérimentales. S'il existe une contrainte liée à l'environnement, chaque racine agit indépendamment des autres. La majorité de ces modèles ne considèrent donc pas la compétition pour l'allocation de carbone à l'échelle du système racinaire et de la plante (Pagès 2000). Les premiers modèles architecturaux racinaire 3D ont été développés à la fin des années 1980 (SARAH et ROOTMAP ; Pagès et Aries 1988 ; Diggle 1988). Plus tard, en s'inspirant du modèle SARAH, Pages et al. (1989) ont développé un modèle décrivant

l'allongement au niveau des méristèmes racinaires en fonction de leur localisation, leur âge, leur ordre de ramification et l'endroit d'où la racine est émise. Fitter et al. (1991) ont proposé un modèle de développement racinaire dépendant de caractéristiques architecturales telles que la topologie, les longueurs et les diamètres des segments racinaires et les angles de ramification. Ce modèle estime l'efficacité d'exploitation du sol par le système racinaire. Cette efficacité est calculée comme le ratio entre le volume de sol exploité par le système racinaire et le volume total des racines. Le modèle SimRoot (Lynch et al. 1997) diffère des modèles précédents car les processus physiologiques sont simulés en tenant compte de l'hétérogénéité spatiale du système racinaire. Cependant, les informations nécessaires au paramétrage du modèle sont nombreuses et difficiles à acquérir, impliquant de nombreuses expérimentations. Le modèle RootTyp (Pagès et al. 2004), qui est une amélioration du modèle SARAH (Pagès et Aries 1988), intègre la notion de type racinaire. L'utilisation des types racinaires permet de rendre le modèle plus générique puisqu'il est ainsi capable de simuler des systèmes racinaires aussi bien pivotants, fasciculés ou traçants (Fig. 15 et Fig. 16a). Ce modèle intègre pour la première fois un modèle de croissance en diamètre des racines, sur la base des diamètres des méristèmes et du « pipe model » (principe de conservation des surfaces avant et après ramification). Dans le but de simplifier le paramétrage des modèles d'architecture, Pagès et al. (2014) ont développé le modèle ArchiSimple. Ce modèle est principalement basé sur la relation entre l'allongement et le diamètre apical de la racine et sur la relation entre le diamètre apical de la racine mère et fille. A l'aide de ces relations, le déploiement racinaire est simulé en utilisant des paramètres définis uniquement à l'échelle du système racinaire et non pour chaque ordre de ramification ou type de racine. Le processus d'élongation intégré dans ce modèle permet la prise en compte de la quantité de carbone disponible au niveau du système racinaire et de la redistribution spatiale des ressources. Plus récemment, trois modèles (OpenSimRoot, DigR et CRootBox ; Postma et al. 2017 ; Barczy et al. 2018 ; Schnepf et al. 2018 ; Fig. 16bcd) ont été mis au point de façon à mieux prendre en compte les interactions avec le sol (eau, nutriment, impédance) et son environnement (obstacle, conteneur,...). Ces modèles ont la capacité d'être couplés à d'autres modèles (partie aérienne, sol,...). Certains de ces modèles intègrent des processus d'allocation entre la partie aérienne et souterraine de la plante, et plus précisément au niveau de chaque segment du système racinaire. Comme ArchiSimple, OpenSimRoot tient compte du développement de la partie aérienne de façon simplifiée, par l'intermédiaire d'une surface totale de feuille ou du poids de tige et des feuilles au cours du développement de la plante. Ce modèle inclut également un module hydrologique (simulation du mouvement de l'eau à travers le sol, la plante et l'atmosphère) et d'absorption des nutriments, lui permettant de modéliser la distribution de l'eau dans la plante et l'influence des nutriments sur le développement des racines.

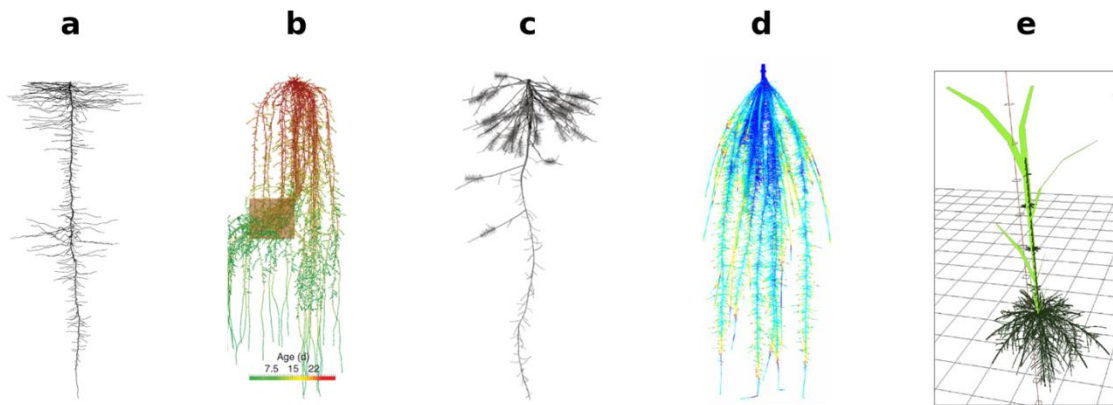


Fig. 16 Exemples de systèmes racinaires 3D simulés depuis (a) RootTyp (*Rumex crispus* ; Pagès et al. 2004), (b) CRootBox (*Zea mays* ; Schnepf et al. 2018), (c) DigR (*Lupinus* sp. ; Barczi et al. 2018), (d) OpenSimRoot (Postma et al. 2017) et (e) PlaNet-Maize (*Zea mays* ; Lobet et al. 2014).

Ces modèles fournissent de nouvelles possibilités, permettant de simuler l'architecture du système racinaire avec des fonctions d'absorption de l'eau ou des nutriments pour différents scénarios de culture (modification des températures, des conditions hydriques, diversification des cultures,...) et pour une large diversité d'espèces et d'environnements. Ils constituent des outils pertinents pour l'étude des équilibres fonctionnels entre les stratégies d'acquisition des différentes ressources du sol et l'influence des facteurs environnementaux (Dunbabin et al. 2013). Ces modèles sont de ce fait à l'interface entre les modèles strictement architecturaux et les modèles structure-fonction (section suivante). Cependant, ils ont l'inconvénient d'être développé pour des espèces annuelles (Schnepf et al. 2018) et pour des systèmes racinaires relativement simples, avec des durées de vie courtes (généralement quelques mois). Par conséquent, la croissance en diamètre dans ces modèles est décrite de façon simplifiée par l'intermédiaire d'un coefficient d'augmentation du diamètre, qui varie en fonction de la distance le long de la racine (Postma et al. 2017 ; Barczi et al. 2018 ; Schnepf et al. 2018). De plus, ces modèles utilisent un nombre limité de types racinaires (4 ; Schnepf et al. 2018) ou sont basés sur l'ordre de ramification (Postma et al. 2017).

1.3.4 Modèle structure-fonction

De façon à comprendre les processus biologiques impliqués dans le développement et le fonctionnement de la plante mais aussi les interactions complexes avec son environnement, des modèles structure-fonction (Functional-Structural Plant Model ; FSPM) ont été développés pour simuler la croissance de la plante en 3D en intégrant des processus physiologiques (Prusinkiewicz 2004 ; Godin et Sinoquet 2005 ; Pradal et al. 2008 ; Vos et al.

2010 ; Lobet et al. 2014 ; Griffon et Coligny 2014). Ces modèles ont été développés pour étudier les processus de photosynthèse, d'allocation des assimilats, d'absorption des ressources, de transport ou encore des réponses aux signaux environnementaux de la plante (Pearcy et al. 2005 ; Lobet et al. 2014 ; Mathieu et al. 2009 ; Pantazopoulou et al. 2017). Les FSPM sont généralement associés avec des modèles 3D où l'architecture est représentée par un réseau interconnecté entre la partie aérienne et souterraine (ex : GRAAL-CN ou PlaNet-Maize ; (Drouet et Pagès 2003, 2007 ; Lobet et al. 2014 ; Fig.16e). Ces modèles englobent plusieurs échelles, de la division cellulaire au niveau des méristèmes jusqu'à la parcelle et formalisent les échanges entre la partie aérienne et souterraine de la plante en tenant compte de l'environnement (Pagès 2000). Ils sont interdisciplinaires et impliquent de nombreuses connaissances en physiologie, anatomie, biologie cellulaire, agronomie, mathématique, analyse d'image et développement de modèle. La complexité de ces modèles rend leur calibration et leur validation difficiles. De même, les temps de calculs sont élevés. Ces modèles impliquent un nombre important de processus et de paramètres qui nécessitent de nombreuses connaissances du matériel biologique, connaissances qui sont maintenant facilitées par la mise en place de plateformes de phénotypage haut débit (Atkinson et al. 2017).

1.3.5 Evaluation des modèles

La confrontation des sorties des modèles avec des données observées constitue une étape importante dans la démarche de modélisation. Elle a pour but d'évaluer la qualité du modèle et de juger de la pertinence des simulations qui en sont issues. Pour les modèles architecturaux, la première évaluation passe par une comparaison visuelles des projections de systèmes racinaires simulés avec celles de systèmes observés (Jourdan et Rey 1997; Vercambre et al. 2003). Cette comparaison va permettre d'évaluer les aspects géométriques (direction de croissance principalement) et le réalisme biologique du modèle. Même si cette évaluation visuelle permet de rendre compte indirectement des processus mathématique sous-jacent, elle est qualitative et nécessite des systèmes racinaires excavés méticuleusement et dont la géométrie est conservée.

La qualité générale du modèle peut aussi être appréciée par une évaluation sur des variables dites « globales » (ex : le volume total de racines, le nombre de racine ou le diamètre à la base de la tige). Cette comparaison, comme pour les projections de systèmes racinaires, a pour objectif d'évaluer le réalisme biologique du modèle et le fonctionnement général du modèle. Ce type de comparaisons est l'un des plus répandus dans la littérature (Brown et Kulasiri 1996 ; Collet et al. 2006). D'autres types d'évaluations sont mentionnés dans la littérature, généralement spécifique à l'objectif de l'étude. Par exemple, étant donné que la plupart des modèles sont utilisés pour étudier la captation des ressources du sol (eau ou nutriments ;

Couvreur et al. 2012 ; Dunbabin et al. 2011 ; Leitner et al. 2010), l'évaluation est généralement effectuée sur des variables comme la distribution du nombre de racines ou des surfaces d'échanges en fonction de la profondeur (Zhao et al. 2017).

1.4 Enjeux finalisés

Mes travaux de thèse s'inscrivent dans le cadre des recherches menées sur l'ancrage du pin maritime et la stabilité des forêts face aux tempêtes. Cette partie décrit les enjeux finalisés de ces recherches et les spécificités des risques tempêtes en forêt et du pin maritime.

1.4.1 Les dégâts liés aux tempêtes en forêt

Les milieux forestiers assurent différentes fonctions écologiques en complément des rôles économiques et sociaux (Führer 2000). En prodiguant naturellement d'importantes ressources et en contribuant à notre bien être et à celle de la planète, les forêts sont au cœur des enjeux futurs (Savini et Cristofini 2001). De nouvelles initiatives et dynamiques de transition vers une bioéconomie durable pour les systèmes forestiers, les acteurs et les territoires ont été développées. Cette bioéconomie forestière cherche à optimiser la valorisation des bioressources, bioservices et biotechnologies forestières au bénéfice de la société (Antizar-Ladislao et Turrion-Gomez 2008 ; Buongiorno et al. 2011). Cependant, ces initiatives doivent faire face à une vulnérabilité grandissante des forêts face aux aléas biotiques et abiotiques (Führer 2000 ; Kirilenko et Sedjo 2007 ; Thom et Seidl 2016). Ces aléas vont être responsables de pertes économiques, à la fois par la destruction de tout ou une partie du volume de bois sur pied et par la diminution de la qualité du bois (ex : mise en place de bois de compression, poche de résine ; Burdett et al. 1986 ; Gardiner et al. 2016). En Europe, les dégâts causés par les tempêtes représentent plus de 50 % de tous les dommages et pertes économiques causés aux forêts européennes (entre les années 1950 et 2000 ; Schelhaas et al. 2003 ; Gardiner et al. 2010). Le coût de ces dommages est généralement très important. Par exemple après le passage de la tempête Klaus en 2009, on estime à plus de deux milliards d'euros les pertes subies dans le sud-ouest de la France (Gardiner et al. 2016). Ces phénomènes météorologiques sont d'autant plus préoccupants qu'ils sont répandus en Europe. En effet, on dénombre plus de 130 tempêtes ayant causé des dégâts notables aux forêts en Europe entre les années 1950 et 2010.

Les dégâts engendrés par le vent peuvent prendre plusieurs formes selon les caractéristiques du peuplement, des arbres et du sol. Quatre grandes formes d'endommagements ont pu être identifiés et définis comme suit (Fig. 17 ; Mason 1985; Cucchi 2004) :

- une penchaison légère : angle de la base du tronc par rapport à la verticale inférieur ou égal à 15-20° (verse),
- une penchaison importante (« verse ») : angle de la base du tronc par rapport à la verticale supérieur à 15-20°,
- un renversement avec le déracinement complet de la plaque sol-racine (chablis ; l'ancrage a été défaillant),

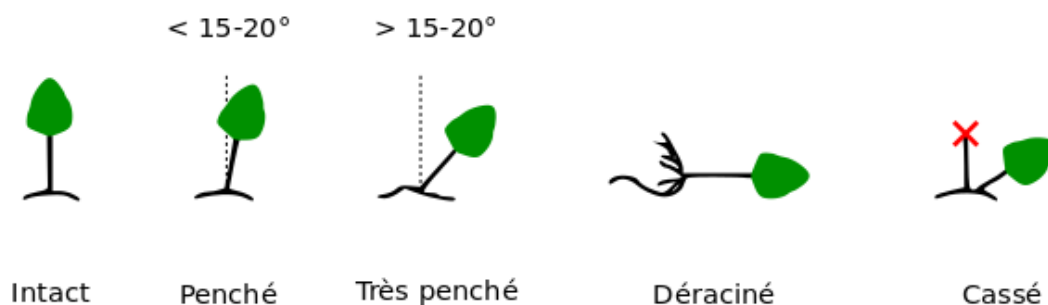


Fig. 17 Représentation schématique des formes d'endommagements observés lors de vents violents sur des arbres (d'après Cucchi 2004).

- la casse du tronc (volis ; l'ancrage maintient l'arbre).

Ces quatre formes de dégâts vont être rencontrées dans des proportions différentes selon l'âge et les dimensions des arbres d'une parcelle. Pour le pin maritime aux stades jeunes (diamètre à hauteur de poitrine inférieur à 20 cm environ), la majorité (50 à 80 % ; Cucchi et Bert 2003) des dégâts sont caractérisés par une inclinaison du tronc plus ou moins prononcée (Fig. 17). Ces auteurs en concluent qu'à ce stade de développement le tronc n'était pas suffisamment rigide (diamètre et propriété mécanique du bois plus faible), ne permettant pas d'engendrer la casse du tronc. De plus, le développement du système racinaire n'est pas suffisamment important pour engendrer le déracinement complet de l'arbre, même si l'inclinaison de l'arbre traduit une défaillance de l'ancrage (Cucchi 2004). Même si la penchaison des jeunes arbres ne conduit pas à la mort de l'individu, les arbres penchés auront plus de chance d'être déracinés lors de prochains coups de vent (Coutts 1983a ; Danjon et al. 2005). Aux stades adultes (diamètre à hauteur de poitrine supérieur à 20 cm environ) les arbres ont des dimensions plus importantes, le tronc et la plaque sol-racine sont plus rigides. De plus, à ce stade de développement les arbres ont pu mettre en place une quantité importante de pivots secondaires ou de racines obliques, suffisamment importantes pour emprisonner une grande quantité de sol et former une plaque sol-racine. Ces caractéristiques permettent d'expliquer qu'à ces stades de développement les dégâts sont majoritairement caractérisés par le renversement de l'arbre contrairement aux stades jeunes (65 % ; Cucchi et Bert 2003 ; Fig. 17). Si la force d'ancrage est supérieure à la résistance du tronc, on observera une casse du tronc (« volis », plus rarement observée après le passage d'une tempête ; Fig. 17).

Une augmentation des dommages causés par le vent au cours de ces dernières décennies a déjà pu être observée pour les forêts européennes (Schelhaas et al. 2003) et pourrait augmenter à l'avenir (Schelhaas et al. 2007 ; Gardiner et al. 2010 ; Schelhaas et al. 2010). La majeure partie de cette augmentation est liée à l'accroissement du volume de bois sur pied

(augmentation de la surface boisée) et à l'augmentation de l'âge des peuplements (augmentation de la hauteur et donc de la prise au vent) (Gardiner et al. 2013). De plus on s'attend à des effets liés au changement climatique, avec des scénarios qui prédisent des hivers plus pluvieux et plus chaud conduisant à des périodes plus importantes de saturation en eau du sol et un dégel plus précoce des sols dans certaines régions (Peltola et al. 2000 ; Gardiner et al. 2010 ; Usbeck et al. 2010 ; Gardiner et al. 2013).

Il n'y a actuellement pas de consensus sur la façon dont la vitesse de vent évoluera avec le changement climatique, cependant il semble que des événements extrêmes (vitesses de vent importantes) plus fréquents pourront être observés dans certaines régions du globe (Della-Marta et al. 2009), bien que la vitesse annuelle de vent semble diminuer au cours des années qui viennent en Europe (Gardiner et al. 2016). Cette combinaison de vent extrêmes plus récurrents, couplée à un vent annuel plus faible peut augmenter le risque pour les forêts, les privant d'un potentiel d'acclimatation face au vent.

1.4.2 Le pin maritime dans le massif des Landes de Gascogne

La région Nouvelle-Aquitaine est la première région forestière française, avec 2.8 millions d'hectares de forêts dont 75 % de résineux et 25 % de feuillus (CRPF Nouvelle-Aquitaine). La région Nouvelle-Aquitaine est également l'une des régions les plus touchées (volumes de bois détruits) et des plus vulnérables lors de tempêtes. En 2009, la tempête Klaus a été la deuxième en 10 ans (Martin en 1999) à toucher la région des Landes et le nord de l'Espagne. En région anciennement Aquitaine, 41 Mm³ sur 175 Mm³ de bois sur pied ont été touchés. Les dégâts causés par la tempête Klaus ont été estimés à deux milliard d'euros avec un fort impact sur l'industrie forestière locale (perte de valeur de marché) (Gardiner et al. 2010, 2013, 2016).

Le Pin maritime (*Pinus pinaster*) constitue l'essence principale de la forêt de production de cette région. Le pin maritime sur podzol landais est le type de peuplement forestier pour lequel l'architecture du système racinaire est la mieux connue (Burbidge 1936 ; Danjon et al. 1999, 2005, 2013a ; Danquechin Dorval et al. 2016). Le système racinaire du pin maritime a une structure relativement organisée et stable (typologie et schéma structurel spécifique). Aux premiers stades de développement, le pin maritime met en place un pivot principal qui va produire un nombre important de racines latérales traçantes (15-20), en particulier dans ses 20 premiers centimètres (Fig. 18a). Les racines horizontales émises au niveau du collet suivent la surface du sol et sont donc situées dans l'horizon de surface. Ces racines peuvent faire plus d'un mètre de long à la fin de la première année de croissance (Burbidge 1936) et potentiellement plus de 10 m à l'âge adulte. Ces racines horizontales vont rapidement mettre en place des pivots secondaires se ramifiant jusqu'à atteindre un ordre de ramification

maximal (7-9). Les pivots secondaires situés dans la partie proximale des racines horizontales de surface contribueront à la formation au stade adulte de la plaque sol-racine (pouvant peser plusieurs tonnes ; Fig. 18bc) en emprisonnant une grande quantité de sol. Avec l'âge la partie proximale des racines horizontales de surface se renforce, constituant la zone de défilement rapide (ZRT ; Eis 1974 ; Fig. 18). Cette ZRT est caractérisée par une croissance en diamètre plus importante et par une ovalisation des racines dans le sens de la hauteur (forme de poutre en T, T inversé ou en I). Ce renforcement est principalement lié à la forte capacité d'acclimatation de cette espèce en réponse aux stimuli mécaniques engendrés par les sollicitations du vent dominant (secteur Ouest dans le massif landais ; Danjon et al. 2005 ; Danquechin Dorval et al. 2016). Le système racinaire du pin maritime possède une très faible quantité de racines obliques (Danjon et al. 2005). Une particularité de cette espèce est l'absence de racines adventives et de développement retardé (Atger et Edelin 1994). Par conséquent, le système racinaire mis en place dans les premiers stades de développement constituera la base de la structure au stade adulte.

Le pin maritime est également capable de modifier sa croissance en réponse aux caractéristiques pédologiques particulières rencontrées dans le massif landais. Les sols landais sont des sols sableux très pauvres en éléments minéraux (Achat et al. 2008). Ces sols sableux sont caractérisés par :

- la présence d'une nappe phréatique atteignant 0.5 m de profondeur en hiver et pouvant descendre à 1.5 m en été (Cottinet 1974) ;
- un horizon organique entre 0.0 et 0.2 m de profondeur ;
- un horizon induré discontinu (alios) entre 0.4 et 1.0 m de profondeur (Augusto et al. 2010).

La présence d'un horizon induré et d'une nappe phréatique à proximité de la surface, vont modifier la mise en place de l'architecture du système racinaire en contraignant les racines dans une direction horizontale et/ou en réduisant leur croissance (Fig. 9a). La présence de l'alios est généralement responsable de la formation progressive d'un « bouclier aliotique », composé de très nombreuses racines anastomosées, qui peuvent représenter une part importante du volume total du système racinaire aux stades adultes (ex : 30% du volume de racine hors souche pour un arbre de 50 ans ; Danjon et al. 2005). La présence de la nappe phréatique entraîne principalement une réduction de la croissance, une mortalité des racines et une augmentation de la ramification (Fig. 9c). De façon générale, ces conditions pédologiques diminuent la profondeur d'enracinement du pin maritime. Cette espèce compense cette faible profondeur d'enracinement par la mise en place d'un système racinaire plus traçant, réduisant les dimensions de son pivot principal au profit des racines horizontales de surface et des pivots secondaires (Danjon et al. 2005).

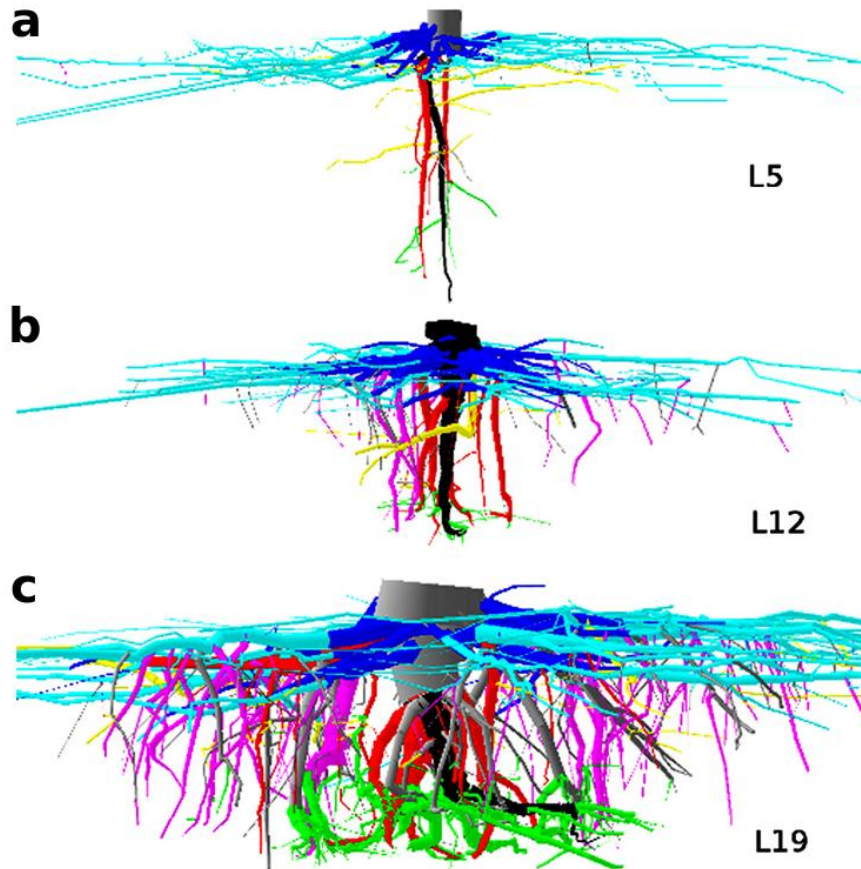


Fig. 18 Reconstruction 3D de pins maritimes provenant de la même parcelle mais à des âges différents : 5, 12 et 19 ans. Les racines sont colorées en fonction de leur compartiment : en gris la souche, en noir le pivot, en bleu foncé les racines traçantes dans la ZRT, en bleu clair, les racines traçantes hors ZRT, en rouge les pivots secondaires dans la ZRT, en violet les pivots secondaires hors ZRT, en jaune les racines intermédiaires, en gris les racines obliques et en vert les racines profondes. L5 : largeur de l'image 2.3 m, L12 : 3 m, L19 :3 m. D'après Danjon et al. (2013).

Au cours du développement du système racinaire du pin maritime, les outils utilisés pour l'entretien du sous-bois peuvent influencer le développement des racines et la stabilité qui leur est associée (Danquechin 2015). Quand ces outils pénètrent dans le sol, ils sont susceptibles d'endommager les racines superficielles (ex : racines horizontales de surface) et réduire la performance de l'ancrage. En effet, les traumatismes engendrés par ces outils de désherbage (ex : blessure des racines superficielles par des disques) peuvent induire des réitérations et des fourchaisons (émission de nouvelles racines qui se développent en éventail), moins efficace dans la résistance en flexion.

Objectifs de la thèse

Comme nous avons pu le voir au travers de cette synthèse bibliographique, une connaissance des mécanismes impliqués dans la stabilité mécanique des arbres est capitale. L'ancrage de l'arbre dans le sol joue un rôle fondamental dans le maintien mécanique face au vent. La force d'ancrage des arbres dépend majoritairement de l'architecture du système racinaire et de son interaction mécanique avec le sol, caractérisant la distribution des charges transmises par la partie aérienne dans le sol. Au cours de son développement, l'architecture racinaire se complexifie et peut être modifiée en réponse aux variations du milieu dans lequel l'arbre se développe. Cette complexification et les modifications architecturales qui peuvent s'opérer conduisent à une évolution des mécanismes à l'origine de l'ancrage. L'une des principales difficultés de l'étude de la dynamique d'ancrage, est qu'il est actuellement impossible d'observer et de mesurer in-situ la mise en place du système racinaire et de mener des expérimentations sur les mécanismes d'ancrage au cours du développement de l'arbre.

Dans le cadre de cette thèse, nous avons utilisé comme espèce modèle le pin maritime, en sol sableux, pour lequel nous disposons d'une grande base de données structurée en chronoséquence (systèmes racinaires numérisés en 3D de 1 à 50 ans). Compte tenu du fait que le phénomène que nous étudions est dynamique, et que les données dont nous disposons sont statiques et ponctuelles, l'objectif était de développer pour la première fois un modèle de croissance racinaire pour simuler la mise en place du système racinaire du pin maritime de 0 à 50 ans.

La démarche de modélisation que nous avons suivie répondait à deux exigences principales:

- modéliser la mise en place du système racinaire en considérant les effets liés aux contraintes environnementales (vent, sol) ;
- obtenir des estimations quantitatives des variables architecturales qui gouvernent les mécanismes d'ancrage.

Pour mener ces travaux, nous avons choisi de calibrer un modèle de croissance racinaire (RootTyp ; Pagès et al. 2004). Cet outil permet de simuler la mise en place du système racinaire au cours du temps et de représenter les processus de croissance et de différenciation qui se déroule au cours de l'ontogénèse de l'espèce par des lois simples. RootTyp présente également l'avantage de prendre en compte la mise en place de types racinaires spécifiques et l'influence des conditions pédologiques sur le développement des racines.

La première étape quant à l'utilisation et la calibration d'un modèle architectural est de formaliser les types racinaires qui caractérisent le système racinaire du pin maritime (**Chapitre 2**). Pour cela, nous avons choisi d'utiliser une technique originale de classification basée sur le partitionnement de données (« k-means clustering »).

Dans un second temps, nous avons cherché à calibrer le modèle RootTyp de façon à modéliser le développement architectural du système racinaire sur la base des types racinaires identifiés (**Chapitre 3**). Pour ce faire, nous avons cherché à quantifier les processus de développement propre à chaque type racinaire. Une analyse architecturale couplée à une méthode d'optimisation et un travail bibliographique ont été utilisés pour répondre à cet objectif. Nous avons également cherché à développer une méthode de validation quantitative pour évaluer la qualité des simulations du modèle RootTyp.

Enfin, nous avons cherché à comprendre l'origine des mécanismes d'acclimatation au vent au cours du développement de l'arbre (**Chapitre 4**). Pour cela, une démarche innovante couplant plusieurs modèles a été développée de façon à suivre les déformations et les contraintes le long des racines à plusieurs stades de développement et selon différents régimes de vent. Notre hypothèse est que ces contraintes sont susceptibles de déclencher des mécanismes d'acclimatation structurelle (accroissement en diamètre et excentricité) et anatomique (propriétés mécaniques du bois) des racines au cours du développement de l'arbre.

Chapter 2. From juvenile to mature stage, *P. pinaster* root systems show a high differentiation in 6 root types

Résumé

La mise en place de l'architecture du système racinaire au cours du temps est d'abord déterminée génétiquement. L'architecture du système racinaire est formée selon un continuum, où des types racinaires vont se mettre en place selon une topologie spécifique. La mise en place de différents types racinaires va permettre à la plante d'assurer plusieurs fonctions (ex : ancrage de la plante). L'identification des types est ainsi primordiale pour comprendre les mécanismes impliqués dans les différentes fonctions vitales de la plantes. Jusqu'à présent, seuls de récents travaux effectués sur des jeunes plantes en conditions contrôlés ont permis d'identifier clairement des types racinaires pour une espèce donnée. A l'exception de ces études, l'identification des types racinaires est réalisée de façon arbitraire.

De façon à caractériser les types de façon objective, nous présentons dans ce chapitre une technique originale de classification basée sur le partitionnement de données (« k-means clustering »). Cette technique de classification a été réalisée sur quatre variables par l'intermédiaire d'une chronoséquence de systèmes racinaires partiellement déracinés. Cette classification de racines nous a permis d'identifier 5 types racinaires au cours du développement du pin maritime. Ce regroupement explique 70 % de la variabilité des quatre variables estimées pour notre jeu de données. Les racines montrent une forte différenciation de tropisme, avec une direction de croissance soit horizontale soit verticale. Chaque système racinaire est caractérisé par trois grosses racines horizontales émises par la souche. Ces racines représentent une part importante du volume total de la biomasse racinaire à tous les âges. La structure de la partie centrale du système racinaire est pratiquement complète dès l'âge de 4 ans. Après 13 ans, beaucoup de racines sont émises en profondeur en réponse aux contraintes pédologiques rencontrées (horizon impénétrable et nappe phréatique). Le volume racinaire augmente alors en profondeur.

Cette approche nous a permis de définir les types racinaires nécessaires à l'utilisation d'un modèle architectural, dans l'objectif de représenter la mise en place du système racinaire et l'évolution des mécanismes d'ancrage au cours du développement du pin maritime.

Publication in preparation

From juvenile to mature stage, *P. pinaster* root systems show a high differentiation in 6 root types

Clément Saint Cast^{1,2}, Céline Meredieu³, Pauline Défossez², Loïc Pagès⁴, Frédéric Danjon¹

1 BIOGECO, INRA, Université de Bordeaux, 33610 Cestas, France

2 ISPA, INRA, Bordeaux Sciences Agro, 33140 Villenave d'Ornon, France

3 UEFP, INRA, 33610 Cestas, France

4 PSH, INRA, 84914 Avignon, France

ABSTRACT

Backgrounds and Aims: Differentiation of root system in several root types helps in understand the role played by roots in vital functions (nutrition, anchorage...). As root types were fairly often defined arbitrarily, we propose a method of automatic classification, and apply it to a forest tree species over its life cycle.

Methods: K-clustering was used on four root traits as classifiers, including three geometric architectural traits measured in 5 field datasets of excavated *P. pinaster* root systems from 3- to 50-year-old. Fixed delimitations between groups for each root trait and by data set allowed to define what we then call "root types".

Key results: In addition to the taproot, clustering yielded the same five groups of lateral roots at all ages. The percentage of variance explained by the clustering was close to 70% for all datasets. *P. pinaster* shows a large differentiation based on root tropism and mother root tropism intensity. The few horizontal roots branching from stump at early stages constituted the main structural root system. A proliferation is observed in deeper horizons, but most of the biomass of lateral roots is in the larger shallow roots all over the life cycle. The framework of the central part of the root system is almost completed in 4-years-old (3.5 cm collar diameter) trees.

Conclusions: We assessed the time-trends in the *P. pinaster* root system structure thanks to our typology. Differentiation for root geometry is high in seeded *P. pinaster*. This typology can be used for root system architecture modelling.

KEY WORDS

Root system architecture; root type; differentiation; *Pinus pinaster*; clustering

ABBREVIATIONS

abh: stem cross sectional area at breast height

BA: Branching Angle

%CSAabh: Basal Cross Sectional Area taken at 2 cm from the base of the root, divided by the stem cross sectional area at breast height

Hh: Horizontal roots on horizontal roots (Name of root type)

Hstump: Horizontal roots branched on the stump (Name of root type)

Hv: Horizontal roots branching from vertical roots (Name of root type)

MT: Mother root tropism intensity

T: Tropism intensity

Vh: Vertical roots on horizontal roots (Name of root type)

Vv: Vertical roots on vertical roots (Name of root type)

Name of datasets: SA3, SA4, Picard6, Nezer13, Bilos50

2.1 Introduction

The differentiation in several root types plays a large role in resource acquisition, resource transport, resource storage and anchorage in trees (e.g. Coutts 1983a; Coutts et al. 1999; Danjon et al. 2005; Nicoll et al. 1995; Collet et al. 2006; Yang et al. 2017) or in crop plants (e.g. Bailey et al. 2002; Lynch 2007; Watt et al. 2008; Ahmed et al. 2018; Yu et al. 2018). All these groups of roots are primarily genetically determined and result from functional plant adaptations to their environment (Barthélémy and Caraglio 2007; Lynch 2007; Zobel and Waisel 2010). In return, the properties of each root type and their distributions will determine the properties of the root system, for example anchorage (Danjon et al. 2005) or drought tolerance (Fry et al. 2018). Therefore, according to Zobel (2011), analyzing the link between root system architecture and root system functions by defining several root types is likely to be more powerful than an analysis by branching order, by diameter or by spatial distribution like those made by e.g. Oppelt et al. (2001), Dupuy et al. (2005c) or Di Iorio et al. (2007). In the same way, modelling the root system growth using root architectural models is likely to represent better the reality if this differentiation by root types drives the model (e.g. Jourdan and Rey 1997; Pagès et al. 2004; Barczy et al. 2018).

In herbaceous plants, roots were early classified from their position and time of emergence (morphogenetic classes: hypocotyle/mesocotyle and lateral roots; shoot-borne roots and their laterals) and their branching order (Zobel and Waisel 2010; Zobel 2011). Later, they were defined in some plants on a genetic basis by root mutation

analysis (Zobel 2011) or by their anatomy (Watt et al. 2008; Charles-Dominique et al. 2009; Passot et al. 2016). Recently a classification of second order roots was even made by a clustering on their growth rate during a few days after germination (Passot et al. 2018). Kirchoff et al. (2008) suggested classifying plant organs using multivariate statistical methods on their properties.

In trees, the differentiation between root axes was first described by drawings (Köstler 1968; Pavlis and Jeník 2000). It was then reported explicitly by architectural analysis which describes the organisation of complex arborescent plants (Barthélémy and Caraglio 2007). Outputs consisted in schematic drawings at different developmental stages and tables of qualitative (e.g. Atger and Edelin 1994) or quantitative (e.g. Jourdan and Rey 1997) characteristics per axis type. More recently, quantitative descriptions of root system architecture have been available. Root types were then defined by observing the root systems and the classification of roots was made by setting arbitrary limit values to several parameters likely to differentiate the root behaviour (e.g. Danjon et al. 2005; Barczy et al. 2018). To our knowledge, types were never defined from a quantitative assessment of differentiation pattern, except Passot et al. (2018) in crop plant seedlings.

Applications of all these typologies were mainly the definition of the architectural pattern and ontology (Zobel 2011), root phenotyping for crop breeding (e.g. Lynch 2007; Passot 2016), and the calibration of root type parameters as inputs in architectural models (Vercambre et al. 2003; Pagès et al. 2004; Barczy et al. 2018; Schnepf 2018).

Classification starts with the selection of variables used to differentiate axes. The matrix of traits attributed for root type identification depends on the objectives and the context of a study. If the study focuses on the absorption of water and nutrients in young annual plants grown in all sorts of containers during a few days, the classification is often made on apex properties (e.g. diameter and shape of the apex, growth rate, length or growth phase duration) where the roots and their turnover are described (Dunbabin et al. 2002; Passot et al. 2018). However, if the study focuses on the anchorage function, the coarse roots of the central part of the root system will be characterised (Danquechin Dorval et al. 2016) because apex characteristics are likely to change during the tree lifespan and are difficult to gather in forest soil after the seedling stage.

The objective of this paper is to propose a framework to assess the differentiation of roots by performing a quantitative classification of root axes into root types. We propose a new data-defined approach using the k-means algorithm based on simple measurable variables. Application of the classification scheme to measured data was done using 5 data sets of excavated *Pinus pinaster* root systems grown in their natural environment from seed to mature stage. We then examined the distribution of root axes by root type.

2.2 Materials and Methods

2.2.1 Root system architecture of *Pinus pinaster* in humid sandy spodosol

Pinus pinaster seedlings first grow a taproot (first order root). As mentioned by several authors, this root generates a more densely branched zone at its proximal part (McQuilkin

1935; Burbidge 1936; Coutts 1987; Pagès 1993; Khuder et al. 2007). Ten to twenty shallow horizontal roots are developed (Burbidge 1936). Secondary sinkers branch from these shallow roots and grow to more than 5 cm proximal diameter roots in large trees, forming a kind of cage that traps the soil (Danjon et al. 2005). Other roots branch from this main framework. Maritime pine trees tend to develop a large, unique and deep taproot with a strong positive gravitropism (Danjon et al. 2013a). Pines do not generally produce or regenerate new roots on the framework of undamaged original roots, at least to a structural extent (Burbidge 1936; Atger and Edelin 1994).

All measurements in the datasets came from maritime pine trees germinated in the field and from the same local provenance. They grew in a sandy spodosol, with a water-table rising to about 50 cm depth in winter and going down to 1.5 m depth in summer (Cottinet 1974). This soil is characterized by an organic horizon at 0-20 cm depth and a discontinuous cemented spodic horizon at 40-100 cm depth (Augusto et al. 2010). The prevailing wind comes from the west.

2.2.2 Root system database

Five datasets of 3D digitized excavated *Pinus pinaster* root systems of 3-, 4-, 6-, 13- and 50-year-old (named SA3, SA4, Picard6, Nezer13 and Bilos50) were used to exemplify the clustering approach (Table 1). We did not use available data on root systems of 1- and 2-year-old because the assessment of the geometry of the roots was not precise due to the suppleness of lateral roots. The database covers a wide range of tree size ranging from

small taprooted root system (e.g. collar diameter of 2.16 ± 0.64 and 3.64 ± 0.83 cm at 3- and 4-year-old, respectively; Table 1) to big secondary sinker root system (e.g. collar diameter of 46.63 ± 7.38 cm at 50-year-old; Danjon et al. 2005; Table 1). The root systems were excavated in winter, and the architecture was measured using a 3D digitizer according to Danjon et al. (2005). Only the central part of the root system was measured, i.e. roots within 3 m radial distance. The amount of roots lost during uprooting is small in the central part of the root system, but large in the peripheral part (Danjon et al. 2013b). Each root system was measured as a set of root axes subdivided into segments. The distal end of each root segment was defined arbitrarily at each lateral branch or modification in root direction, or when a rapid decrease in diameter occurred. The spatial coordinates and topology of all the root segments were recorded simultaneously with the root diameters in a multitree graph (MTG) format file (Godin and Caraglio 1998). According to the dataset age, root segments with a proximal diameter smaller than a threshold limit were not measured (Table 1), but the number of these roots was recorded. The stump was determined subjectively as the proximal portion of taproot with a large diameter from where most of the large

horizontal surface roots originated.

2.2.3 Root traits used for the clustering

Deployment of root system architecture of large perennial plants such as trees over their life-cycle can only be observed in the field. For soil-grown plants, it is often very difficult to extract roots down to their tip. The characteristics like apex diameter, growth rate or maximal root length are very difficult to measure in the field. Except in Danjon et al. (2005), tree root types used in literature were not the result of a classification, but simply a list of types with properties. The main traits characterizing these root types were their tropism (Atger and Edelin 1994; Jourdan and Rey 1997), their branching order (Atger and Edelin 1994; Collet et al. 2006), appearance of reiterations (Atger and Edelin 1994; Collet et al. 2006); diameter (putting aside finer roots; Vercambre et al. 2003; Collet et al. 2006), their vigour (Vercambre et al. 2003; Collet et al. 2006), the position of emergence (Danjon et al. 2005). The role of a root in anchorage is primarily determined by its geometry (Danjon et al. 2005; Yang et al. 2018). In our study, we used four root traits as classifiers, including three geometric architectural traits, which can be precisely assessed in datasets from excavated root systems:

Table 1 Mean characteristics of sampled trees and their associated root systems in the database \pm standard deviation.

Stand	Trees				Excavated root systems							Selected root axes for clustering /for final types
	Name	Tree age (years)	Number of trees	Stem length (m)	Collar diameter (cm)	Diameter threshold (cm)	Maximum depth (cm)	Maximum radial distance (cm)	Total root number	Reiteration number	Root number from	Maximal branching order
SA3	3	24	1.24 (± 0.29)	2.16 (± 0.64)	0.10	-47.1 (± 12.7)	110.1 (± 37.7)	46.2 (± 16.2)	2 (± 1)	4 (± 2)	3 (± 1)	21.4/43.6
SA4	4	18	1.89 (± 0.31)	3.64 (± 0.83)	0.20	-55.1 (± 11.4)	203.1 (± 82.5)	102.5 (± 54.1)	3 (± 2)	5 (± 4)	4 (± 0)	25.9/100.8
Picard6	6	7	3.89 (± 0.64)	8.53 (± 1.38)	0.25	-77.9 (± 21.5)	289.5 (± 56.2)	160.0 (± 75.7)	9 (± 5)	24 (± 17)	4 (± 0)	65.3/139.0
Nezer13	13	9	9.90 (± 0.97)	21.20 (± 1.77)	0.50	-90.2 (± 9.3)	343.2 (± 76.9)	145.75 (± 36.1)	17 (± 7)	43 (± 17)	6 (± 1)	40.6/91.6
Bilos50	50	12	20.48 (± 1.29)	46.63 (± 7.68)	1.00	-104.4 (± 11.2)	305.8 (± 50.1)	475.4 (± 106.6)	23 (± 13)	53 (± 23)	7 (± 1)	130.3/414.1

- Basal cross sectional area, taken at 2 cm from the base of the axis, divided by the stem cross sectional area at breast height (abh) of the tree to take into account its size (%CSAabh).
- Tropism intensity (**T**), computed as the ratio between the depth difference between the two ends of the excavated root and the length of the root axe. Roots with tropism close to 0 show a high plagiotropism, those with tropism close to 1 have a positive gravitropism and those with tropism close to -1 have a negative gravitropism.
- Mother root tropism intensity (**MT**): It was defined as the tropism intensity (**T**) of the mother root of the selected axe.
- Branching angle (**BA**), estimated using a vector method. BA was defined for all roots from two vectors of 10 cm length for describing both the mother root direction before branching point and the basal daughter root direction.

We excluded from the analysis the first-order root and the roots for which at least one trait could not be assessed accurately:

- Heavily broken roots, i.e. shorter than 15 cm (at 3-, 4- and 6-year-old), 25 cm (at 13-year-old) and 50 cm (at 50-year-old) which are not long enough to estimate accurately T and BA,
- Small roots with basal diameter less than: 0.10, 0.15, 0.20, 0.5 and 1.0 cm for the 3-, 4-, 6-, 13- and 50-year-old root systems respectively which are no rigid enough to estimate accurately BA and T.
- Deep roots (originating at a depth > 66% of maximal depth; Danquechin Dorval et al. 2016) which growth could be influenced by soil constraints such as water table or cemented horizon.
- Replacement roots or axes generated after reiteration, because observed reiterations

occurred as a result of a damage (traumatic reiteration), altering their properties (Table 1). As a consequence, clustering was performed on about 39% of the root axes of the database (Table 1).

2.2.4 Statistical clustering approach to assign selected lateral roots to groups

The four traits described in the second section (%CSAabh, **T**, **MT** and **BA**) were standardized (z-score standardization method; Mohamad and Usman 2013) before using them in the cluster analysis. Our classification procedure is based on the k-means clustering algorithm (MacQueen 1967; Hartigan and Wong 1979; “stat” and “clusterCrit” R packages; Desgraupes 2018), followed by cluster validation using internal cluster indexes. The k-means algorithm is one of the classical statistical clustering methods, widely used in a variety of applications. The algorithm is an iterative method which minimizes the within-class sum of squares for a given number of clusters. The algorithm starts with an initial guess for cluster centres, and each observation is placed in the cluster to which it is closest. The cluster centres are then updated, and the entire process is repeated until the cluster centres no longer move. K-means is named a reallocation method.

This algorithm was used to perform a partition where members within a group are similar and members in different groups are dissimilar. It requires two input parameters: the number of clusters and a set of initial cluster centres. In practical applications, the number of clusters to be partitioned is often not known *a priori* therefore it must initially be supplied with this information (k cluster). The usual approach is

to run the k-means algorithm with a varying number of clusters from a lower bound k_{min} (=2) to an upper bound k_{max} (=10). In order to alleviate the k-means algorithm sensitivity to the choice of initial centres, 1000 sets of initial centres were randomly generated with a maximum of 1000 iterations for each set to select the partition with the minimum within group sum of squares.

For validating data partitions (cluster validation; Halkidi et al. 2001) the compactness and the separation of clusters is examined by internal cluster validity indices. Previous works have shown that there is no single cluster validity index that outperforms the others (Milligan and Cooper 1985). Therefore, nine internal cluster validity indices, considered as the best ones, were selected from literature (Halkidi et al. 2001; Halkidi and Vazirgiannis 2001; Liu et al. 2010; Arbelaitz et al. 2013; Chouikhi et al. 2015; Wang et al. 2018) (Table 2). Indices were computed for all k partitions. According to the majority rule (Dimitriadou et al. 2002; Charrad et al. 2014), the optimal cluster (in our case, the number of root groups) was identified as the cluster yielding the largest number of top ratings for the 9 indexes. At the end of the cluster analysis, each observation (in our case, a root axis) is then assigned to a group. This procedure was used for each dataset independently of each other.

Analyses of variance followed by multiple comparisons (Tukey's HSD; Honest Significant Difference), were carried out to examine root trait difference between root groups in each dataset.

Table 2 Indices used in root clustering

Index name	Reference
Calinski and Harabasz index	Calinski and Harabasz (1974)
Point-biserial index	Milligan (1980)
Silhouette index	Rousseeuw (1987)
Ratkowsky and Lance index	Ratkowsky and Lance (1978)
SDBw index	Halkidi and Vazirgiannis (2001)
Tracew index	Milligan and Cooper (1985)
Hartigan index	Hartigan (1975)
Trace W index	Edwards and Cavalli-Sforza (1965)
Scott and Symons index	Scott and Symons (1971)

2.2.5 Root typology variability/Data analyses

In order to classify most of the lateral root axes (around 86% by limiting exclusion criteria) (but excluding the classification of replacement axes from traumatic reiteration), we used centile value (10th and 90th) of each classifier trait. These values, computed for these axes in each dataset, allow to give a limit below which a given percentage of observations in a group of observations fall. Then the limit between groups was set in the following way: for each root trait, two groups could be discriminated (see below), and the limit was computed as the mean of 90th or 10th centile of the two groups. For example for tropism intensity, in SA3 we got either vertical or horizontal roots, the 90th centile of roots classified as vertical roots was -0.6 and the 10th centile of horizontal roots was -0.4. The limit between vertical and horizontal roots was therefore set to -0.5. These fixed delimitations between groups for each root trait and by data set allowed defining what we then call "root types".

We first allocate all the roots by their %CSAabh, then by their tropism intensity (T), and finally by their mother root tropism

intensity (MT). Branching angle (BA) was not used for this secondary classification. Then we compared with multiple comparisons (Tukey's HSD; Honest Significant Difference) the distributions of traits by dataset in each root type to check repeatability of classification along root system development.

Finally, the root type proportion by branching order of each tree was computed and its variability examined using a principal component analysis (PCA) to assess root system architecture variability as done by Bodner et al. (2013) and Parra-Londono et al. (2018) for non-woody species.

All data preparation, statistical analyses and graphs were performed with the R environment (R Core Team 2017).

2.3 Results

2.3.1 Cluster analysis

- **Definition of root groups**

We first computed the k-means algorithm using the four above mentioned roots traits. We observed that the number of top ratings for the 9 validity indices was maximal for 5 clusters for all the datasets (Fig. 19). Fewer indices suggest lower or higher cluster number as an optimal partition for all developmental stage. The 50-year-old developmental stage scored the highest number of indices (6) for the five cluster number. According to the majority rule, the final clustering was

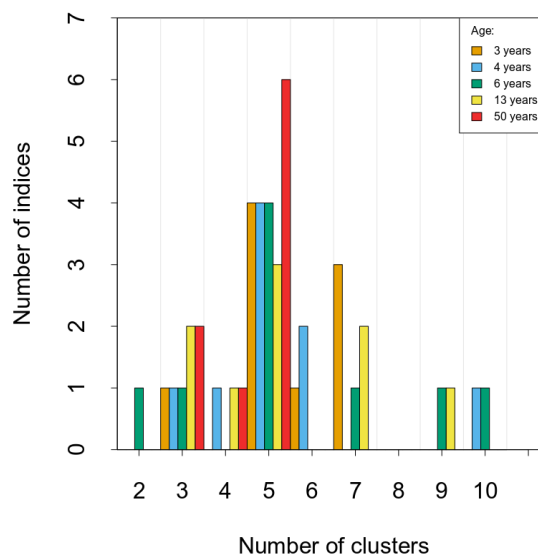


Fig.19 Histogram of the distribution of the top ratings for the 9 internal cluster validity indices (Table 2) as a function of the number of clusters and for the 5 datasets. The color code is for the dataset age.

computed with 5 clusters, separately for each dataset (Fig. 20). The percentage of variance explained by the clustering was close to 70% for all datasets. The clustering explained 70% of variance of %CSAabh, about 80% for Tropism Intensity (T), 92% for Mother root Tropism intensity (MT) and less than 30% for Branching Angle (BA), with a low variability between datasets (Table 3). Ought to the low variance explained for BA, we then computed a k-clustering with the first three traits only as input. Unfortunately it yielded a number of clusters ranging from 3 for SA3 to 6 for

Table 3 Proportion of variance explained by the clustering, separately for the four traits and for the whole variance in %

Stand Name	SA3	SA4	Picard6	Nezer13	Bilos50
Mother root Tropism intensity (TM)	96	91	92	94	86
Tropism intensity (T)	73	86	86	83	77
%CSAabh	72	68	72	66	72
Branching Angle (BA)	39	38	28	45	37
Total Variance	70	70	69	72	68

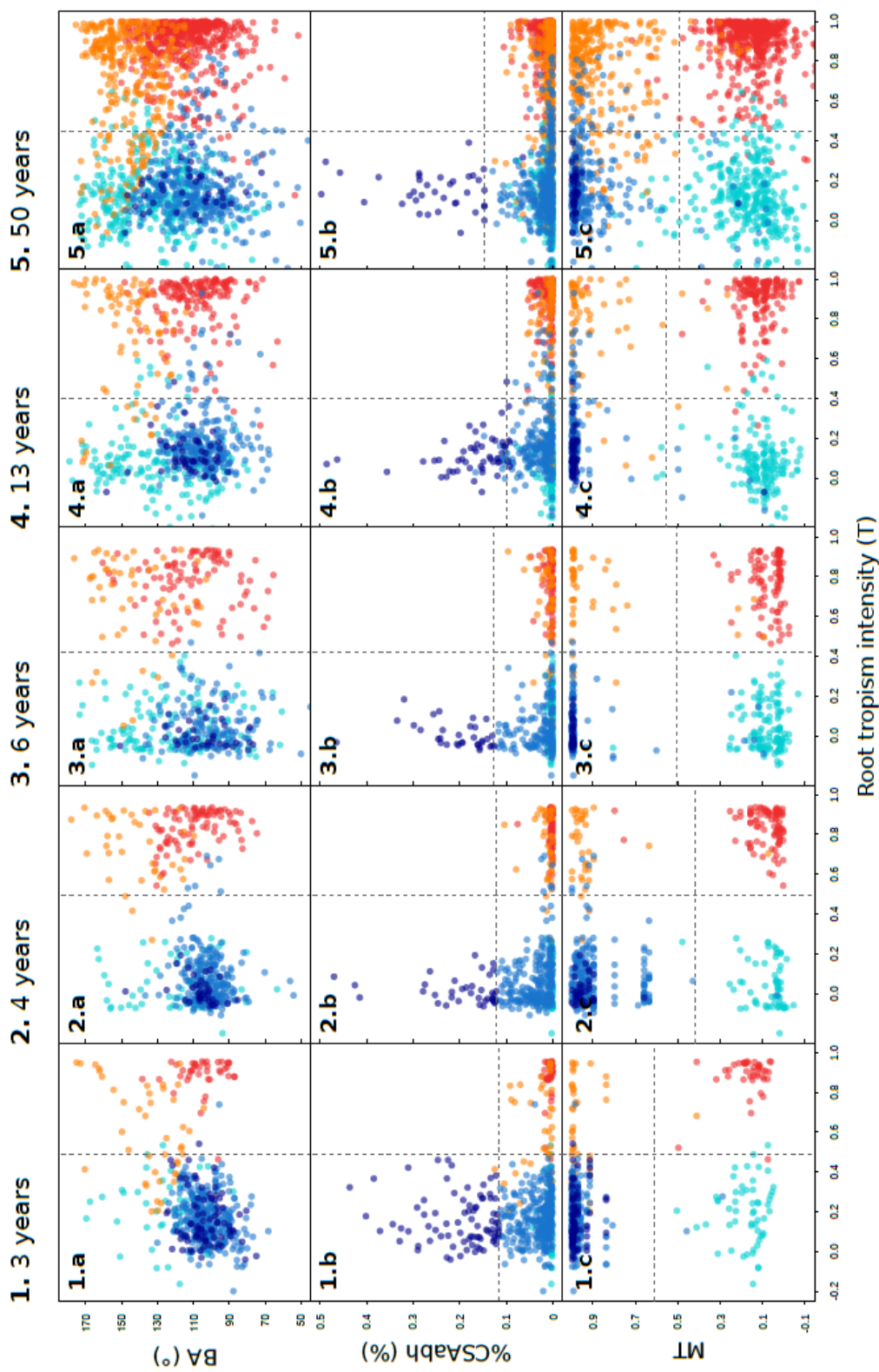


Fig. 20 Plot of tropism intensity (T) vs. (a) branching angle (BA), (b) basal cross sectional area at breast height (%CSAabh), (c) Mother root Tropism intensity (MT) for all the selected roots for clustering in the 5 datasets. Colors of dots as a function of 5 clusters computed from a k-means cluster analysis. The dashed lines represent the mean of 10th and 90th centiles for each classifier traits. Roots with T or MT larger than -0.25 were not represented.

Bilos50, the groups were not similar at all ages (not shown), thus we kept BA in the clustering.

The clustering discriminates three horizontal sets (mean T for all stages $\approx -0.15 \pm 0.16$; named H* hereafter; Fig. 21) and two vertical sets (mean T for all stages $\approx -0.83 \pm 0.20$; named V* hereafter; Fig. 21). Both categories were further split according to the tropism of their mother root tropism intensity (MT): horizontal roots on horizontal roots (Hh) (MT $\approx -0.14 \pm 0.14$) and vertical roots on vertical roots (Vv) (MT $\approx -0.94 \pm 0.13$; Fig. 21d). These had also both large branching angles (BA $\approx 128.0 \pm 23.6^\circ$ for Hh and $144.3 \pm 16.0^\circ$ for Vv; Fig. 21b). Vertical roots on horizontal roots (Vh) (MT $\approx -0.13 \pm 0.12$; Fig. 21d) had low branching angle (BA $\approx 111.6 \pm 18.0^\circ$; Fig. 21b). The horizontal roots branching from vertical roots (Hv) where additionally split according to their basal cross sectional area, separating the larger second-order roots (Hstump) (%CSAabh $\approx 0.21 \pm 0.09$; Fig. 21c), all branched from the stump (proximal

part of the first order root) (with MT $\approx -0.94 \pm 0.13$ and BA $\approx 103.5 \pm 15.3$; Fig. 21d and 21b) from the smaller horizontal roots branching from vertical roots (Hv) (%CSAabh $\approx 0.03 \pm 0.03$; Fig. 21c ; MT $\approx -0.97 \pm 0.10$ and BA $\approx 107.9 \pm 14.8^\circ$; Fig. 21d and 21b). A scheme of a *P. pinaster* root system with these groups is given in Fig. 22.

- **Variation of root group characteristics with age**

As highlighted by the cluster analysis, the five root groups defined by age had similar and strong differentiation patterns across all datasets. However, the multiple comparisons (ANOVA tests) yield significant differences between datasets for the four root traits in most of the root groups (Fig. 23). A small increase of the mean branching angle is observed with tree age (103.4 to 116.0, 102.4 to 106.3, 124.3 to 132.12 and 103.3 to 114.0° for Hstump, Hv, Hh and Vh at 3- to 50-year-old, respectively; Fig. 23b).

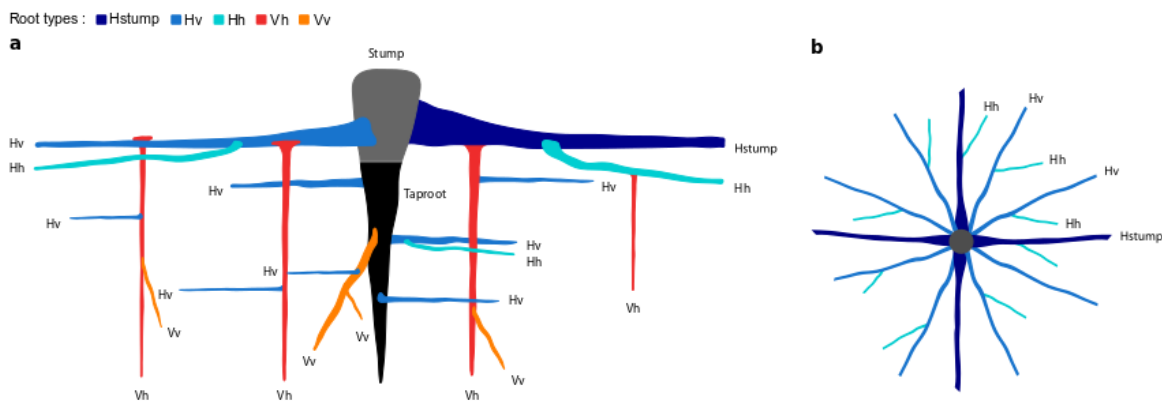


Fig. 22 Schematic representation of the maritime pine root system in (a) vertical and (b) horizontal views, with the different root groups and their characteristics (H* Horizontal roots, with Hstump horizontal roots branched on the stump with a large %CSAabh, Hv horizontal roots branched on a vertical root and Hh horizontal roots branched on a horizontal root; V* vertical roots, with Vh vertical roots branched on horizontal roots and Vv vertical roots branched on vertical roots). The first-order root consists of a stump (proximal part; grey) and a taproot (distal part; black).

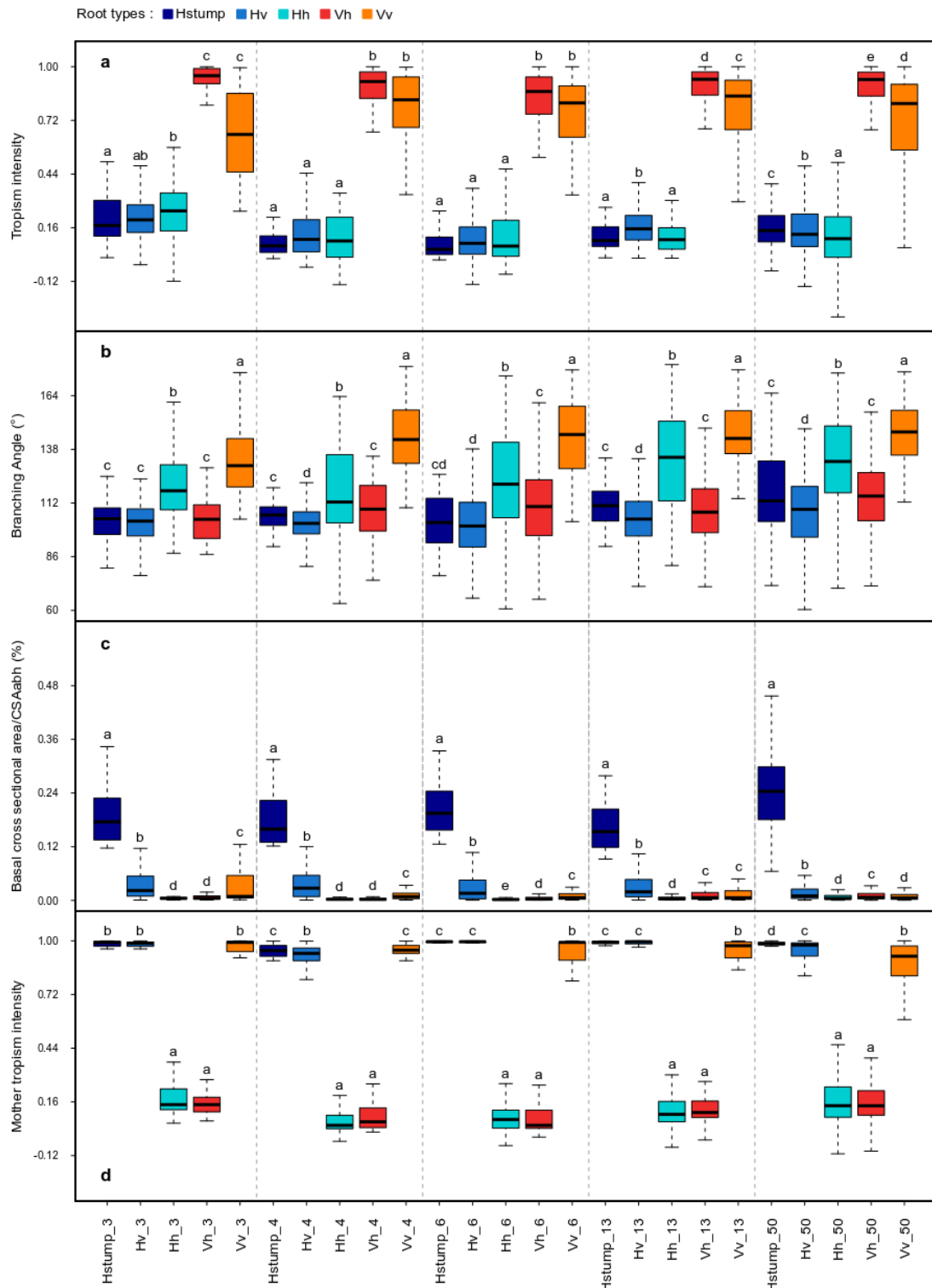


Fig. 21 Boxplots of the distribution of (a) Tropism intensity (T), (b) Branching Angle (BA), (c) basal cross sectional area divided by stem cross sectional area at breast height (%CSAabh) and (d) Mother root Tropism intensity (MT) of the five root groups yielded running the cluster analysis grouped by dataset age. Letters indicate significant differences among root groups (p -value < 0.05) within each dataset. Colors as a function of the root group. The thick horizontal lines in the boxplots represent median values. The horizontal box limits give the first and third quartiles. The horizontal thin lines are the 5th and 95th quantiles.

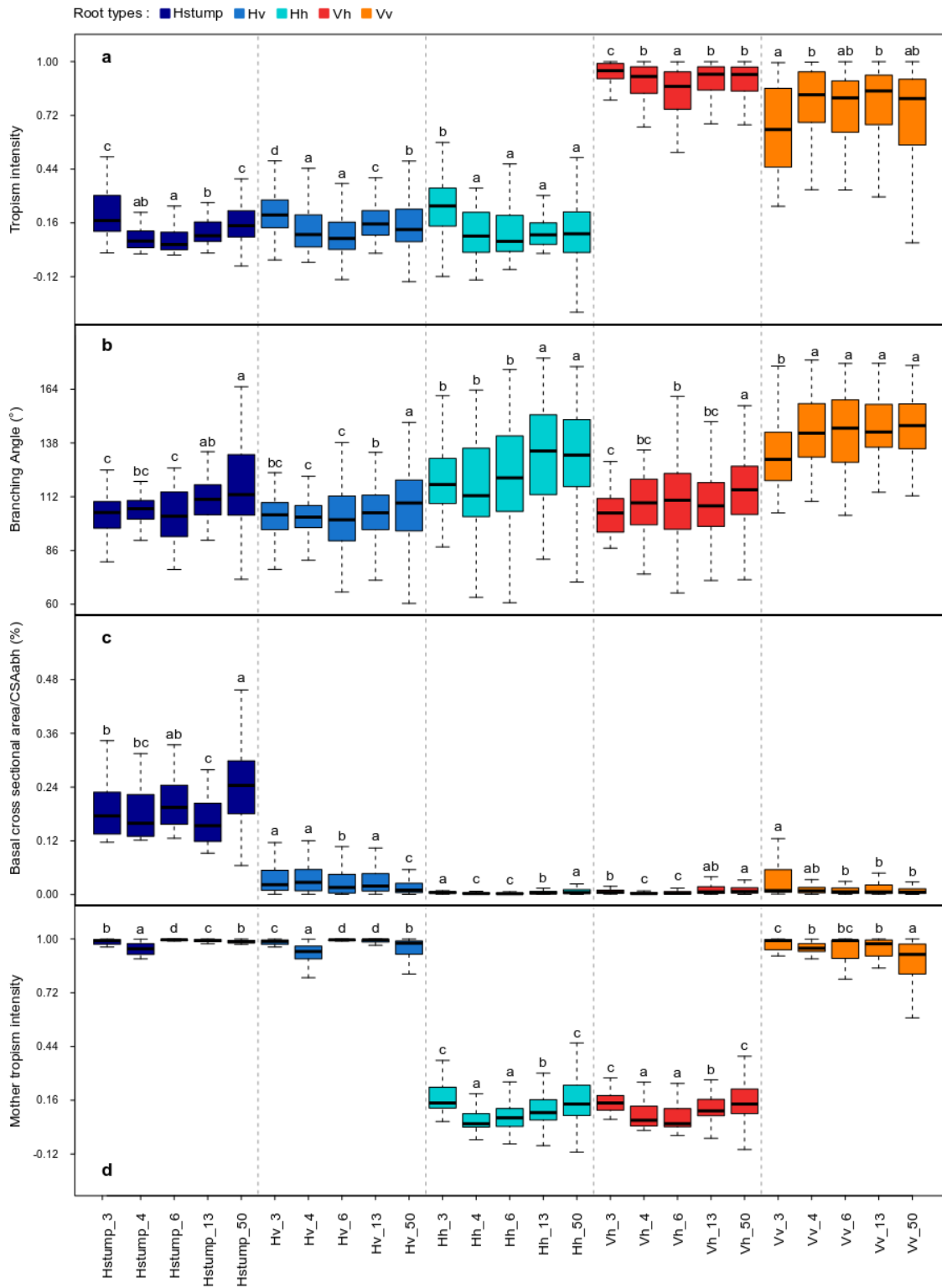


Fig. 23 Boxplots of the distribution of (a) tropism intensity (T), (b) branching angle (BA), (c) basal cross sectional area divided by stem cross sectional area at breast height (%CSAabh) and (d) mother root tropism intensity (MT) of the five root groups yielded running the cluster analysis grouped by root group. Letters indicate significant differences among developmental stages (p -value < 0.05) for each root types. Same layout than figure 4.

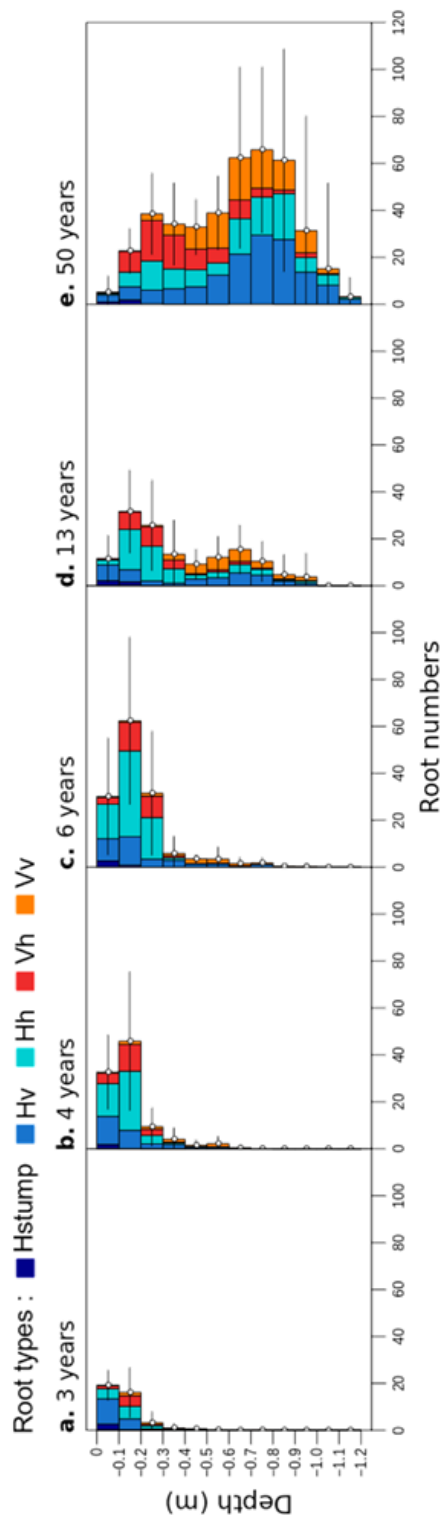


Fig. 25 Histogram of the number of root emergence by depth and by type in the 5 datasets. The error bar is the standard deviation for the total number of root emergences in the horizon.

Due to secondary growth, initial branching point and branch angle can be modified with root age. No other consistent age effect was observed between root groups.

2.3.2 Analyses of final Root types

As previously described, we computed limits for the three first traits in each dataset to define root types across the entire database and for all the lateral roots. The values of these limits were close to -0.5 for T, -0.5 for MT, and 0.1 for %CSAabh (Fig. 20 and Fig. 21). The percentage of selected roots which were not classified in the type corresponding to their group scored around 6% (Table 1). The final segmentation of all lateral root axes is shown in figure 24.

- **Root number and volume distribution as a function of depth**

The depth of root emergence is mainly concentrated in the 20 to 30 cm depth in the 3- to 6-year-old trees (Fig. 25a, 25b and 25c), mainly made up by horizontal roots. In the 13-year-old trees, it remains concentrated in the [-10,-20] cm stratum with 3 roots/cm depth (mainly horizontal roots) but in the intermediate depth roots has appeared at a frequency of 1.5 roots/cm depth, comprising more vertical roots (Fig. 25d). In the mature trees (13- and 50-year-old), most of the roots emerge in the [-0.6, -0.9] layer, due to the cemented horizon or the water table, mainly horizontal roots (Fig. 25d and 25e). It should be noted that in the saplings, all the Hstump roots emerge in the 1-10 cm depth horizon. In the mature trees, this root type emerges in the 10-20 cm depth horizon (Fig. 25d and 25e).

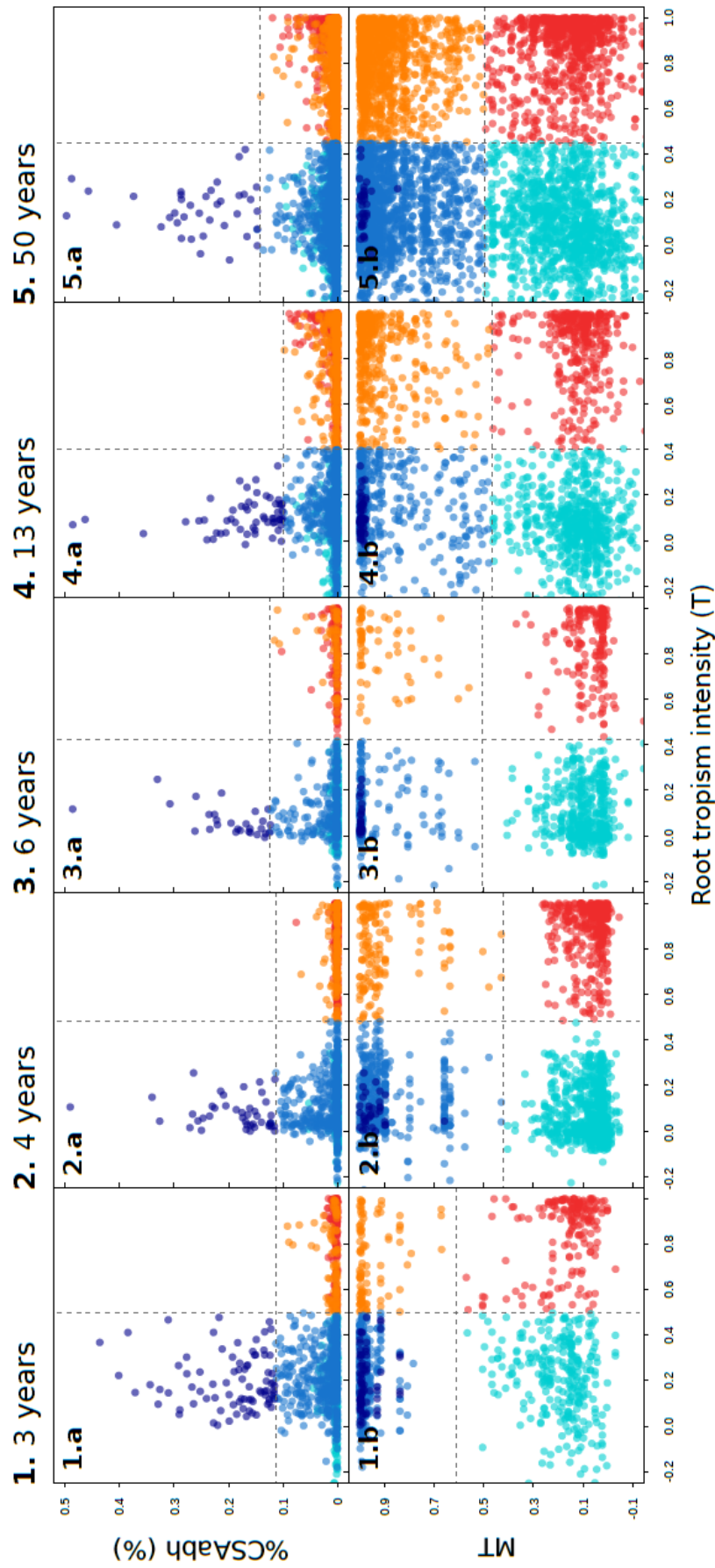


Fig. 24 Plot of tropism intensity vs. (a) basal cross sectional area divided by stem cross sectional area at breast height (%CSAabh), (b) mother root tropism intensity (MT) for all roots, except the replacement roots, in the 5 datasets. Colors of dots as a function of root type (same layout than Fig 4). The dashed lines are for the between type delimitations. Roots with T or MT larger than -0.25 were not represented.

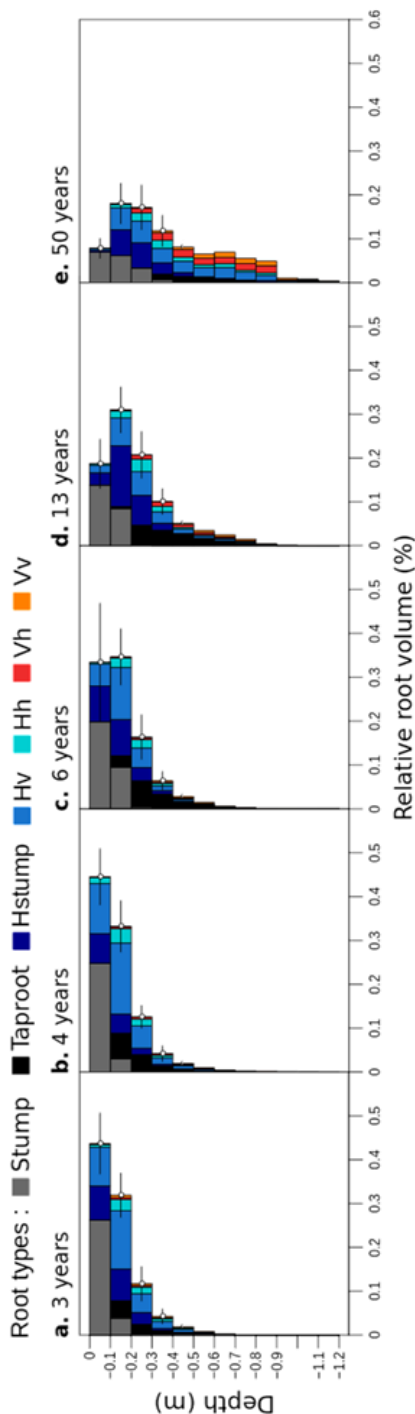


Fig. 26 Histogram of the proportion of root volume by depth and by type in the 5 datasets, including the first order root. The error bar is the standard deviation for the total root volume in the horizon. Volume computed by diving all segment in one cm long micro-segments according to Danjon et al. 2005.

In the three youngest datasets, the first order root forms a large part of the root volume (Fig. 26a, 26b and 26c), especially below 40 cm depth. Even at 13 years old, putting aside the taproot, the volume of vertical roots is very small, and is still small in the mature trees, except in deeper horizons (Fig. 26d and 26e). Horizontals on verticals (Hstump and Hv) dominate the lateral root volume. The few Hstump roots encompassed a large part of the shallow root volume.

- **Root type proportion carried by each root type**

The mean numbers of structural daughter roots per tree for all root types were low at 3-year-old (less than 8; Fig. 27), except for the first order root. A similar trend was observed at 4-year-old with few roots carried out by Hh (2.3 ± 2.2 ; Fig. 27b), Vh (1.2 ± 1.4 ; Fig. 27d) and Vv (1.6 ± 1.3 ; Fig. 27e) root types. The root systems at 6- and 13-year-old were characterized by few roots on vertical root types ($4.0 \pm 3.1 / 11.3 \pm 4.5$ and $3.0 \pm 1.7 / 12.4 \pm 5.7$ for Vh and Vv at 6- / 13-year-old; Fig. 27d and 27e). At all ages and for all horizontal root types (Hstump, Hv and Hh), the root type carried were mainly horizontal roots (e.g. 59, 73 and 80% of the roots carried by the Hstump, Hv and Hh were horizontal at 13-year-old, respectively; Fig. 27a, 27b and 27c). Vertical root types carried also mostly horizontal roots (e.g. 58% of the roots carried by Vh were horizontal at 50-year-old; Fig. 27e). However, vertical root type proportion seems to increase with tree age for horizontal root types (41/55, 27/39 and 20/40 % of Vh root type carried out by Hstump, Hv and Hh at 13- / 50-year-old, respectively; Fig. 27a, 27b and 27c)

- **Root type proportion by root branching order**

The mean number of second order roots per tree was quite similar across all ages (28.5 ± 7.6 ; Fig. 28a). In the same way, their share by type was similar during the tree development with low proportions of vertical roots Vv (5, 14, 14, 19 and 12% at 3-, 4-, 6-, 13- and 50-year-old, respectively; Fig. 28a) and large horizontal roots Hstump (13, 7, 11, 14, and 9% at 3-, 4-, 6-, 13- and 50-year-old, respectively; Fig. 28a) and a large proportion for small horizontal roots on vertical Hv (82, 79, 75, 67 and 78% at 3-, 4-, 6-, 13- and 50-year-old, respectively; Fig. 28a).

The mean number of third order roots per tree was smaller in 3-year-old trees (18.5 ± 12.4) compared to older ages (79.6 ± 35.7 ; Fig. 28b).

However, root type proportions at all developmental stages were similar, with mainly roots branching from the second order horizontal roots, i.e. Hh and Vh root types (70/26, 66/29, 65/26, 56/29 and 39/42% for Hh/Vh at 3-, 4-, 6-, 13- and 50-year-old, respectively; Fig. 28b), and a proportion of structural secondary sinkers Vh which increases with age.

The mean number of fourth and fifth order structural roots per tree at 3- and 4-year-old was very low ($2.8 \pm 4.2 / 0.1 \pm 0.2$ for the fourth / fifth branching order, respectively; Fig. 28c and 28d) and low at 6- and 13-year-old ($26.3 \pm 20.2 / 7.3 \pm 8.4$ for the fourth/fifth branching order, respectively; Fig. 28c and 28d).

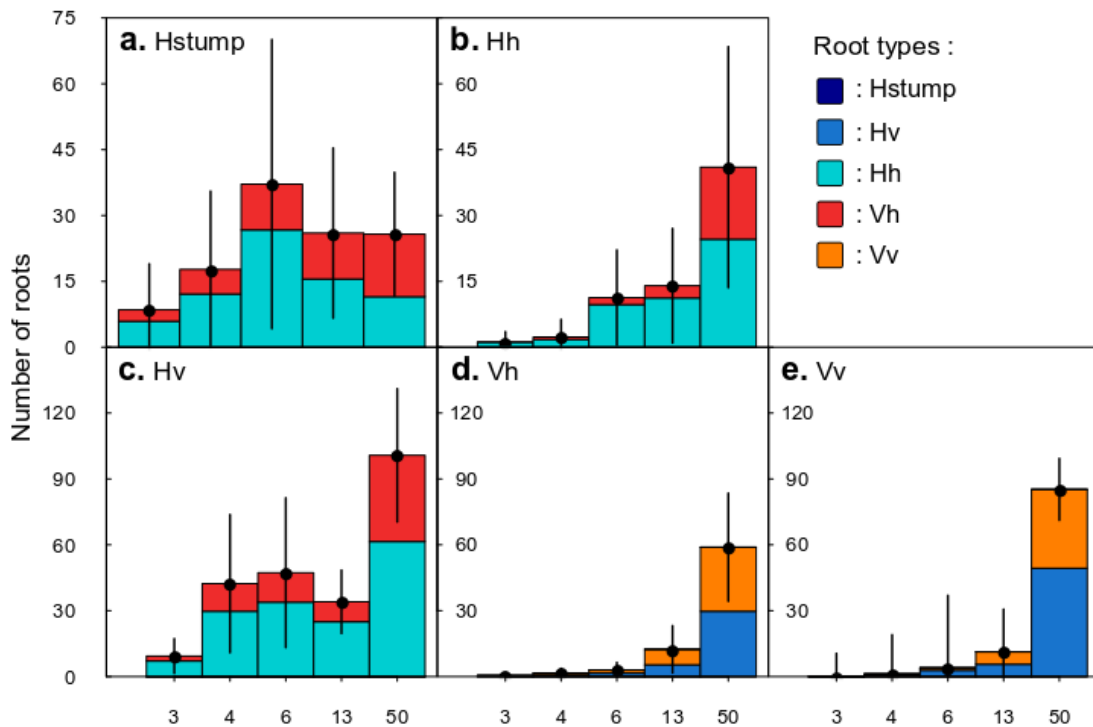


Fig. 27 Mean number of roots per tree carried by (a) Hstump, (b) Hv, (c) Hh, (d) Vv and (e) Vh root types in the five datasets. Each bar is split according to the root type number carried, see color code in the caption. For each root type, the standard deviation range is represented by vertical lines.

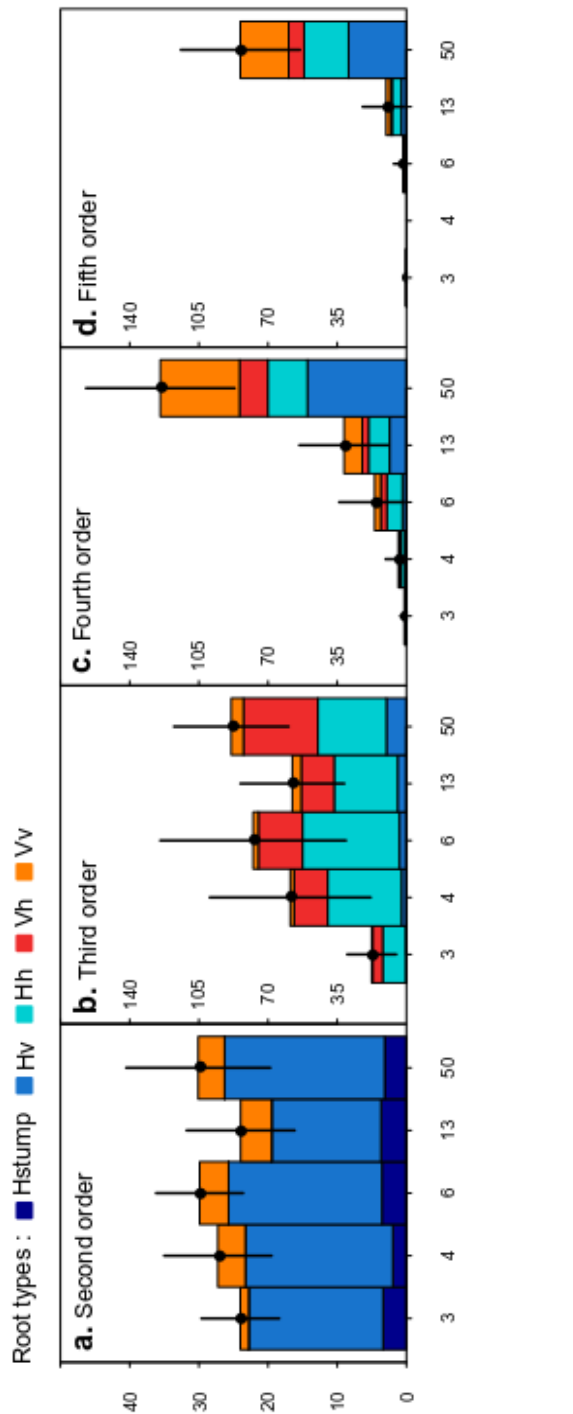


Fig. 28 Histograms of mean number of roots per tree and by type for the (a) second, (b) third, (c) fourth and (d) fifth branching order for the five datasets. Each bar is split by type using specific colors. For each root type, the standard deviation range is represented by vertical lines (same layout than Fig 4).

However, in 50-year-old root systems the number of fourth and fifth order roots was large ($143.1 \pm 37.5 / 97.1 \pm 30.1$ for the fourth/fifth branching order, respectively; Fig. 28c and 28d), characterized by more horizontal (41/35 and 15/27% for Hv and Hh of fourth / fifth branching order, respectively; Fig. 28c and 28d) than vertical (11/9 and 32/28% for Vh and Vv of fourth / fifth branching order, respectively; Fig. 28c and 28d) root type proportions.

- **Time trends in root type proportions (PCA analysis)**

The root type proportion by branching order for each tree in the dataset was computed and its variability examined using a principal component analysis (PCA) to assess root system architecture variability. On the graph of the first two components of the PCA (PC1 and PC2), which explained 48% of the variance (Fig.29), PC1 mainly accounts for the tree size with younger trees grouped toward negative values and older trees grouped toward positive values (Fig. 29a and 29b). PC1 was mainly associated with a large proportion of higher order roots which goes with a lower proportion of lower order roots (Fig. 29a and 29b; Table 1). Large loadings for PC2 were mainly associated with a large proportion of second and third order Vv roots. Root systems with negative loadings for PC2 were shallower (e.g. 10_50 and 8_13 tree; Fig. 30b and 30d). The 3-, 4-, 6- and 50-year-old show low intra-age variations along the PC2 and each developmental stage was characterized by compact point distribution. Consequently, these developmental stages present low variation of root number distribution at each age.

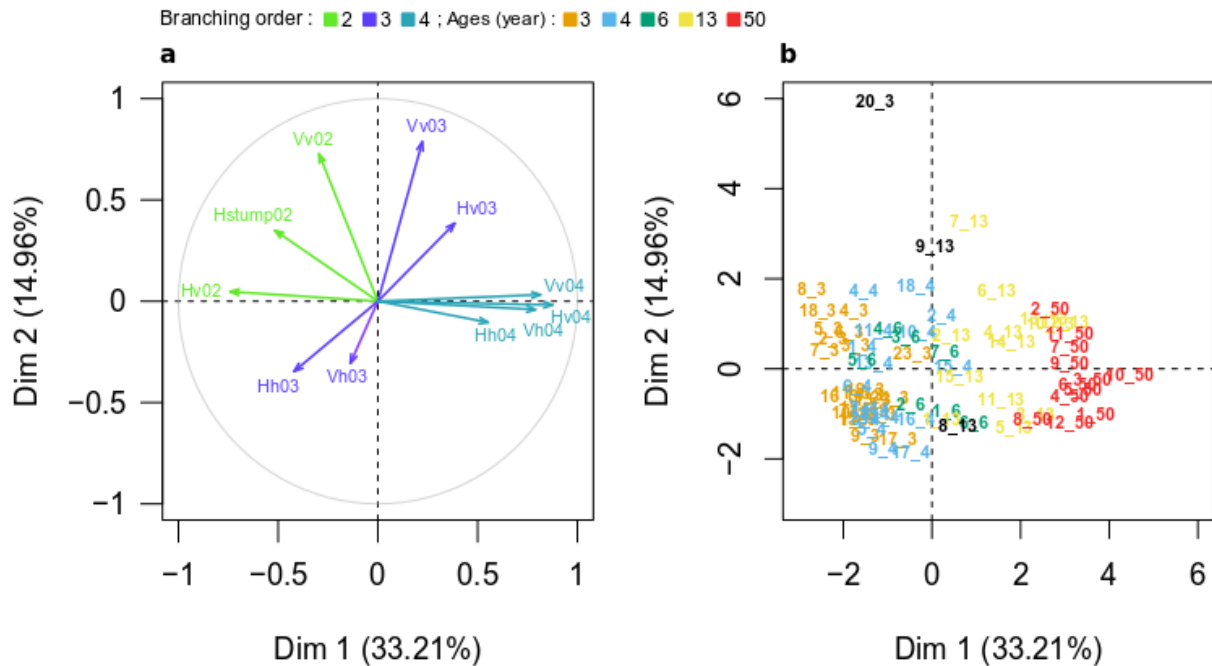


Fig. 29 Biplots generated from principal component analysis (PCA) of 70 trees using the proportion of roots by root class and by branching order: Hstump (HstumpO2), Hv (HvO2, HvO3 and HvO4), Hh (HhO3 and HhO4), Vv (VvO2, VvO3 and VvO4) and Vh (VhO3 and VhO4) proportion of second, third and fourth branching order, respectively. The green, purple and blue arrows correspond to the second, third and fourth branching order variables, respectively. The orange, blue, green, yellow and red points correspond to the 3-, 4-, 6-, 13- and 50-year-old trees, respectively. The 3- and 13-year-old trees 20_3, 8_13 and 9_13 are represented in black for better visualization.

2.4 Discussion

2.4.1 Phenotyping root system

Selection of desirable traits for rooting is increasingly needed with depletion of world phosphorus and local drier climate. Therefore, the largest efforts in root studies are now devoted to high throughput phenotyping for agronomic properties in crop plants (e.g. Lynch 2007; Tai et al. 2016). However, often only global traits are considered, and the differentiation in root types is rarely taken into account (Passot et al. 2018). We must concede that the high structuring of monocotyledonous crop plants like *Zea* or *Triticum* (Tai et al. 2016 ; Watt et al. 2008) do not require a

quantitative definition of root types, unless a classification of the laterals, which have at best been classified by branching order or by their anatomy (Watt et al. 2008) is needed. Moreover, in monocot species, mature plants are dominated by secondary shoot-borne root system (Zobel and Waisel 2010). However, even in monocot seedlings, a quantitative classification of lateral roots branching from the primary root could be made as Passot et al. (2018) on the basis of their growth rate. They even assessed the variation of distribution of these types resulting from shading or from a mutation. Conversely, in dicots the main root

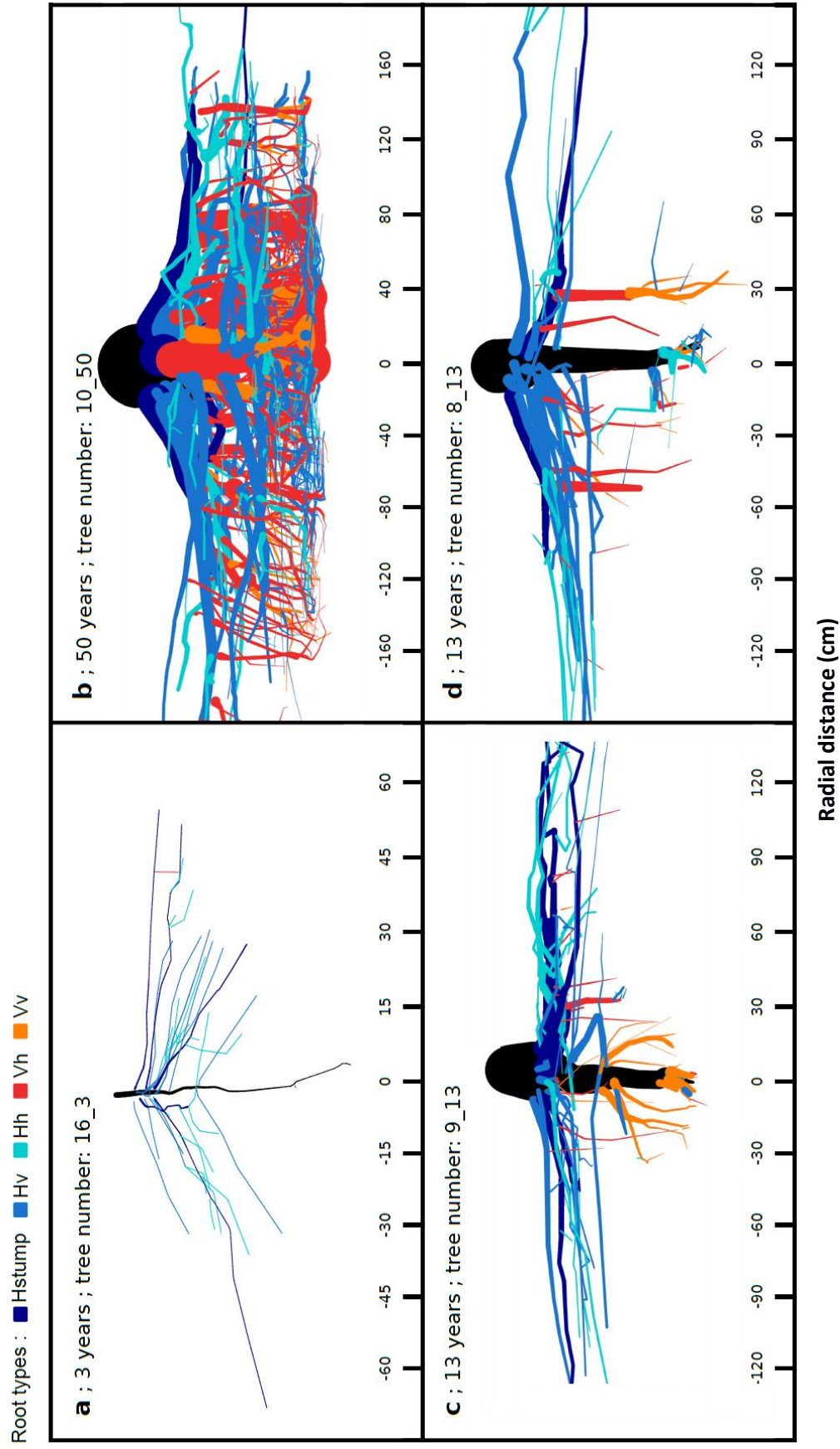


Fig. 30 Examples of root systems and associated root types at (a) one (c and d) thirteen, and (b) fifty years with all classified roots at each stage. The first-order root is represented in black.

system has generally already grown at seedling stage (Zhao et al. 2017) and has a structure resembling to that of *P. Pinaster*. It could thus benefit from a quantitative objective classification of differentiation.

Another aspect of phenotyping is that crops are often measured a few days after germination, in 2D, in small containers filled with a medium differing highly from a field or forest soil. Thus, there is a need to correlate juvenile with mature architecture to define the traits which will be used for selection in juvenile high throughput phenotyping (Singh et al. 2010; Colombi et al. 2015). Field phenotyping of large mature crop plants (Colombi et al. 2015) are then confronted to the same problem than we had on younger trees, as most roots are not self-supporting, they lose more or less their geometry when uprooted. Despite this difficulty, field phenotyping in large plants was actually done mainly on global characteristics (Colombi et al. 2015) but in could surely also benefit from a quantitative classification of roots. Especially if the link between juvenile and mature root architecture is made using an architectural model like Zhao et al. (2017).

High throughput phenotyping for anchorage could also be considered for forest trees. But several characteristics can provide a good anchorage, and they vary with tree size (in *P. Pinaster*: Danjon et al. 2005; Danquechin Dorval et al. 2016).

2.4.2 Cluster analysis and number of root types

Our approach is motivated by the increasing need to get information about root type

diversity and functioning in several fundamental and applied research disciplines. Zobel (2011) mentioned that an inappropriate classification of roots can compromise the result of a study. Here we suggest a data-defined procedure for morphological root type clustering and exemplify the approach with a chronosequence of excavated *P. pinaster* root systems.

According to Bodner et al. (2013), the geometry of individual roots was much less assessed so far than for example biomass, topology or physiological characters. However, to study the anchorage function, information on the geometry is required (Danquechin Dorval et al. 2016 ; Yang et al. 2017). Root geometry, including branching angles and tropisms is also considered as a key driver of water and nutrient capture and anchorage capacity in crop plants (Giehl and von Wiren 2014). Even if the geometry of the structures was not measured with the same precision, we were able to work with the same type of measurements in all datasets, and the four root traits used as input to the cluster analysis were chosen on this basis.

Unexpectedly, the clustering procedure yielded a similar number of clusters at all five ages, probably because the corresponding classes correspond to a typical differentiation pattern of the species and have a biological meaning. However, the sensitivity of clustering to input variables can be high: while only a smaller proportion of the variance of branching angle (BA) is explained by our clustering, removing this variable from the procedure obscured the classification. BA may have a sort of stabilizing effect, increasing the weight of the mother root tropism intensity (MT) in the analysis.

The narrowest distribution of top ratings of validity indices was observed in the 50-year-old dataset where the number of selected roots is the largest (1564 roots for 12 trees; Table 1). The proportion of roots taken for the clustering analysis could appear as low. However, the way to exclude roots (broken or finer roots) seems efficient for the first step of root classification. Similar shortcomings can even arise in a typology on very young root system (13-day-old in *Zea* root systems) where 1/3 of the roots were also excluded from analysis for technical reasons (Passot et al. 2018).

The corresponding root types had similar properties across all datasets. The main reason for that is certainly that in *P. pinaster*, adventitious rooting or retarded branching is rarely observed (Burbidge 1936) and each root type is already established in 3-year-old trees. Another reason is that for a given root, except %CSAabh, the used root traits are not likely to change with age, because root geometry is immobilized by the soil unlike the aerial part where the geometry changes with time. Thus a root is likely to keep the same type over the life cycle. The last reason is that *P. pinaster* shows a large differentiation between root types for tropism and from there also a certain differentiation in branching angle. The architectural scheme of *P. Pinaster* seems fairly stable.

The differentiation is variable from one trait to another and from one dataset to another, partly because the root involved are not the same: for example for MT, in 3-year-old trees, mother roots are either the taproot or shallow second order root which tropism is highly different, thus clustering explains 96% of variability in MT. In mature trees, mother roots can be all

sorts of roots, differentiation is weaker but clustering still explains 86% of the variability for MT. As above mentioned, the roots included in a group are not the same in all datasets. Despite the significant but small differences in means from one age to another, all the roots of one type can nevertheless be considered to belong roughly the same class of roots across the database, ought to the large intergroup differences. Thus the number of structural root types can be kept to a minimum as a basis for modelling. It is compulsory because root system modelling requires parsimony in the number of root types. In RootTyp (Pagès et al. 2004), 13 parameters must be set per root type. With our 6 root types, it thus already requires the setting of 78 parameter values.

The number of root types identified in *P. pinaster* root systems is relatively low compared to the root classification set by Danjon et al. (2005) (9 root types) for the same species and the typologies defined by Jourdan and Rey (1997) for oil palm (*Elaeis guineensis*) (8 root types) or Pages et al. (1995) for *Hevea brasiliensis* (8 root types). However, these last typologies are mainly based on the branching order and include some subclasses for tropism (horizontal or vertical) or depth of emergence (shallow or deep). These classifications could also include non-woody roots that are not taken into account in our analysis. The 9 root type classification of Danjon et al (2005) was defined to study the relationships between root architecture and wind firmness. They included a category of "oblique root" and also classified the roots according to three depth of emergence ranges (shallow, intermediate and deep). Moreover, the shallow horizontal roots are delimited in

two zones based on radial distances from the stump or diameter tapering: the zone of rapid taper (ZRT). Two class of sinkers were defined, sinkers below the ZRT and sinkers beyond ZRT. These sub-categories were defined because the mechanical contribution to wind firmness depends from the position of the roots in the soil profile and from the distance to the stump (Coutts et al. 1999; Danquechin Dorval et al. 2016; Yang et al. 2017).

2.4.3 Root types identified are in accordance with literature

The Hstump root number is stable and low (3.0 ± 0.8 Hstump roots by tree, Fig. 28) through the chronosequence. It is similar to the proportion observed by Coutts (1983a) for Sitka spruce (5.3 ± 0.4 prominent lateral roots by tree). Coutts and Lewis (1983) suggest that this remarkable stability in size differentiation of shallow root branching from the stump has a genetic origin, is acquired early in the tree's life (2-3 years) and constituted the main structural root system. The consistency with age of this differentiation could be assessed by ring surface measurements in mature trees (Coutts 1983b). From 6-year-old, Hstump made up nearly half the biomass of lateral roots in shallow horizons, having a distinctly larger radial growth rate than the other shallow second order roots. Similar large roots, termed “major woody roots” (Coutts 1983b), and uneven secondary growth in horizontal roots branching from the stump have been observed for several conifer species (*Tsuga heterophylla*, *Thuja plicata* and *Pseudotsuga menziesii* by Eis 1974; *Pinus resinosa* by Fayle 1975 and *Picea sitchensis* by Coutts and Lewis 1983). The position in the root system and the local environment contributes to determine the

vigour of an individual root and could explain this particular root type (Coutts 1983b). 50-year-old *P. pinaster* trees, the largest shallow root branching from the stump was located leeward in 21/24 trees, in the 3 remaining trees the large leeward root was only the second largest root (Danjon et al. 2005). Most of these trees had grown from the oversized leeward root a sort of chuck resting on the cemented horizon and improving wind firmness. Flexural stiffness of a root is a function of the 4th power of the diameter, an oversized root is therefore much more rigid than several medium size roots (Coutts et al. 1999). Growing few oversized shallow roots is probably a mean to improve the rigidity of the ZRT which is a main component of stability both in saplings (Danquechin Dorval et al. 2016) than in mature trees (Coutts et al. 1999; Danjon et al. 2005). It may be the reason why this differentiation in size was recorded at all ages in our database.

All these root types (Hstump, Hv, Hh, Vh and Vv) have already been described visually for *P. pinaster* (Burbidge 1936; Danjon et al. 2005) or for other conifer species (e.g. *Pinus resinosa* by Fayle 1975; *Pinus* species by Strong and Roi 1983; *Pinus sylvestris* by Laitakari 1929; *Picea sitchensis* by Coutts and Lewis 1983; *Pinus ponderosa* by Curtis 1964; *Pinus rigida* by McQuilkin 1935; *Pinus strobus* by Brown and Lacate 1961; *Pinus contorta* by Horton 1958; *Pinus palustris* by Heyward 1933; *Tsuga heterophylla*, *Thuja plicata* and *Pseudotsuga menziesii* by Eis 1974 and *Picea abies* by Puhe 2003). Our methodology is therefore likely to provide a similar quantitative analysis of root differentiation in all these species. Among the 22 temperate forest tree species examined by

Köstler et al. (1968), 13 grow heart root systems at intermediate and mature stage are observed. In this type of root system architecture, the distribution of tropism intensity could be fairly continuous, and thus differentiation low. It may then be more difficult to define distinct root types. *P. pinaster* shows a large plasticity to soil depth, keeping the same root types, but modifying their distribution, branching rate or secondary growth (Danjon et al. 2005). It is the same for acclimation to strong winds (Danjon et al. 2005; Danquechin Dorval et al. 2016).

2.4.4 Age effect on root type proportion distribution

The root type proportions and their evolution during tree development are poorly documented in literature. The influence of these proportions in functional processes is even less explored. Our assessment depicts the ontogeny of root architecture in *P. pinaster* quantitatively.

The second order root number does not vary during tree development. It is likely that most of the taproots have ceased their longitudinal growth from 3-year-old, having attained either the water table or the cemented horizon. As mortality of structural roots was very rarely observed in the trees from the database, it confirms that adventitious rooting or retarded branching is uncommon in *P. pinaster* root systems (Burbidge 1936; Stokes et al. 1995; Danjon et al. 1999). According to the architectural scheme of *P. pinaster* (Danjon et al. 2005), in the three youngest datasets, the lateral roots emerge mainly in the top horizons from the stump or shallow second order roots as illustrated in [figure 25](#). Additionally, the root system architecture of *P. pinaster* is well

adapted to sandy podzols and favours exploration of large areas of shallow horizons of soil rather than exploitation of the soil in the vicinity of the stump. A large source of variation of root type proportion originates in the variability of soil profiles and consequently in the corresponding phenotypic plasticity of the root system.

The framework of structural root was completed at least at 3-year-old (2 cm collar diameter) for the second order roots and at 4-year-old (3.5 cm collar diameter) for the third order roots, except for the secondary sinkers. At 50-year-old, we could mainly observe a doubling of the number of structural secondary vertical roots when compared to the younger datasets, which were probably already there in younger trees but not as structural roots. These Vh roots forms the vertical bars of the root cage imprisoning the soil of the root-soil plate and are named secondary sinkers by Danjon et al. (2005). Conversely, the number of fourth and fifth order root still increased considerably between 13- and 50-year-old. It means that the topology and geometry of what will become the main framework of central part of the root system of a mature tree could be assessed as soon as the trees reach 3.5 cm collar diameter, provided that finer secondary sinkers are at least counted.

After 3 years, the main effect of ageing is branching in orders higher than 3 as described by Atger and Edelin (1994; [Table 1](#)). These higher order roots are mainly roots branching from Vh, mostly deep root proliferation due either to die-back of roots due to the summer water table (Nicoll and Coutts 1998) or to the cemented horizon (Bakker et al. 2006).

Our root systems show a larger proportion of horizontal roots at each developmental stage

for each branching orders and for all root types. Only the mature trees have a substantial number of vertical roots, originating at all depths, but their relative volume remains still low. The first 25 cm depth are characterized by organic matter, termed organic top horizons by Bakker et al. (2006). This author showed for maritime pine that fine root density was highest in organic top layers where most of plant-available minerals were located. Shallow roots are likely to contribute more to plant productivity than deeper roots Korndörfer et al. (2008). In our datasets, these roots can be too thin to be measured or were lost during uprooting. They can enter the category of measured roots (structural roots) with diameter increase as tree grows older.

2.4.5 Root architecture and anchorage

In seeded *P. pinaster*, the proportion of oblique roots (Danjon et al. 2013a) is too low to form a group. We thus proved that seeded *P. pinaster* definitely do not grow "heart root systems" (Köstler et al. 1968) in sandy soils. Indeed, whatever the regeneration type (direct seeding, or artificial regeneration with cuttings or potted plants) or provenances from over the whole area of origin of the species (Danjon et al. 2009; Danquechin Dorval 2015), *P. pinaster* grow a low volume of oblique roots. Even if, for example, the proportion of oblique root volume seems to be slightly larger in cuttings compared to planted seedlings (Khuder et al. 2007).

When the tropism of a root is the same than that of its mother root, the branching angle is wide (Hh and Vv root types), and when it is different (Hstump, Hv and Vh root types), the branching angle tends to be narrow. It means that for Hstump, Hv, Vh, and Vv in the first 10

cm of growth, roots already follow a direction corresponding to their tropism. In other word, the tropism is set at emergence of the root. Conversely, the branching angle of Hh is not related to geometrical constraints trough the timing of tropism and had generally a larger variability than in the other root types. BA in Hh was fairly wide, averaging around 125° and is probably optimal for functional reasons. It could be a way to better explore the soil for water and nutriment (Bonser et al. 1996; Liao et al. 2001). Moreover, using numerical simulation, Dupuy et al. (2005a) found that a wider BA (up to 150°) provide a better resistance to pull-out than a narrower BA (90°).

From 4-year-old, a second order root could branch on average in two to three third order structural roots and the Hstump roots averaged 8 branches (Fig. 27). Shallow horizontal roots are finally poorly branched, which could be an adaptation to maintain a large flexural stiffness in the central part of the root system (Nielsen 1990).

In larger trees, shallow roots are the main element of the cage that imprison soil and prevent uprooting (Danjon et al. 2005), provided they are stiff. It explains that shallow roots are still a large part of the root volume in mature trees. The cemented horizon constrains roots to a horizontal direction. These two soil effects influence the proportion of horizontal roots in maritime pine root system and explain this horizontal dominance. However, another striking trend of ageing is the deepening of the central part of the root system, both with the proliferation of deep roots and also by diameter increase of the vertical bars of the cage and of intermediate depth and deep horizontal roots. The deepening of root volume

is certainly mainly a mean to reinforce the cage trapping the soil (Danjon et al. 2005).

2.5 Conclusions and perspectives

Beside the differentiation in morphological types (Zobel and Waisel 2011), for the descendant volume (Danjon et al. 2013b), for the growth rate (Passot et al. 2018), the present framework is an additional way to improve root research by quantifying the differentiation and variability in root system and by offering an objective way to define root types, which is a key feature for their functioning.

Thanks to our typology, we could characterize the time-trends in the *P. pinaster* root system structure, and highlight some features likely to improve anchorage along the tree's life. Passot et al. (2018) checked in which way genetic and environmental variations influences their classification of root classes and modify the distribution by class. In the present analysis, we used only direct seeded trees from the local provenance grown in sandy spodosols. Our clustering framework could now be used to assess the variation of differentiation through e.g. planting, vegetative reproduction, breeding, soil preparation, soil type revealing environmental plasticity, natural or human selection for certain root traits. However, it is likely that our root typology could be largely used unaltered *P. pinaster* because the architectural scheme, and thus the differentiation seem stable in this species, at least on sandy soils. The versatility of a typology actually depends from plasticity and genetic variability of traits used as input for the classification and from the database and the available number of root axes

Chapter 3. Modelling root system development for anchorage of forest trees up to the mature stage, including acclimation to soil constraints: the case of *Pinus pinaster*

Résumé

La mise en place du système racinaire au cours du développement de la plante est un processus complexe où plusieurs types racinaires vont se mettre en place selon une topologie spécifique. Ce schéma peut être modifié en réponse aux variations abiotiques qui conduisent la plante à s'acclimater en réponse aux signaux environnementaux. L'utilisation d'un modèle de croissance racinaire permet de synthétiser les processus biologiques impliqués dans le développement du système racinaire et les interactions avec son environnement.

En se basant sur la typologie définie précédemment (**chapitre 2**) nous avons modélisé la mise en place du système racinaire d'un arbre jusqu'au stade adulte (50 ans) par l'intermédiaire d'un modèle architectural (RootTyp ; Pagès et al. 2004). Treize paramètres pour chaque type racinaire ont été estimés par l'intermédiaire de la base de données, d'informations issues de la littérature et d'une procédure d'optimisation. Le modèle RootTyp avait jusqu'à présent été appliqué à des systèmes racinaires relativement simples (plantes annuelles ou jeunes arbres). Une modélisation réaliste de la mise en place du système racinaire de l'arbre jusqu'à 50 ans n'a pu être obtenue qu'en implémentant au modèle RootTyp de nouveaux processus biologiques : la diminution de la ramification avec la croissance de la racine et la diminution de la vigueur des racines avec l'ordre de ramification. L'évaluation du modèle a été réalisée sur des variables globales et spécifiques. Les systèmes racinaires de la base de données présentent des diamètres plus importants à proximité de la souche par rapport aux systèmes racinaires simulés. Ce biais systématique est principalement attribué à la modélisation de la croissance secondaire du modèle RootTyp qui ne tient pas compte actuellement de l'acclimatation au vent des racines. Dans le modèle, la croissance est déterminée par les processus de ramification des racines en supposant une conservation des surfaces en section au niveau des points de ramification et des diamètres de méristèmes.

Les altérations de croissance dues à la présence d'un horizon induré ont été simulées par le module de sol du modèle RootTyp.

Publication in preparation

Modelling root system development for anchorage of forest trees up to the mature stage, including acclimation to soil constraints: the case of *Pinus pinaster*

Clément Saint Cast^{1,2}, Céline Meredieu³, Pauline Défossez², Loïc Pagès⁴, Frédéric Danjon¹

1 BIOGECO, INRA, Université de Bordeaux, 33610 Cestas, France

2 ISPA, INRA, Bordeaux Sciences Agro, 33140 Villenave d'Ornon, France

3 UEFP, INRA, 33610 Cestas, France

4 PSH, INRA, 84914 Avignon, France

ABSTRACT

Aims: A reliable root architectural model is required to study anchorage of trees from seeds to the mature stage.

Methods: We calibrated the existing RootTyp model for *Pinus pinaster*. For each of the seven root types defined by their tropism, branching angle and size, we determined their parameter values with data from 92 excavated root systems of various ages. Additionally, we estimated several growth parameters using the literature and an optimization method. We validated the model using 22 additional root systems.

Results: Branching varied as a function of distance from the root base, and growth capacity decreased with branching order. These damping properties had to be implemented in the model to yield realistic outputs up to the mature stage. Nevertheless, the root volumes of simulated root systems were generally overestimated. This was certainly due to root growth plasticity to the prevailing wind, an acclimation facet not taken into account at this calibration step. Growth alterations due to soil constraints were reproduced using the calibrated soil module.

Conclusions: Root architecture of large-size and long-living plants can be appropriately modelled with a generic model such as RootTyp provided that damping of growth is taken into account for modelling beyond the juvenile phase.

KEYWORDS

Root architectural model - Model calibration - *Pinus pinaster* – Root-soil interactions – Model evaluation - Tree anchorage

ABBREVIATIONS

A_{trans} : transition Age (RootTyp parameter, see Table 3)

BA: Branching Angle (RootTyp parameter, see Table 3)

CSA: Cross-Sectional Area of root segment

D: root apical Diameter (RootTyp parameter, see Table 3)

GR_{init} : initial Growth Rate (RootTyp parameter, see Table 3)

Hh: Horizontal roots on horizontal roots (Name of root type)

Hstump: Horizontal roots branched on the stump (Name of root type)

Hvh: Horizontal roots branching from vertical or horizontal roots (Name of root type)

IBD: Inter-Branch Distance (RootTyp parameter, see Table 3)

IT: Indicator of Tropism type (RootTyp parameter, see Table 3)

L_{max} : asymptotic length (RootTyp parameter, see Table 3)

MBIAS: Mean of BIAS (model evaluation criteria, see Table 2)

MEF: Model Efficiency (model evaluation criteria, see Table 2)

PR_{typ} : Proportion of Root types (RootTyp parameter, see Table 3)

P_{trans} : transition Probability (RootTyp parameter, see Table 3)

RG: Radial Growth parameter (RootTyp parameter, see Table 3)

RI: tapering-by-branching coefficient

RMSE: Root Mean Squared Error (model evaluation criteria, see Table 2)

RMSEn: normalised Root Mean Squared Error (model evaluation criteria, see Table 2)

SoilBranch: alteration of root inter-branch distance (IBD) by the soil (Soil module parameter, see Table 4)

SoilCont: alteration of growth direction by the soil (Soil module parameter, see Table 4)

SoilGrowth: alteration of root elongation by the soil (Soil module parameter, see Table 4)

SoilInt: intensity of alteration of growth direction by the soil (Soil module parameter, see Table 4)

SRL: Specific Root Length, ratio of root length to root volume

S_{trans}: transition direction (RootTyp parameter, see Table 3)

T: Tropism intensity (RootTyp parameter, see Table 3)

TN: Time of Necrosis (RootTyp parameter, see Table 3)

Vh: Vertical roots on horizontal roots (Name of root type)

Vv: vertical roots on vertical roots (Name of root type)

3.1 Introduction

Anchorage is one of the primary functions of the root system to guarantee plant survival. This is particularly true for forest trees whose height and long life time make them particularly vulnerable to strong winds: storms cause more than 50% of primary damage to European forests (Schelhaas 2003). Understanding the processes that underlie tree anchorage is a prime target for controlling tree stability and decreasing wind-related risks in forests. The causal factors associated with tree anchorage change as trees grow. For instance, anchorage failure in juvenile trees results in toppling (stem leaning), while in mature forests strong winds can cause damage in the form of uprooting (Coutts 1983a; Moore et al. 2008).

In trees, anchorage biomechanics is mainly governed by the 3D architecture of the root system: the mechanical resistance of the root system in the soil mostly depends on coarse root geometry and spatial distribution (e.g. the circular distribution of shallow roots as a function of the slope or the wind direction; Coutts et al. 1999; Danjon et al. 2005; Nicoll et al. 1995). The mechanical strength of the root wood and the precise characteristics of the surrounding soil are thought to be of secondary importance (Ennos 1993; Yang et al. 2018). Coarse roots can be classified as a function of their key roles in tree stability, e.g. stump, taproot, shallow and sinker roots (Coutts 1983a, 1986; Coutts et al. 1999; Crook and Ennos 1996; Danjon et al. 2005; Ennos 1993; Ray and Nicoll 1998; Yang et al. 2017). For each root category, the main factors that determine the biomechanics of the root systems are root number, root diameter, root radial distance, and root volume (Danquechin Dorval et al. 2016; Nicoll and Ray 1996)

The development of the root system architecture is firstly driven by the genetic potential of the species (Lynch 2007), but it is also plastic to allow plants to respond to their environment (Malamy 2005). The contribution of the different types of coarse roots to anchorage changes as the root system develops. In young taprooted trees species growing in deeper soils, anchorage is mainly determined by the taproot (e.g. Crook and Ennos 1996; Danquechin Dorval et al. 2016; Mason 1985; Toral et al. 2011). In older, larger specimens, anchorage is achieved by the rigid proximal part of the root system resulting in a large root-soil plate and windward roots guying the plate (Coutts 1983a; Danjon et al. 2005). In *Pinus* and *Picea*, this plate is composed of the stump, the thick proximal part of shallow roots (named Zone of Rapid Taper - ZRT; Wilson 1975), the secondary sinker roots, deep roots, and the large mass of trapped soil (Coutts 1983a; Ennos 1993; Danjon et al. 2005). But the development of coarse roots also depends on the environmental factors that promote or hinder root development, i.e. soil fertility, soil geometry, a cemented horizon, or waterlogging (Tobin et al. 2007). This adaptive growth is thought to produce the high variability of the root architecture observed *in situ* (Danquechin Dorval et al. 2016; Horton et al. 1958; Nicoll and Ray al. 1995). But soil properties are not the only environmental factors that modify root development. Root growth plasticity to the prevailing wind can occur in the form of a greater root number or a greater diameter (i.e. secondary thickening) or length to enhance tree anchorage (Danjon et al. 2005; Stokes et al. 1995; Tamasi et al. 2005). Bending resistance may also be strengthened by the formation of oval root cross-sections (Coutts et al. 1999; Nicoll and Ray 1996). In addition, adaptive responses of roots are also

influenced by the soil surface geometry and roughness ensuing from soil tillage (Nicoll et al. 2006).

Different approaches have been proposed to model spatial root development; they provide a conceptual framework for root growth (see review papers by Dunbabin et al. 2013; Tobin et al. 2007). Most of these models are devoted to simulating water and nutrient uptake dynamics (e.g. Dunbabin et al. 2011; Leitner et al. 2010). Fractal-branching models are static (e.g. Van Noordwijk and Purnomosidhi 1995); they are devoted to rebuilding the root system structure from root proximal diameter. Density-based models are continuous-based approaches that model meristem dynamics (Dupuy et al. 2010). However, they do not provide the 3D root system structure required for studying the anchorage function. Root architectural models explicitly simulate the architecture of root systems in 3D space, and this makes it possible to simulate temporal and spatial dynamics. They are based on morphogenetic rules of individual roots. In these models, parameters vary either by branching order (e.g. OpenSimRoot; Postma et al. 2017; parametric L-system modelling; Leitner et al. 2010) or by root type (e.g. RootTyp; Pagès et al. 2004). Root architectural models differ in their level of complexity (Dunbabin et al. 2013), hence by the number of parameters. Architectural models also differ in the way they account for carbon allocation and nutrient and water uptake in link with plant development. Carbon costs and gains can be partially described in relation to a module for canopy photosynthesis, as in SPACSYS (Wu et al. 2007) or fully described through a functional-structural plant model (e.g. a review by Sievanen et al. (2000) or the PlaNet-Maize model (Lobet et al. 2014)). One of the main

achievements of the architectural models is to simulate root growth in response to environmental stresses (soil drought, soil obstacles, nutrient distribution, etc.; e.g. Postma et al. 2017; Schnepf et al. 2018).

Modelling architecture development is hindered by the scarcity of data available to parameterise and evaluate the model. Indeed, in the reference paper for the RootTyp model (Pagès et al. 2004), examples of simulations were not run from parameters measured on root systems but with parameters set to mimic 2D drawings made by Kutschera (1960). Moreover, three-dimensional models of root architecture have mainly been used to represent the establishment of annual crop species such as bean, lupine, maize, or wheat (Bingham and Wu 2011 ; Chen et al. 2011 ; Postma et al. 2014; York et al. 2015). In all these trials, complexity (root type number, maximum order, root number) and simulation duration (several months maximum) was relatively low. Only Jourdan and Rey (1997) simulated the establishment of a tree root system over a long period (oil palm up to 20 years, time step: 1 month). However, palm species have no secondary growth.

Model parameters are generally set by measuring young plants in short-term experiments (Chen et al. 2011; Dunbabin et al. 2009; Landl et al. 2018; Pagès et al. 2013). But the establishment of the complete root system of trees, including the different types of roots, takes several years. Since non-invasive techniques such as ground penetrating radar are restricted to specific conditions (dry sandy soils, large shallow horizontal roots, isolated plants; Butnor et al. 2016), measuring the root architecture of long-life plants such as trees implies *in situ* studies with destructive measurements in a range of sizes and ages

(Danjon and Reubens 2008). A given tree is generally measured only once. It is generally extremely difficult to retrieve all the roots of a tree grown *in situ* because roots rapidly grow to several meters distance and several meters depth, and they are entangled with roots of neighbour trees and of the understorey. Therefore, model calibration has to cope with these experimental limits.

We adapted the RootTyp model (Pagès et al. 2004), which describes the main root properties involved in tree anchorage up to the mature stage to *Pinus pinaster*. We did not use the newer ArchiSimple model (Pagès et al. 2014) because its conceptual framework assumes that the roots can be summarized by the size of their tip, which is a property that we were not able to measure on *P. pinaster* trees in forest soils. We thus chose RootTyp because it is a generic model (used for many species), it manages the differentiation of roots in several root types, any root type can branch from any root type (unlike models which use branching order as root types) and finally, the radial growth is only controlled by one simple measurable coefficient by root type. RootTyp was already used to simulate the root system of young oaks by Collet et al. (2006). This model also accounts for root-soil interactions. Moreover, it is stochastic, so that it offers the possibility to generate variability of the root systems similar to *in situ* variability. We chose *P. pinaster* grown in sandy spodosols (characterized by a cemented horizon) as a model species because there exists a large database including 3D digitized root systems

of uprooted *P. pinaster* seeded *in situ*, with tree ages ranging from germination to clear-cutting age (50 years) (Bert and Danjon 2006; Danjon et al. 2005; Danquechin Dorval et al. 2016). Trees were sampled in the Landes de Gascogne Forest, which covers 1 million ha of planted forest. This forest recently experienced heavy losses due to winter storms (Kamimura et al. 2015).

The first objective of this work was to provide a coherent set of quantitative parameters of *P. pinaster* root development needed for simulation. Most of them were set from the statistical analyses performed on the root system data gathered in an existing database (Table 4). Additionally, we estimated several growth parameters using the literature and an optimisation method. We also took into account the cemented horizon to integrate soil constraints into the RootTyp soil module. The second objective was to test the robustness of the RootTyp model with simulations along the life-time of a forest tree species. We assessed the reliability of simulations on global and specific root traits involved in anchorage at different ages.

3.2 Materials and Methods

3.2.1 Root architectural model

Based on a comparison of three-dimensional root architectural models (Dunbabin et al. 2013), we chose RootTyp (Pagès et al. 2004) because it is easy to calibrate on several species with various structures (bean, lupin, maize, wheat; Bingham and Wu 2011; Chen et al. 2011; Pagès and Picon-Cochard 2014; Postma et al. 2014; York et al. 2015). Furthermore, this model had already been used to simulate the root system development of one dicotyledonous tree species at a young stage (*Quercus petraea* - Collet et al. 2006). To obtain this ability and this genericity, RootTyp combines many processes observed during root system growth (axial and radial growth, tropism, sequential branching, reiteration, transition, decay, and abscission) including radial growth with the pipe model, which is an essential feature for aged tree root systems. As the name of the model suggests, the first step to adapt it was to determine a limited number of root types for *P. pinaster*.

Seven types were described with common morphogenetic origins regardless of the branching order, which is an advantage to describe the *P. pinaster* root system (Danjon et al. 2005). Each root type has a homogeneous developmental behaviour with its own characteristic set of thirteen parameters with straightforward biological significance (see below - Pagès et al. 2004). Some parameters were included in the model as means and standard deviations (hypothesis of normal distribution).

3.2.2 Root system database

We used a chronosequence of *P. pinaster* root systems ranging from 1 to 50-years-old to calibrate and evaluate the model (Table 4). Except the Scan dataset, no data were acquired on purpose for the present modelling work. Nezer13 and Bilos50 were part of datasets used to assess the relationships between root architecture and anchorage (see Danquechin Dorval et al. (2016) and Danjon et al. (2005)).

Table 4 Mean characteristics of trees and their associated root systems in the database, \pm standard deviation. White part of the table: root systems used for calibration; grey part of the table: root systems used for evaluation.

Trees					Excavated root systems				
Tree age (years)	Dataset name	Number of trees	Stem length (m)	Collar diameter (cm)	Diameter threshold (cm)	Coarse root number	Maximum depth (cm)	Maximum radial distance (cm)	Total root volume (cm ³)
<1	Scan	7	0.08 (\pm 0.04)	0.02 (\pm 0.00)	0.00	16.0 (\pm 5.9)	-31.5 (\pm 8.9)	23.0 (\pm 11.0)	NA
1	SA1	23	0.10 (\pm 0.00)	0.64 (\pm 0.19)	0.01	21.0 (\pm 6.9)	-23.1 (\pm 5.9)	34.9 (\pm 10.5)	4.1 (\pm 2.6)
2 ⁱ	SA2	13	0.77 (\pm 0.20)	1.38 (\pm 0.34)	0.02	23.3 (\pm 11.9)	-47.2 (\pm 23.3)	181.4 (\pm 64.9)	49.5 (\pm 44.3)
3	SA3	32	1.03 (\pm 0.27)	1.61 (\pm 0.64)	0.10	37.2 (\pm 16.5)	-40.4 (\pm 10.8)	85.9 (\pm 38.3)	80.8 (\pm 90)
13 ^a	Nezer13	10	9.80 (\pm 0.80)	21.10 (\pm 1.80)	0.50	153.5 (\pm 48.7)	-90.6 (\pm 11.3)	323.6 (\pm 83.2)	28.2e 03 (\pm 6.6e 03)
50 ^b	Bilos50	7	20.34 (\pm 1.15)	44.90 (\pm 8.28)	1.00	437.7 (\pm 113.7)	-104.2 (\pm 9.1)	298.9 (\pm 59.3)	274.1e 03 (\pm 117.3e 03)
1	SA1	6	0.10 (\pm 0.00)	0.67 (\pm 0.17)	0.01	17.7 (\pm 4.8)	-28.9 (\pm 7.6)	34.7 (\pm 7.3)	4.0 (\pm 1.4)
3	SA3	5	1.40 (\pm 0.43)	2.49 (\pm 1.02)	0.10	49.8 (\pm 15.0)	-53.1 (\pm 13.8)	127.5 (\pm 47.9)	190.6 (\pm 173.2)
13 ^a	Nezer13	5	9.40 (\pm 0.60)	19.90 (\pm 1.50)	0.50	164.6 (\pm 95.4)	-88.7 (\pm 7)	300.9 (\pm 30)	24.1e 03 (\pm 4.8e 03)
50 ^b	Bilos50	6	20.98 (\pm 1.30)	53.02 (\pm 3.83)	1.00	562.0 (\pm 40.7)	-108.3 (\pm 13.5)	333.5 (\pm 46.8)	369.9e 03 (\pm 120.9e 03)

SA1, SA2 and SA3 are unpublished data sets from an experiment devoted to the comparison of planted and seeded trees over 8 years. These data were obtained from trees from seeded stands and from the same local provenance. They grew in a sandy spodosol, with a water table rising to around 50 cm depth in winter and going down to 1.5 m depth in late summer (Cottinet 1974). This soil is characterized by an organic horizon at 0-20 cm depth followed by an eluviated horizon and a discontinuous cemented spodic horizon at 40-100 cm depth. The prevailing winds come from the west. All the root systems were excavated in winter, and the architecture was measured using a 3D digitizer according to Danjon and Reubens (2008). A root system was measured as a set of root axes subdivided into segments. The spatial coordinates and topology of all the root segments were recorded simultaneously with the root diameters in a multitree graph (MTG) format file (Godin and Caraglio 1998). The

distal end of each root segment was defined arbitrarily at each lateral branch or modification in root direction, or when a rapid decrease in diameter occurred (Fig. 31). The average segment lengths were 5, 7, 10, 12, and 20 cm for the SA1, SA2, SA3, Nezer13, and Bilos50 root systems, respectively.

According to the dataset age, roots with a proximal diameter smaller than a threshold limit were not measured (Table 4), but the number of these roots was recorded. The amount of roots lost during uprooting was low in the proximal part of the root system, but large in the peripheral part (Danjon et al. 2013b). Yet, we succeeded in measuring several shallow roots down to the tip in SA2 (Table 4). That's why, supplementary observations on the early stage (Scan dataset; <1 year) were made with seedlings transplanted into tubes (50 cm tall, 15 cm internal diameter) filled with sandy soil. The tubes were placed vertically in a greenhouse,

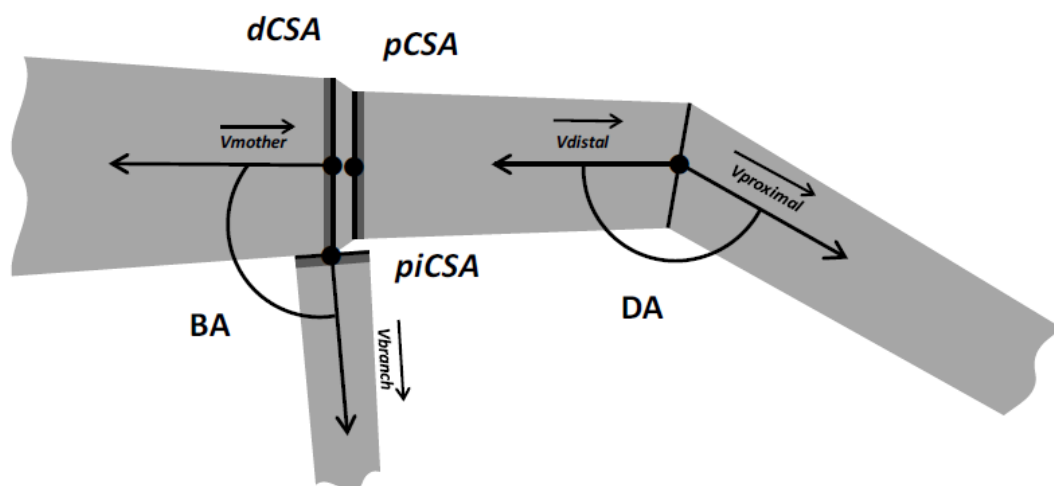


Fig. 31 Diagram of connected unit segments along a digitised root axis. Each measured segment is separated by a dashed line. The root base diameter and the distal diameter of each segment were measured to compute CSA's (cross-sectional areas). dCSA: distal CSA of the mother root segment; pCSA: proximal CSA of the root segment following the branching point; piCSA: proximal CSA of the branch root segment; V_{mother} : vector of the mother root direction; V_{branch} : vector of the daughter root direction; V_{distal} : vector of the distal root segment; $V_{proximal}$: vector of the proximal root segment. Branching (BA) and deviation angles (DA) were calculated from the above-mentioned vectors.

and root systems were pulled out, washed, and scanned one month after germination in order to measure roots to their tip. We used 92 root systems for calibration and 22 root systems for evaluation (Table 4). Due to secondary growth, it was difficult to retrieve the initial branching point and angle in Bilos50, which also showed large soil constraint effects on root system development. The Bilos50 root systems were therefore only used for calibrating and evaluating the soil models.

3.2.3 Parameters and their estimation

- **Axial growth, elongation**

In the RootTyp model, a simulated root axis is a set of nodes representing the successive positions of apices at each time step. The axis can branch at any point on the corresponding segment between two nodes. The roots are assumed to elongate according to the following negative exponential function:

$$L = L_{max} \left(1 - e^{-\frac{GR_{init} \cdot t}{L_{max}}} \right), \quad (1)$$

where L is the total length of the root axis at time t since emergence, L_{max} the asymptotic root length parameter, and GR_{init} the initial growth rate parameter.

For root types where the length to tips were available at two different stages (2 and 5 years), the asymptotic root length parameter (L_{max}) and the initial growth rate parameter (GR_{init}) were estimated using a non-linear least squares approach (“nls” function in R). For the other cases, L_{max} and GR_{init} came from detailed descriptions given by Burbidge (1936) and from other literature sources (see Appendix of Annexe 1a and 1b). For root types for which neither measurements nor literature descriptions were available, L_{max} and GR_{init}

were calibrated using the differential evolution optimisation method (Storn and Price 1997) in the “DEoptim” R package (Ardia et al. 2016; Mullen et al. 2011). The differential evolution algorithm is a heuristic optimisation method with an evolution strategy to find the global minimum of real-valued models of real-valued parameters. The algorithm uses biology-inspired operations of crossover, mutation, and selection on a population in order to minimise an objective function over the course of successive generations. We determined the initial ranges of these two parameters from literature about conifer species (see Appendix of Annexe 1a and 1b). The standard deviations of all parameters were fixed to zero to avoid replications for each combination. An initial generation of 60 root systems (the size of the population was at least ten times the length of the parameter vector) was created using random values within the ranges of parameters. We determined the best parameter set for the model output among all the root systems of one generation by selecting the lowest root mean squared error (RMSE; Table 5) among model outputs and a selection of field-measured characteristics (longitudinal diameter distributions of first-order roots, shallow roots, and vertical root branching in the first 1.5 m of shallow roots) at three stages (one, three, and thirteen years old). This selection and estimation of the best parameter set was run over 50 generations. Growth variation (growth rate and root length) between branching orders has been observed by several authors (Atger and Edelin 1994; Pagès et al. 1993). We assessed this variation of the mean length of the first four branching orders in the horizontal roots of the Bilos50 root systems.

Table 5 Criteria used to evaluate model performance.

Performance criterion	Abbreviation	Formula	Ideal
Root mean squared error	RMSE	$\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (est_i - obs_i)^2}{n}}$	0
Mean of bias	MBIAS	$\frac{\sum_{i=1}^n (est_i - obs_i)}{n}$	0
Normalised root mean squared error	RMSEn	$\frac{RMSE}{(Max_{obs} - Min_{obs})} \times 100$	0
Model efficiency	MEF	$1 - \frac{\sum_{i=1}^n (est_i - obs_i)^2}{\sum_{i=1}^n (obs_i - obs_i)^2}$	1
Linear regression	intercept, slope and R ²	obs _i =intercept+slope×est _i	intercept=0, slope=1 and R ² =1

R²= Coefficient of determination adjusted to the fitted line
est_i= ith estimated value
obs_i= ith observed value
n= number of observations

- **Axial growth, direction**

The growth direction of each root tip is influenced by both root tropism (IT) and tropism intensity (T). Hence, at each time step, the new growth direction results from a vectorial sum representing three influences: (i) previous direction, (ii) tropism, and (iii) tropism intensity. Each root type can exhibit positive gravitropism (a trend to keep a downward direction), negative gravitropism (a trend to grow upwards), plagiotropism (a trend to grow horizontally) or exotropism (a trend to grow toward the initial direction).

Tropism intensity was measured as the ratio between the difference in depth between the root base and the root end on the one hand, and root length on the other hand:

$$T = \frac{Z_{end} - Z_{base}}{L}, \quad (2)$$

T was estimated as the mean tropism for each root type in the Nezer13 and Bilos50 root systems only, because most of their roots were rigid. The roots for which T could not be assessed accurately were excluded:

- small roots (proximal diameter < 1.0 cm), which are not rigid enough
- broken roots (< 50 cm length)
- deep roots (originating at a depth > 66% of maximum depth, Danquechin Dorval et al. 2016) because their growth could be heavily influenced by soil constraints.

The deviation angle defines the capacity of a root to grow in the same direction or to deviate in response to soil heterogeneity. We defined it with two vectors of 3 cm length on both sides of each segment end (Fig. 31). It was calculated as:

$$DA = \cos^{-1} \left(\frac{\overline{V_{distal}} \cdot \overline{V_{proximal}}}{\|\overline{V_{distal}}\| \cdot \|\overline{V_{proximal}}\|} \right). \quad (3)$$

- **Branching**

The branching process is acropetal, i.e. the emergence of new lateral branches follows the tip of the axis (Pagès and Serra 1994). Root branches appear at a given distance from one another, called the inter-branch distance (IBD). We calculated the IBD as the mean length separating a root base from its two surrounding neighbour branches. We estimated it for each root type.

Several authors mentioned that IBD increases when the length from the base of roots increases (Pagès and Pellerin 1994; Landl et al. 2018). We assessed this potential variation in the different root types in the Nezer13 root systems. We also examined the variation of the proportion of daughter roots along the roots.

We computed the branching angle (BA) using a vector method. We defined it for all the roots from two vectors of 10 cm length to describe both the mother root direction before the branching point (V_{mother}) and the basal

daughter root direction (V_{branch}) (Fig. 31). We computed it as:

$$BA = \cos^{-1} \left(\frac{\overline{v_{mother}} \cdot \overline{v_{branch}}}{\|\overline{v_{mother}}\| \cdot \|\overline{v_{branch}}\|} \right). \quad (4)$$

We estimated BA for each root type using the subset of axes used for tropism computations.

- **Apical diameter and radial growth**

An apical diameter (D) was given to each root when it was initiated. The apical diameter *per* root type was measured on young scanned seedlings (Table 4). Radial growth was only controlled from the apices and a tapering-by-branching coefficient (RI; Pagès et al. 2004; Soethe et al. 2007). Thus, the branching process and the apical diameter of descending roots had a major influence on the diameter of a root segment. We did not include tapering between branches in the model. RI was computed *per* root type in the Nezer13 root systems as:

$$RI = (pCSA + \sum piCSA) / dCSA, \quad (5)$$

where dCSA is the distal cross-sectional area of the segment (CSA; $(\text{diameter}^2 \pi) / 4$) before the branching point, pCSA is the proximal CSA of the segment after the branching point, $\sum piCSA$ is the sum of CSAs of branches (measured 2 cm from the root base to ignore basal swelling).

- **Transition**

Transition is a discrete and abrupt modification of the growth pattern that occurs during root growth, e.g. a horizontal root becoming a vertical root (Eis 1974; Fayle 1975). It has been reported for several features like growth direction, branching, the proportion of lateral roots, or axial and radial growth (Arbez 1971 ;

Heyward 1933 ; Pagès et al. 2004). Therefore, transition is characterised by a change in the root tip state leading to a shift from one root type to another.

In order to model this process, RootTyp considers three parameters: (i) a threshold age after which transition may occur (A_{trans}), (ii) the transition direction (S_{trans} ; value -1 or $+1$), and (iii) a transition probability after the threshold age (P_{trans}).

3.2.4 Soil constraint identification and modelling

For model simulation, we represented the soil as 5% relative soil depth layers until a maximum depth set to 1 m. In the soil module, four parameters per layer can alter root growth and root type properties. Elongation can be altered by the SoilGrowth coefficient (SoilGrowth). Growth direction can be altered by SoilCont (0= no soil constraint, +1= constraint for horizontal growth, -1= constraint for downward growth) and by SoilInt (0= low, 1= high), i.e. the intensity of alteration. When both SoilCont and SoilInt are set to 1, all the roots grow in the horizontal direction, as observed in our spodosols when the roots reach a cemented horizon (Augusto et al. 2010). The inter-branch distance (IBD) can be altered by the SoilBranch coefficient; root proliferation is obtained by setting the SoilBranch coefficient close to 0, which decreases IBD.

To assess the alterations of the root system development by the soil horizons, we analysed four variables: root gravitropism, root deviation, specific root length (SRL - ratio of root length to root volume), and root number observed on the seven Bilos50 trees that grew on a cemented horizon. These variables were scaled within the 0-1 range and averaged in each 5% of relative soil depth layer:

$$V_{scaled} = \frac{(V - V_{Min})}{(V_{Max} - V_{Min})}, \quad (6)$$

where V_{Min} is the minimum value and V_{Max} is the maximum value of the variable for each tree. For root gravitropism, the score 1 means plagiotrope direction.

The 4 soil constraint model parameters (SoilGrowth, SoilBranch, SoilCont, and SoilInt) were then derived from these observed alterations.

3.2.5 Root system simulations and evaluations

The outputs of the model were root system representations from which variables involved in anchorage (diameter, volume, length, number of roots...) were computed and compared with observed root systems with the same collar diameter. The root system development was stopped when the number of steps or collar diameter reached the desired age or diameter.

We assessed the model performance using three types of analyses that compared fifteen simulated root systems for each age with the observed root systems kept for evaluation, as follows (Table 4):

(1) We assessed the reliability of the simulations of the longitudinal distribution of average diameters on the root types most important for anchorage. We computed the root mean squared error (RMSE; Table 5) and the mean of bias (MBIAS; Table 5) to assess the average model accuracy with the same units as the variable of interest, according to Hanson et al. (2004), Legates and McCabe (1999), or Moriasi et al. (2007). RMSE quantifies the average difference between estimates and measurements. An RMSE close

to zero indicates good model performance. MBIAS identifies under- or over-estimated model predictions. The optimal value of MBIAS is zero, with low-magnitude values indicating accurate model simulation. Positive values indicate model underestimation bias, and negative values indicate model overestimation bias. We computed the normalised root mean squared error (RMSEn; Table 5) to provide a single index of comparison among variables of different dimensions. RMSEn measures the relative difference between simulated and observed data. The simulation is considered as excellent if RMSEn is less than 10%, good in the 10% - 20% range, fair in the 20% - 30% range, and poor if it is greater than 30% (Sorecha et al. 2017). We used modelling efficiency (MEF; Table 5) to describe how well the plot of observed data *versus* simulated data fitted with the identity function (1:1 line). This statistic provides a simple index of performance on a relative scale. MEF lies in the $]-\infty$ and 1.0] range, with $MEF = 1$ the optimal value. Values between 0 and 1 are generally viewed as acceptable levels of performance, whereas values below zero indicate unacceptable performance (Hanson et al. 2004; Legates et al. 1999). We also computed the slope, intercept, and R^2 of a linear regression fitted between all the observed and simulated diameters (slope) to provide comparisons with results from the literature (Table 5). For linear regression, we assumed a slope of 1, an intercept of 0, and a high R^2 value to represent good agreement between model predictions and measurements (Hanson et al. 2004).

(2) We performed the second type of evaluation on global variables that reflect overall simulation quality (e.g. the total root volume or proximal diameter of the taproot; Brown and Kulasiri 1996; Collet et al. 2006),

and on normalised variables along the depth gradient. We compared observed and simulated root systems of a similar collar diameter. In order to limit the effect of roots lost during uprooting, we estimated the actual volumes with models from Danjon et al. (2013b). On simulated systems, we removed the smallest roots using the following base diameter threshold ($(\text{DiaAge}=1.5 (1-\exp((-0.05 \text{ Age})/1.5)))$) as we did in observed systems. Finally, in order to be fully effective, we made these comparisons keeping only the proximal part of the root systems (roots located within a given radial distance (RDLt) defined as a function of tree age ($\text{DistRadAge}=100 (1-\exp((-10 \text{ Age})/100))$) and located between 0 and 50 cm depth.

(3) Lastly, we plotted images of observed vs. simulated root systems for visual comparison (Jourdan and Rey 1997; Vercambre et al. 2003). This last comparison evaluated the geometrical aspects and the biological realism of the model.

3.3 Results

3.3.1 Root typology

We identified seven categories of roots (Fig. 32a and 32b; Table 6) from the Nezer13 trees. The *P. pinaster* embryonic or seminal root was previously described by Burbidge (1936) and Danjon et al. (1999, 2005). This root was characterised by a positive gravitropism (0.86 ± 0.10 ; Table 6). As mentioned by several authors, it can generate a more densely branched zone at its proximal part (Burbidge 1936; Coutts 1987; Khuder et al. 2007; McQuilkin 1935; Pagès 1993). Consequently, according to Danjon et al. (2005), we divided it into two sections, i.e. the first 25 cm ("Stump") and the distal part ("Taproot"), with

a transition process. We defined the lateral root types from their growth direction and growth capacity, as mentioned by Vercambre et al. (2003) and Collet et al. (2006). We first split them into horizontal roots (gravitropism < 0.5 ; named H* hereafter) and vertical roots (gravitropism > 0.5 , named V* hereafter) according to their tropism. Both categories were further split according to their branching angle, determined partly by the tropism of their mother root. Horizontal roots on horizontal roots (Hh) and vertical roots on vertical roots (Vv) had a branching angle greater than 125° . Vertical roots on horizontal roots (Vh) had a branching angle lower than 125° . Finally, within horizontal roots branched on vertical roots with a branching angle lower than 125° , we separated the larger second-order roots (basal CSA greater than one tenth of the stem diameter at breast height branching from the proximal part of the Stump/Taproot (Hstump) from the smaller horizontal roots branching from vertical or horizontal roots (Hvh). This last "Hvh" type was carried by horizontal (25%; h) and vertical (75%; v) roots.

Smaller roots (< 0.5 cm base diameter in the Nezer13 trees) were just counted. They were identified as particular root types using parameters from the literature (Collet et al. 2006; Vercambre et al. 2003). This root type was non-woody, lacked secondary growth, had no branching capacity, and exhibited exotropism (Table 6).

3.3.2 Parameters estimation

- **Small-root proportions**

The taproot was characterised by a low proportion of small roots (5%). Alternatively, large small-root proportions were observed in vertical (Vv and Vh) and horizontal (Hh) roots (71%, 73%, and 88%, respectively). A specific longitudinal small-root distribution pattern was

observed along the Hstump and Hvh roots. The proximal parts of these roots branched mostly into coarse roots (60% and 40%, respectively), but this proportion decreased rapidly along the first 2 meters from their base where they branched almost only into small roots (0.95% and 0.97%; Fig. 33). We included this branching pattern in the RootTyp model as a proportion (P) of small roots as a function of the length (L) from the root base (Table 6):

$$P_{Hvh} = 0.40 (1 - (\exp((-0.0027L)/0.40))) + 0.6, \quad (7)$$

$$P_{Hstump} = 0.60 (1 - (\exp((-0.0045L)/0.60))) + 0.4. \quad (8)$$

- **Axial growth**

We estimated the asymptotic length (L_{max}) parameter of the Stump/Taproot root type (3.6 ± 0.8 m) by averaging the maximum lengths of mature conifer taproots established in non-constrained soils (see Appendix of Annexe 1a). As mentioned in the literature, the L_{max} parameter of Vv and Vh was supposed to be similar to the L_{max} of the Stump/Taproot (Horton and others 1958; McQuilkin 1935). We obtained the initial growth rate (GR_{init}) of the Stump/Taproot (0.46 ± 0.08 cm/day) from the description given by Burbidge (1936, see

Appendix of Annexe 1b) for young *P. pinaster* root systems.

For the Hstump root type, we obtained the L_{max} (17.2 ± 4.1 m) and GR_{init} (0.41 ± 0.07 cm/day) parameters using the whole length of horizontal roots measured after 2 (2.75 m) and 5 years (6 m; Danquechin Dorval 2015), adjusted with a non-linear least squares regression using Eq. 1.

As root growth models were mostly calibrated with annual crop plants, the elementary time step was generally the day (e.g. Landl et al. 2018). To simulate the growth to 50-year-old trees, we had to set a longer time step to work with acceptable computation times. This required us to use our knowledge on the transition date between the stump zone and the taproot: we set the time step to 18 days, resulting in a GR_{init} of 8.2 cm/step for the stump, so that the transition point was reached in three steps. This large GR_{init} value was similar to the mean segment size used in the observed trees. Twenty steps make one year, 1,000 steps make 50 years.

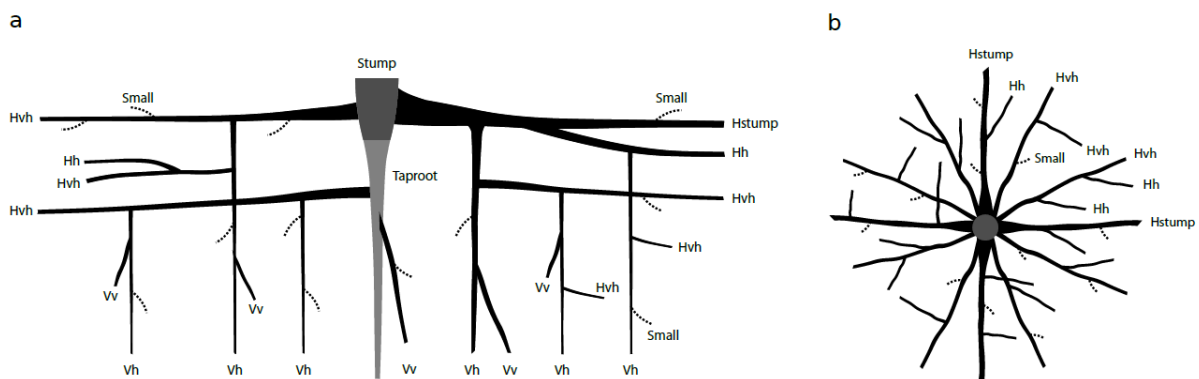


Fig. 32 Schematic representation of the maritime pine root system in (a) vertical and (b) horizontal views, with the different root types and their characteristics (First-order root: Stump/Taproot; V* vertical roots, with Vh vertical roots branched on horizontal roots and Vv vertical roots branched on vertical roots; H* Horizontal roots, with Hstump horizontal roots branched on the stump with a large CSA, Hh horizontal roots branched on a horizontal root with a branching angle larger than 125°, and Hvh all other horizontal roots).

Table 6 Root types and their model parameters estimated for the different processes (font types refer to estimation methods, normal= 2D or 3D digitised root systems, *italic*= optimisation method, and bold= literature). Parameters for the unmodified model or cases without any implementation of new processes are underlined.

Model parameter	Stump/Taproot	Hstump	Hvh	Hh	Vv	Vh	Small	Data or method
Asymptotic length (m) – L_{max}	3.6±0.8/3.6±0.8	17.2±4.1	<i>11.±2.8</i>	<i>8.8±2.2</i>	3.6±0.8	3.6±0.8	0.1±0.0	3D Digit/ <i>Optimization/Literature</i>
Initial growth rate (cm/step) – GR_{init}	8.2±1.5/8.2±1.5	7.3±1.2	<i>1.9±0.5</i>	<i>3.7±0.9</i>	<i>2.6±0.7</i>	<i>1.5±0.4</i>	1.0±0.0	3D Digit/ <i>Optimization/Literature</i>
Radial growth parameter – RG	0.9/0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	3D Digit
Root apical diameter (cm) – D	0.12/0.12	0.10	0.10	0.10	0.10	0.10	0.04	2D Scan/Literature
Inter-branch distance (cm) – IBD [Mean±SD or Intercept-slope]	1.1±0.2/ 4.2±1.3	3.6-0.03 <u>6.0±2.0</u>	5.2-0.03 <u>7.9±3.3</u>	1.5-0.07 <u>3.3±1.7</u>	3.9±1.3	3.3±1.6	–	3D Digit
Branching angle (degree) – BA	–/–	112.2±15.7	101.4±15.9	145.7±14.8	145.3±13.2	105.9±13.5	101.4±15.9	3D Digit/ <i>Literature</i>
Indicator of Tropism type – IT	Gravi (+)/Gravi (+)	Plagio	Plagio	Plagio	Gravi (+)	Gravi (+)	Exo	3D Digit/ <i>Literature</i>
Tropism intensity – T	0.86±0.10/0.86±0.10	0.11±0.11	0.13±0.16	0.1±0.14	0.83±0.15	0.89±0.12	–	3D Digit
Transition age – A_{trans}	3.0/–	–	–	–	–	–	–	3D Digit
Transition direction – S_{trans}	+1/–	–	–	–	–	–	–	3D Digit
Transition probability – P_{trans}	0.9/–	–	–	–	–	–	–	3D Digit
Necrosis time (step) – TN	∞/∞	∞	∞	∞	∞	∞	∞	
Root type proportion (%) – PR_{typ}								3D Digit
Hstump	0.29 / 0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	–	
Hvh	0.70 / 0.54	0.23*(1-Eq.1) <u>0.10</u>	0.26*(1-Eq.2) <u>0.08</u>	0.01	0.19	0.19	–	
Hh	0.00 / 0.00	0.22*(1-Eq.1) <u>0.09</u>	0.39*(1-Eq.2) <u>0.12</u>	0.04	0.00	0.00	–	
Vv	0.01 / 0.36	0.00	0.00	0.00	0.10	0.08	–	
Vh	0.00 / 0.00	0.55*(1-Eq.1) <u>0.24</u>	0.35*(1-Eq.2) <u>0.10</u>	0.07	0.00	0.00	–	
Small roots	0.00 / 0.05	Eq.1 <u>0.57</u>	Eq.2 <u>0.70</u>	0.88	0.71	0.73	–	

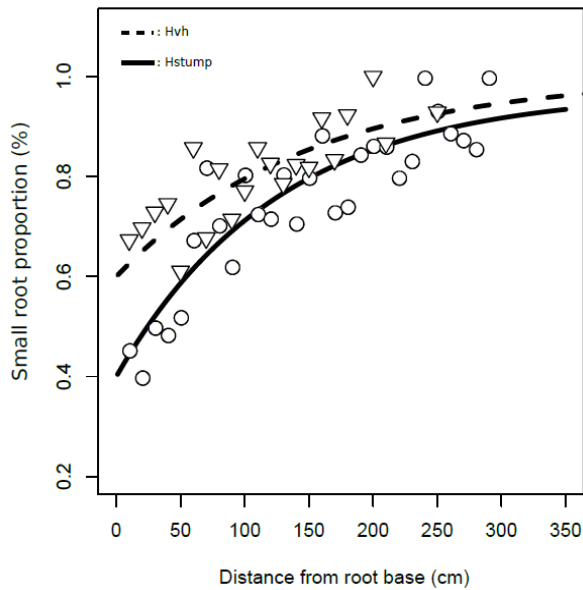


Fig. 33 Distribution of the small root proportions observed along horizontal roots (Nezer13 dataset): circles and solid line for Hstump, triangles and dotted line for Hvh (root types are illustrated in Fig. 32). The lines correspond to non-linear regression lines.

We used the differential evolution optimisation method to estimate asymptotic length (L_{\max}) and initial growth rate (GR_{init}) parameters for the Hvh and Hh root types,

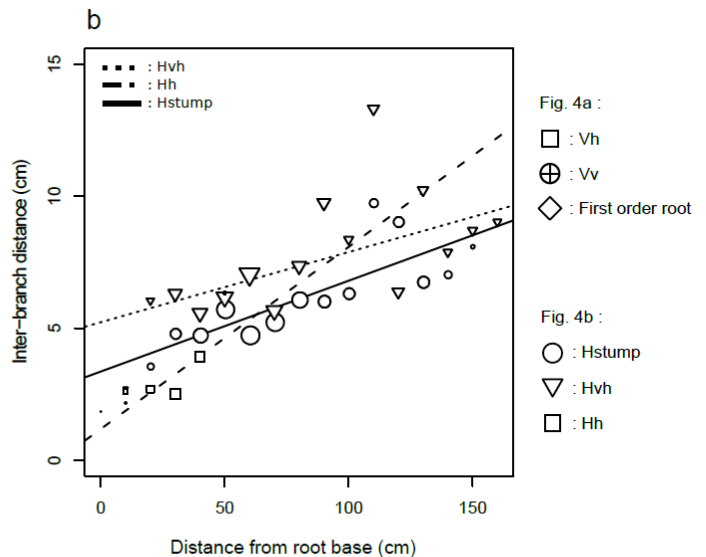
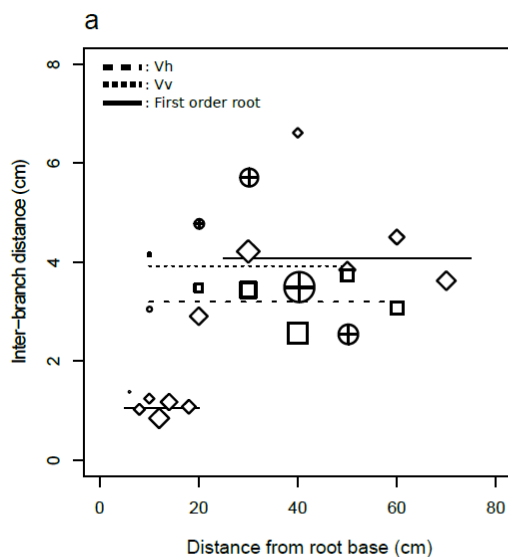


Fig. 34 Inter-branch distance observed along (a) vertical and (b) horizontal root types (root types are illustrated in Fig. 2). Symbol sizes are proportional to daughter root numbers. Mean per 2 or 10 cm length of the roots of ten 13-year-old trees (Nezer13 dataset). The lines correspond to the mean (vertical root types) or to the linear regression (horizontal root types).

and GR_{init} for the Vv and Vh root types. The standard deviation of RMSEs observed over the first 5 generations was large (7.4; data not shown). This result highlights the variability of the parameter sets and root systems simulated at the beginning of the analysis. The standard deviation of RMSEs decreased in the next generations (5.8; data not shown). After 17 generations, no new parameter set was found to decrease the RMSE value. The last parameter set was supposed optimal for our model outputs and was retained (Table 6).

• Branching

The inter-branch distance on the stump ($IBD=1.1\pm 0.2$ cm; Fig. 34a) was low, but greater on the taproot (4.2 ± 1.3 cm; Fig. 34a). The IBD of the other vertical root types was uniform and close to the taproot mean IBD (3.9 ± 1.3 cm and 3.3 ± 1.6 cm for Vv and Vh, respectively; Fig. 34a). However, the horizontal roots were characterised by a linear increase of the distance between branches



Fig. 35 Root length of horizontal roots (Hstump, Hvh and Hh; root types are illustrated in Fig. 2) observed on 50-year-old root systems (Bilos50 dataset) classified by branching order. The thick horizontal lines in the boxplots represent median values. Just below and above, the horizontal lines give the first and third quartiles. At the ends are the 5 and 95% quantiles.

($IBD_{Hstump}=0.03*L+3.6$; $IBD_{Hvh}=0.03*L+5.2$; $IBD_{Hh}=0.07*L+1.5$ Fig. 34b) toward their distal end. This IBD pattern was included in the RootTyp model (Table 6).

As mentioned in the literature, root order effects can be observed within the root system. At the adult stage, root systems are generally characterised by a limited number of orders (Atger and Edelin 1994), and the higher-order root axes often have lower asymptotic lengths and initial growth rates (Pagès and Pellerin 1994). Our Bilos50 root systems had less than 10 branching orders and showed a significant decrease in length with root order on horizontal roots (Kruskal-Wallis test; p -value < $2.2e-16$; Fig. 35). To take this observation into account, we included a maximum number of orders and a growth coefficient *per* order in the model. We multiplied the length of a root (L) by a growth coefficient set for each order from the median length in a given branching order

relative to the median length of second-order roots (60, 46, 35, 27, 21, 16, 12, and 9% for the third to tenth orders, respectively).

- **Radial growth and apical diameter**

Observed mean tapering-by-branching coefficient (RI) was similar across all root types: it ranged from 0.84 to 1.01. Therefore, the RI parameter was set to 0.9 for all root types (Table 6; Fig. 36). Based on measurements on seedlings, the apical diameter (D) was set to 0.12 cm for the Stump/Taproot type and to 0.10 cm for all coarse lateral roots (Table 6). The apical diameter of the small-root type (0.04 cm) was found in the literature (Collet et al. 2006; Vercambre et al. 2003).

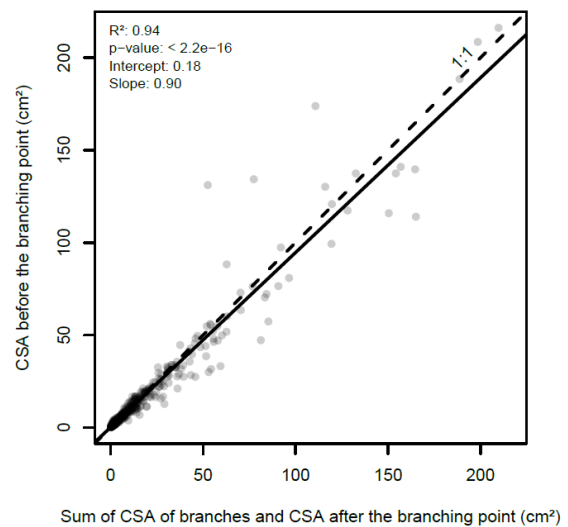


Fig. 36 Relationship between the cross-sectional area (dCSA) below the branching point on the one hand, and the sum of the CSA of branches (piCSA) and the CSA beyond the branching point (pCSA) on the other hand (Nezer13 dataset). The data of all branching points were pooled, except stump data. Solid line, model fitted on the data. Regression statistics are given.

- **Necrosis time**

All root types were supposed perennial, so necrosis time was assumed to be infinite. Consequently, no root abscission was modelled.

3.3.3 Effects of soil constraints on root system architecture

In the shallow soil horizon ranging between 0.0 to 0.3 relative depths, mean scaled gravitropism was high (Table 7a; Fig. 37c). This horizon was also characterised by low root deviation, SRL and root number (Table 7a; Fig. 37a). This horizon hosts the long, thick, straight and horizontal shallow roots. In the eluviated horizon ranging between 0.3 to 0.7 relative depth, gravitropism, root deviation, SRL, and root number showed low mean

scaled values (Table 7a; Fig. 37a). In this eluviated horizon, roots were mostly vertical and are slightly less straight, thinner and more branched than in shallow soil horizon.

All the means of the scaled variables were highly and rapidly altered in the pre-cemented horizon (0.7 to 0.9 relative depth). In the vicinity of the cemented horizon, root moves to the horizontal direction, twist, slim down and branch more. Finally, these variables scored 0.75, 0.89, 0.98, and 0.07, respectively, in the cemented horizon (0.9 to 1.0 relative depth). Based on gravitropism, we set SoilCont to -1 in the eluviated horizon and to 1 in the two deepest horizons. For the other variables, the shallow horizon was used as the reference (no soil constraint), Soilint was set to 0.09, 0.58, and 0.79 in the eluviated, pre-cemented,

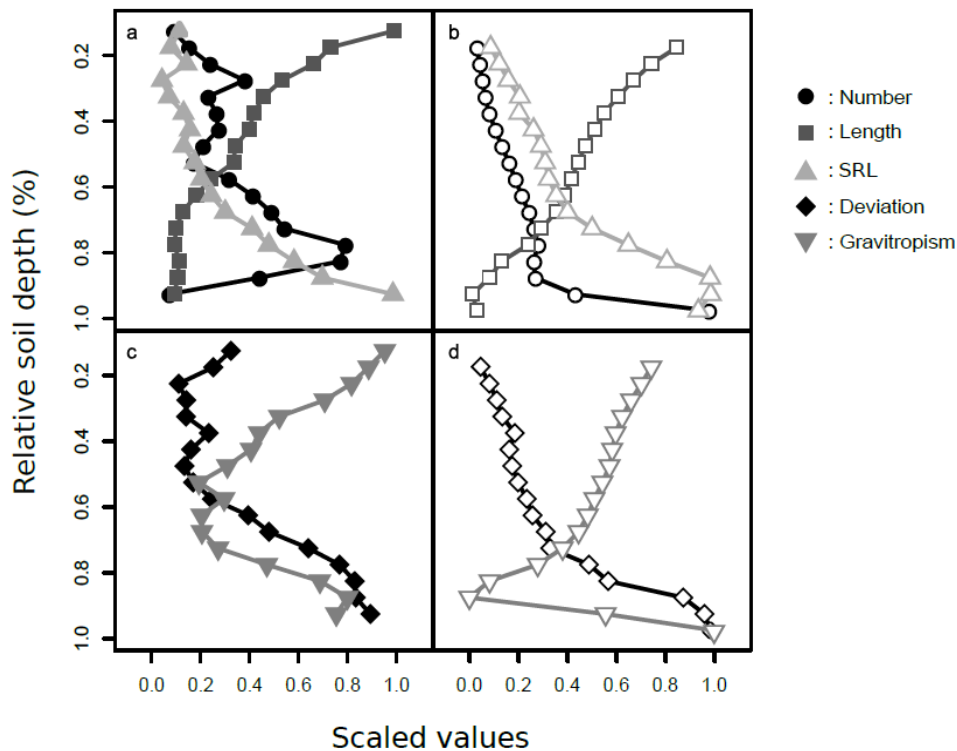


Fig. 37 Scaled mean variables (Eq. 6) per soil layer of 5% relative depth (0 is collar depth; 1 is the maximum depth of the root system). Gravitropism, root deviation, and specific root length were scaled and averaged on all root segments by each 5% of relative depth. Mean root length was estimated for each root and associated to the depth of its base. (a) and (c): observed means of 7 root systems from the Bilos50 dataset; (b) and (d): Means of 15 root systems simulated over fifty years with the Soil constraint parameters. Observed scaled variables are solid symbols and simulated, the empty symbols.

and cemented horizons, respectively, using the mean variation of gravitropism and deviation variables. In the same way, we set the SoilGrowth parameter to 0.91, 0.51, and 0.02, respectively, based on the mean variation of SRL. We set SoilRamif to 0.9, 0.53, and 0.53, respectively, using the variation of root numbers except for the cemented horizon where we kept the alteration of the pre-cemented horizon.

3.3.4 Root system simulations and evaluations

- **Checking of improved model performance**

We added several processes observed but not initially included into the RootTyp model to simulate the root system development up to the mature stage with the best possible accuracy.

We performed optimisations using this "complete" model to obtain a complete parameter set with the best calibration. To evaluate if adding the observed processes improved the ability of the model to represent *P. pinaster* root systems, we first run the unmodified model (= case1) and then run the other three cases, including the three observed processes one by one:

- A model including the reduction of growth length *per* order and the maximum branching order (= case 2)
- A model including the previous modification + an increase of the small-root proportion (= case 3)
- A model including the previous modifications + a decrease of inter-branch distance (IBD) (= case 4;

Table 7 Mean of tree means \pm standard deviations of soil constraints for (a; white part) 7 root systems from the Bilos50 dataset, and (b) 15 root systems simulated over fifty years for four horizons. Grey part of the table, soil constraint model parameters and the reference horizon for each index

a.

Relative depth	0.0-0.3	0.3-0.7	0.7-0.9	0.9-1.0
Mean scaled gravitropism	0.84 \pm 0.14	0.22 \pm 0.12	0.56 \pm 0.17	0.75 \pm 0.18
Mean scaled deviation	0.17 \pm 0.19	0.24 \pm 0.12	0.77 \pm 0.17	0.89 \pm 0.18
SoilCont value	-	-1.00 [reference]	1	1
SoilInt value	0.00 [reference]	0.09	0.58	0.79
Mean scaled SRL	0.094 \pm 0.11	0.18 \pm 0.12	0.54 \pm 0.21	0.98 \pm 0.05
SoilGrowth value	1.0 [reference]	0.91	0.51	0.02
Mean scaled root number	0.21 \pm 0.17	0.29 \pm 0.20	0.63 \pm 0.31	0.07 \pm 0.15
SoilBranch value	1.0 [reference]	0.90	0.53	0.53

b.

Relative depth	0.0-0.3	0.3-0.7	0.7-0.9	0.9-1.0
Mean scaled gravitropism	0.70 \pm 0.02	0.54 \pm 0.02	0.19 \pm 0.03	0.78 \pm 0.10
Mean scaled deviation	0.08 \pm 0.04	0.21 \pm 0.03	0.56 \pm 0.03	0.97 \pm 0.04
Mean scaled SRL	0.12 \pm 0.08	0.29 \pm 0.06	0.73 \pm 0.04	0.95 \pm 0.05
Mean scaled root	0.05 \pm 0.01	0.16 \pm 0.03	0.27 \pm 0.05	0.97 \pm 0.01

“complete” model)

We assessed the similarity of the real vs. modelled root systems by generating fifteen root systems aged 3 and 13 years examining statistical indices for longitudinal diameter distributions for the Stump/Taproot and shallow roots.

The parameter sets used for the different model versions are described in Table 6. The diameters of the Stump/Taproot were highly overestimated by the original model when trees were 3 years old (case 1) (RMSE= 3.22 cm, MBIAS=2.62 cm, and MEF= -16.54; Table 8), and were grossly over-estimated when trees were 13 years old. The 3 modified model versions gave quite similar RMSE values for the Stump/Taproot when trees were 3 years old (1.03, 0.94, and 1.18 for cases 2, 3, and 4, respectively; Table 8). For 13-year-old trees, only case 4 yielded low RMSE's and positive MEF's (2.01 and 0.58 for RMSE, and 0.90 and 0.81 for MEF for the Stump/Taproot and Hstump types, respectively; Table 8). Therefore, the “complete model” was used for further evaluation.

- **Model evaluation**
 - Specific evaluation in link with tree anchorage

In the Nezer13 and Bilos50 trees, the diameter

of the stump decreased rapidly in the first 25 cm (Fig. 38a). The simulated diameters were in agreement with measurements at all ages (RMSEn < 20% and MEF > 0.5 at all stages, Fig. 38a; Table 9). However, at older stages (13 and 50 years old), the model systematically underestimated the diameter of the basal part (ca. < 60 cm; Fig. 38a), with an MBIAS of -1.92 and -5.67 cm when trees were 13 and 50 years old, respectively (Table 9).

In the 13-year-old trees, the Hstump and Hvh branching from the stump (Fig. 38bc) showed moderate tapering at their base, and the diameters were correctly simulated, with RMSE's of 0.68 and 0.14 cm and MBIAS's of 0.32 and 0.05 cm, respectively (Fig. 38bc; Table 9). However, in the Bilos50 trees, tapering was very rapid, with large basal diameters extending to small diameters beyond one meter from their base. This particular observed diameter distribution was not simulated precisely by the model (RMSEn= 21.21 and 29.10%, and MEF= 0.52 and -0.03 for Hstump and Hvh branching from the stump, respectively, Table 9). The simulation underestimated the diameters in the basal part and overestimated them beyond 40-60 cm from the root base (Fig. 38b). The longitudinal diameter distributions of Vh branched on the first 1.5 m of both Hvh originating from the stump and Hstump were simulated correctly for 13- and 50-year-old trees, with RMSEn's

Table 8 Values of criteria for case model comparisons based on the distribution of diameters as a function of length on the stump/taproot and Hstump of 3- and 13-year-old trees. The differences between model cases are explained in the text.

Year	Three-year-old				Thirteen-year-old							
	Stump/Taproot				Stump/Taproot				Hstump			
Case	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
RMSE (cm)	3.22	1.03	0.94	1.18	-	4.12	1.71	2.01	-	8.14	1.62	0.58
MBIAS (cm)	2.62	0.99	0.91	1.13	-	2.58	-0.32	-0.69	-	8.12	1.56	0.54
MEF	-16.54	-0.78	-0.50	-1.35	-	0.58	0.93	0.90	-	-36.87	-0.50	0.81

of 15.49 and 11.32 and MEF's of 0.75 and 0.83, respectively (Fig. 38d; Table 9). The vertical roots branched on the basal part of Hvh, and Hstump had a basal tapering lower than the other root types.

○ Global evaluation

When trees were 1 and 3 years old, the Stump/Taproot root volumes were correctly simulated (Table 10a). However, the

Stump/Taproot root volume of 13- and 50-year-old trees was underestimated (Tables 10b and 10c).

Conversely, the volumes of Hvh branched on the stump (Table 10b and 10c) and Vh branched on the Hstump and Hvh branched on the stump in 13- and 50-year-old trees (Tables 10b and 10c) were largely overestimated. The Hstump volumes in 13- and 50-year-old trees (Tables 10b and 10c) were correctly simulated.

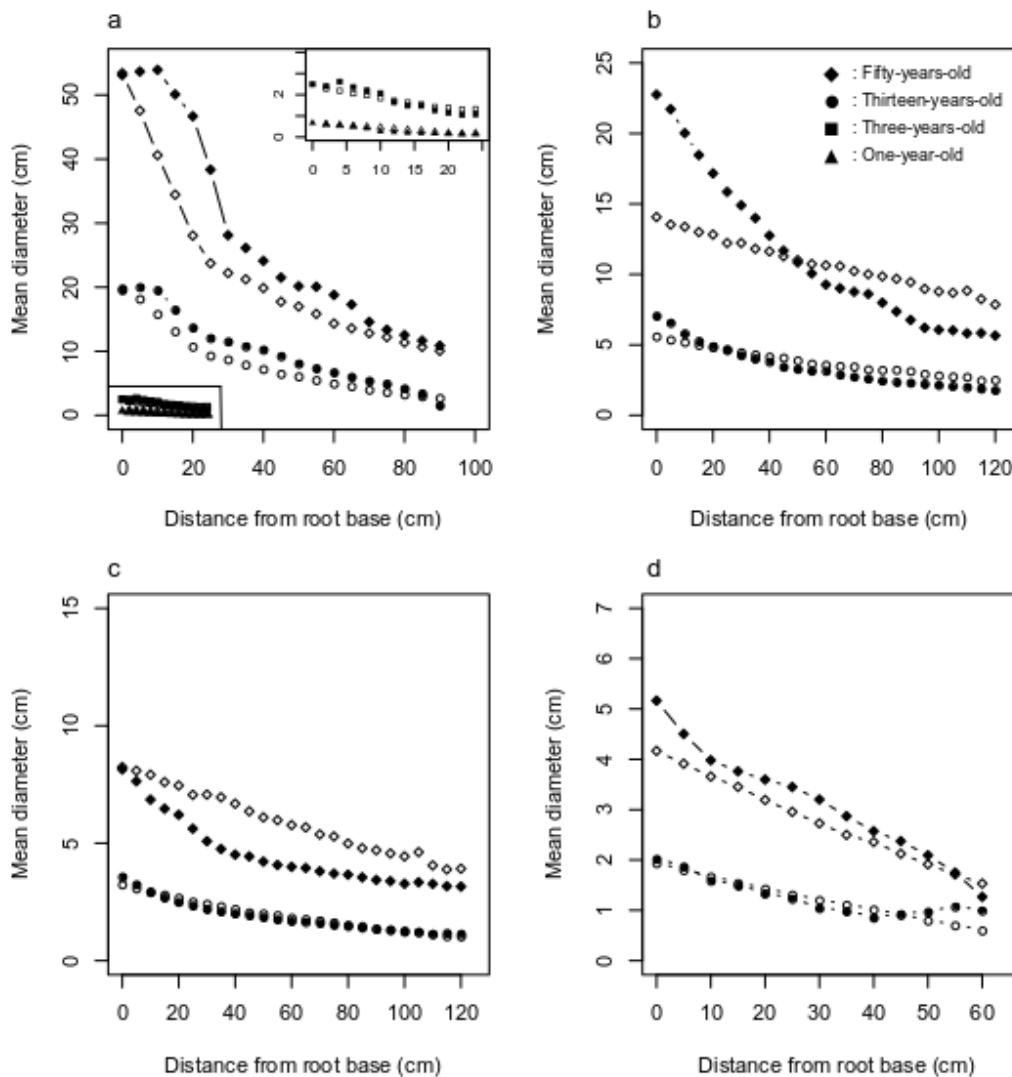


Fig. 38 Observed (solid symbols) and simulated (empty symbols) mean diameters *per* root type: (a) stump/taproot, (b) Hstump, (c) Hvh branched on the stump, and (d) Vh branched on the first 1.5 m of Hvh and Hstump branched on the stump (root types are illustrated in Fig. 2) at different ages (diamonds= fifty-year-old (6 observed and 5 simulated root systems); circles= 13-year-old (5 observed and 15 simulated root systems); triangles= 3-year-old (5 observed and 15 simulated root systems); squares= 1-year-old (6 observed and 15 simulated root systems)). The observed and simulated root systems had similar collar diameters. The inset in Fig. 8a is a zoom on one- and three-year-old trees.

Table 9 Values of the criteria used to compare the performance of the model simulating diameter distribution *per* root type.

Root type	Age (year)	RMSE (cm)	MBIAS (cm)	RMSEn (%)	MEF	Intercept	Slope	R2
Stump/Taproot	1	0.09	0.05	17.60	0.75	0.11	0.80	0.84
Stump/Taproot	3	0.23	-0.01	14.59	0.82	0.69	0.59	0.96
Stump/Taproot	13	2.26	-1.92	12.25	0.83	-0.76	0.89	0.96
Stump/Taproot	50	7.88	-5.67	18.31	0.74	0.86	0.77	0.89
Vhh	13	0.18	-0.03	15.49	0.75	-0.05	1.01	0.81
Vhh	50	0.44	-0.34	11.33	0.83	0.42	0.76	0.97
Hstump	13	0.68	0.32	12.92	0.78	1.69	0.61	0.96
Hstump	50	3.63	-0.56	21.21	0.52	7.12	0.32	0.95
Hvhs	13	0.14	0.05	5.74	0.95	0.11	0.97	0.96
Hvhs	50	1.45	1.35	29.11	-0.03	1.90	0.88	0.87

h = selected Vh: Vh branched on the first 1.5 m of Hstump and of Hvhh branched on the stump

s = selected Hvhh: Hvhh branched on the stump

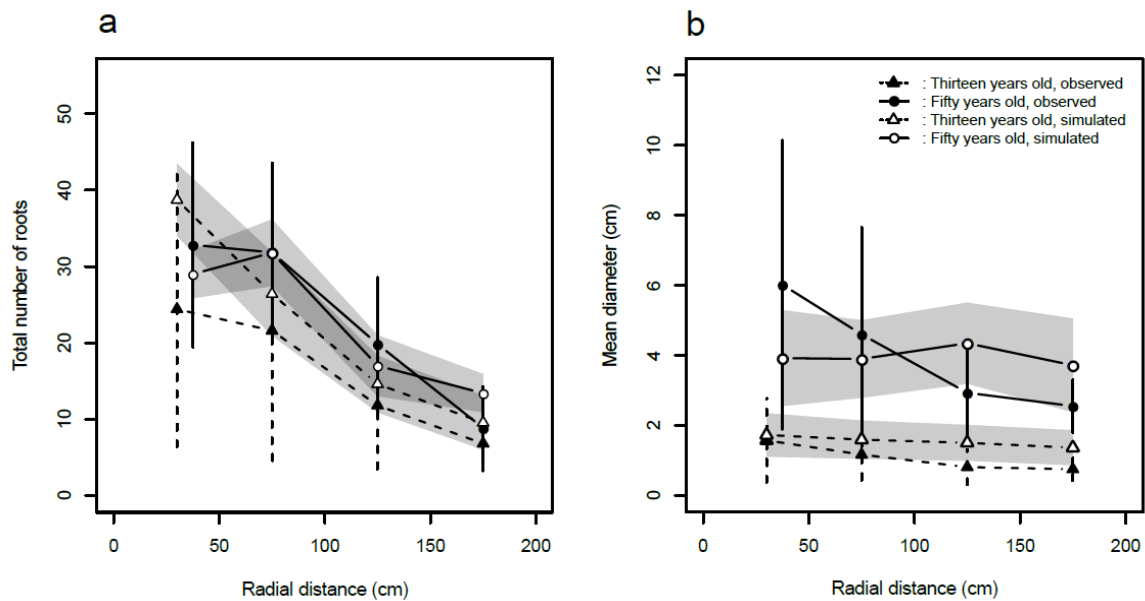


Fig. 39 Coarse third-order roots branching from Hvh branched on the stump and from Hstump in observed (6 root systems from thirteen-year-old Nezer13 pine trees and 5 root systems from fifty-year-old Bilos50 pine trees; solid symbols) and simulated (15 root systems from thirteen-year-old pine trees and 5 root systems from fifty-year-old pine trees; empty symbols) means and variability of (a) the total number of roots and (b) their basal diameter. Triangles and dashed lines: thirteen-year-old root systems. Circles and solid lines: fifty-year-old root systems. The standard deviations are represented by vertical lines for observations and envelopes for simulations. The observed and simulated root systems had similar collar diameters.

When trees were 1 and 3 years old, the total root system volumes (Table 10a) were correctly simulated, and so was the total root system volume of 50-year-old trees (Table 10c). Yet, the total root system volume of 13-year-old trees was overestimated by the model (Table 10b). In the Nezer13 and Bilos50 root systems, variability among real root systems was very high, much higher than among modelled root systems for both the number and the diameter of coarse third-order roots branching both from Hvh branched on the stump and from Hstump (Fig. 39). The number of roots sharply decreased with the radial distance class within 2 m radial distance. In the modelled root systems; the mean basal diameter was stable or decreased slightly with radial distance. Conversely, it decreased sharply in observed trees (from 1.57 ± 1.2 to 0.75 ± 0.33 in Nezer13 trees, and from 6 ± 4.1 to 2.6 ± 0.8 in Bilos50 trees; Fig. 39).

○ Evaluation of soil constraints

The soil constraint simulation correctly reflected the presence of a cemented horizon for root deviation, SRL, and root length when compared to field observations (Table 7; Fig. 37b and 37d). The depth at which growth was altered by the cemented horizon was constant in the simulated trees (Fig. 40) but varied substantially within each observed tree because only few of their roots grew deeper than 0.9 relative depth. That is why the number of roots decreased largely in the cemented horizon in observed trees. Additionally, to compare the values of the variables in the observed and modelled root systems, we removed <1-cm-base-diameter roots from the modelled root systems, i.e. most of the deep horizontal roots, but left sinkers; but we kept all these roots in observed trees because they were thicker. This bias explains why gravitropism was very low

Table 10 Comparison of root volumes between the observed and simulated root systems of (a) one-, three-, (b) thirteen-, and (c) fifty-year old pine trees for several root types and total root systems. Root volume between 0 and 50 cm depth and within a specific radial distance according to each stage. The observed and simulated root systems had similar collar diameters.

a.

Collar diameter (cm)		0.67 ±0.2		2.49 ±1.0	
Root type	Stump/Taproot	Total root system	Stump/Taproot	Total root system	
Observations (cm ³)	2.2±0.7	2.7±0.9	80.1±80.7	121.5±121.6	
Simulations (cm ³)	2.5±0.3	3.6±0.4	68.8±7.3	140.8±16.9	

b.

Collar diameter (cm)		19.88±1.5			
Root type	Stump/Taproot	Hstump	Hvhs	Vhh	Total root system
Observations (dm ³)	8.1±1.1	4.6±1.1	2.8±1.6	0.7±0.3	17.5±4.1
Simulations (dm ³)	5.8±0.8	5.2±2.4	4.1±0.9	2.6±0.5]	25.3±3.3

c.

Collar diameter (cm)		53.02±3.8			
Root type	Stump/Taproot	Hstump	Hvhs	Vhh	Total root system
Observations (dm ³)	66.5±19.8	51.4±25.6	9.5±5.8	6.9±5.0	186.4±30.0
Simulations (dm ³)	37.7±4.7	46.9±11.7	30.0±8.6	16.3±1.8	195.4±4.0

s= selected Hvh: Hvh branched on the stump

h= selected Vh: Vh branched on the first 1.5 m of Hstump

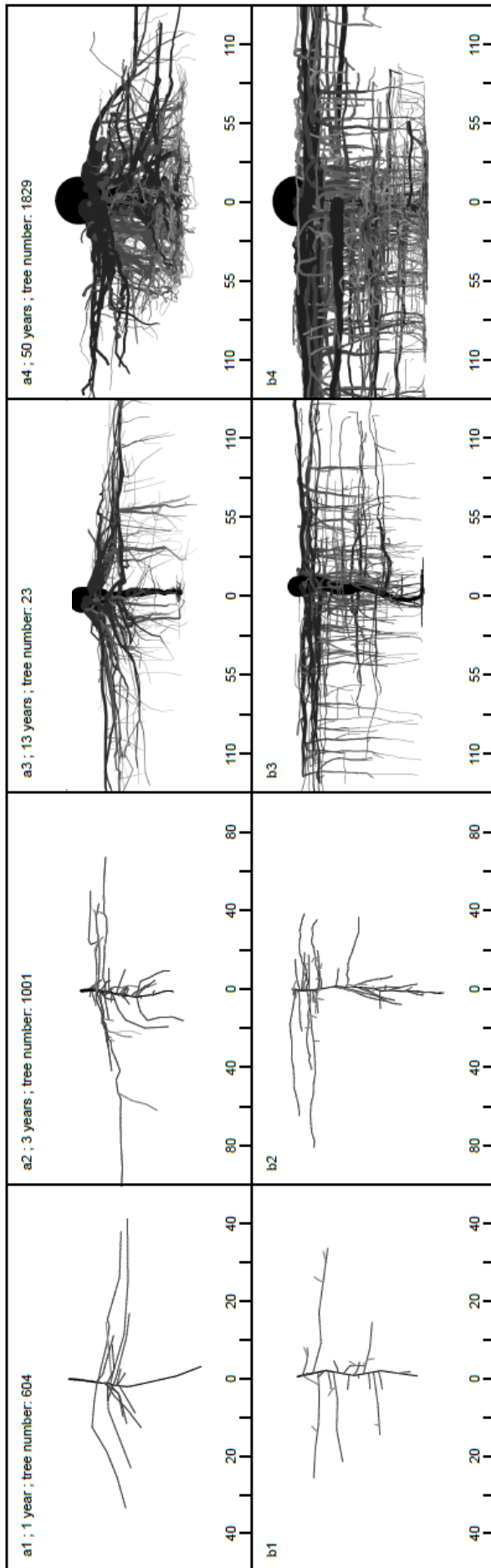


Fig. 40 Examples of observed (top, a) and simulated (bottom, b) root systems over (1) one, (2) three, (3) thirteen, and (4) fifty years.

and the standard deviations were large in observed root systems around 0.9 relative depth. As a consequence, in the pre-cemented horizon, both the gravitropism and root number index means of modelled trees were much lower (0.19 and 0.27) than in Bilos50 trees (0.56 and 0.63).

3.4 Discussion

3.4.1 Model parameterisation and root system database

In developmental models based on root types, the modeller needs to set quite a lot of parameter values that are often hard to gather. Several sources of information have to be used. In herbaceous plants or young trees, distributions generally come from partial excavations followed by root drawings, manual or digitised measurements, scans, field [mini-]rhizotrons, rhizotron boxes, or CT-scans (e.g. Collet et al. 2006; van Dusschoten et al. 2016; Jourdan and Rey 1997; Landl et al. 2018; Leitner et al. 2010; Mairhofer et al. 2013; Mooney et al. 2012; Pagès et al. 2013; Vercambre et al. 2003). As we were mainly interested in the anchorage function of trees beyond the juvenile phase, and as we worked in heterogeneous forest soil with many understorey roots, we worked on a chronosequence of full 3D digitised proximal parts of uprooted root systems with a substantial number of measured trees. Thus we aimed to better appraise both intra- and inter-tree variability (see Fig. 6 in Danquechin Dorval et al. 2016). The database provided decent distributions for the growth direction or diameter growth variables, but was poorly adapted for gathering information on root elongation because the distal part of roots was generally lost during uprooting. We only succeeded in measuring a few shallow roots

down to the tip in 2- and 5-year-old trees. Moreover, measuring roots down to the tip in mature trees would have been tedious, so we retrieved data from the literature or by optimisation. We considered that these last two procedures were well adapted to set the values of a small number of parameters when modelling the root systems of larger trees, while gathering this information through measurements would have been too tedious. *In situ* rhizotron or rhizotron box data may provide more accurate distributions for some of the parameters, but root growth is disturbed by the device, root type discrimination is not easy, and only 2D growth can be recorded.

We set each parameter value from the root systems in the database with the best suited developmental stage. In young uprooted trees, we failed to measure the geometry of finer roots precisely, as noticed by Tamasi et al. (2005), and some root types were not yet present or too fine to be gathered or measured (Atger and Edelin 1994; Coutts and Lewis 1983 ; Jourdan and Rey 1997; McQuilkin 1935). It should be noted that, except for the trees grown in tubes, our database was not established for this modelling work. Finally, most of the parameter values were set from the 13-year-old trees, where measurements are more precise and diameter thresholds smaller than in the Bilos50 root systems. Moreover, at this developmental stage, the effect of root growth plasticity in response to the prevailing wind is less pronounced and thereby allows for better discrimination of intrinsic vs. environmental effects. However, we succeeded in performing a fairly reliable simulation up to the mature stage. This was certainly due to the fact that *P. pinaster* generally do not grow adventitious roots (Zobel and Waisel 2010) or retarded branchings (Atger and Edelin 1994).

Thus the proximal part of their root system is established after a few years and will then only change through secondary growth. Additionally, we only tested the reliability of simulations on the proximal part of roots, which is predominant for the anchorage function (Weber and Mattheck 2005). In species with adventitious rooting or retarded branching, some parameters describing the corresponding root types would certainly have to be set from measurements at the mature stage.

We described root growth alteration due to the soil properties variations using 4 variables varying as a function of depth, using the mature root system data. We obtained a fairly reliable simulation of this alteration by setting the 4 constraint indices in each 5% rooting depth layer. Alterations in the eluviated horizon could be appropriately modelled. However, due to intra-tree variability of cemented layer depth and strong acclimation of roots to mechanical stimuli in deep layers (Danjon et al. 2005), the model failed to precisely account for some of the growth alterations. This way of modelling the soil influence could certainly be used for other soil properties modifying root growth like a water table, rocky subsoil, increasing soil impedance, or uneven nutrient distribution. Using the soil module is thus an easy way to model shallow vs. deeper rooted root system, to explore the incidence of soil depth on anchorage.

3.4.2 Modelling root system development up to the adult stage

We used a long time-step (18 days) for modelling, resulting in less than 8.2-cm-long segments. We assumed that it had no influence on modelling quality and precision if it was used for studying anchorage. However, the

incidence of time step duration on the unitary segment size may be a problem when studying water transport or carbon fluxes, among others. Schnepf et al. (2018) overrode this pitfall in the CRootBox model in which segment length does not depend on the time step.

In models used by Diggle (1988), Dunbabin et al. 2002, Leitner et al. (2010), or Schnepf et al. (2018), root types are defined based on the branching order. In the same way, the typology used by Vercambre et al. (2003) and Collet et al. (2006) for lateral roots also more or less encompassed the branching order. Thus, the corresponding parameters accounted for the decrease in vigour with increasing branching order. This decrease has been reported in the root systems and shoots of several species (Atger and Edelin 1994; Barthélémy and Caraglio 2007; Pagès et al. 1993). Alternatively, Pagès et al. (2013) implemented this decrease separately from the root types by attributing a growth potential to each meristem depending on the size of the mother root. We simply implemented the growth reduction observed in *P. pinaster* root systems as a growth reduction coefficient that decreased with increasing root order. This implementation seemed to be efficient and essential to simulate root system development until trees are 50 years old.

The inter-branch distance (IBD) along the Stump/Taproot decreased suddenly after 20-25 cm of growth. In *P. pinaster* the IBD of the stump in cuttings is twice the IBD observed on seedlings: the high branching rate of the stump has therefore a morphogenetic origin (Khuder et al. 2007). This particular behaviour seems to be efficiently modelled by a transition process proposed by the RootTyp model. On the other hand, IBD along horizontal roots

predominantly increased with increasing distance from the root base. A similar increase was observed in several species (e.g. *Pinus resinosa* by Fayle (1975); *Pinus* species by Strong and Roi (1983); *Zea mays* by Ito et al. (2006), Pagès and Pellerin (1994), and Postma et al. (2014); *Pisum sativum* by Tricot et al. (1997), and *Triticum aestivum* by Landl et al. (2018)). Soil compaction (Pagès and Pellerin 1994), lack of oxygen (Liang et al. 1996), or lower water availability (Bao et al. 2014) may alter the branching density and can thus explain this increasing IBD. But in our case, the soil properties only marginally changed when the root grew further from the stump, therefore the increased IBD had certainly an endogenous origin. Our findings suggest that IBD along *P. pinaster* horizontal roots follows a linear trend that a transition process cannot model. This contrasts with common assumptions of 3D root architecture models in which IBD's are either set to a fixed value or drawn from a normal distribution. Taking this process into account seems to have significantly improved the model performance with *P. pinaster*.

The proportion of a given root type emitted by roots is an essential parameter included in few 3D root architecture models (e.g. Barczy et al. 2018; Schnepf et al. 2018). RootTyp is flexible about branching relations: a given root type can carry different root types unlike models using only branching orders. Our findings suggest that the proportion of small roots increased rapidly after a few decimeter growth during axial elongation. A similar trend was also observed by Fayle (1975) and Strong and La Roi (1983) in conifer species for shallow roots. One reason may be that the anchorage function requires larger roots in the proximal part of the root system only (Weber and

Mattheck 2005; Danjon et al. 2005), whereas the distal part roots serve mainly for water and nutrient absorption and symbiotic interactions which are mainly ensured by small roots. This trend is poorly documented in the literature even though it seems to be an important process for tree root system modelling up to the mature stage.

Unlike already modelled smaller plants, taking into account the three above-mentioned "damping" functions turned out to be necessary to achieve reliable simulations in large trees. Like shoots in a tree crown, root vigour progressively decreased. Similarly to the formation of a cage delimiting a potential root-soil plate, damping of growth with branching order and distance from the root base is probably shared by most of the larger tree species. Damping of longitudinal growth is already a standard feature in RootTyp (negative exponential).

3.4.3 Modelling of root diameter up to the adult stage

As most root models are used to study water and nutrient uptake (Couvreur et al. 2012; Dunbabin et al. 2011; Leitner et al. 2010), model evaluation was generally done on variables like the distribution of root length density, the root surface, or the number of root tips (Zhao et al. 2017). Alternatively, we evaluated the model from the spatial variation of variables known to play a significant role in anchorage in the proximal part of the root system.

The role of root diameter in anchorage is well documented in the literature (e.g. Coutts et al. 1999; Danquechin Dorval et al. 2016; Yang et al. 2016). However, up to now, root models have not paid much attention to diameter

growth (Schnepf et al. 2018). These models were mainly designed to study water and nutrient absorption and were used on annual plants or palm trees with no or poor secondary growth. Therefore, diameter growth is often included as a growth rate or a ratio varying as a function of the distance along the root (Barczi et al. 2018 [DigR]; Javaux et al. 2008 [R-SWMS]; Potsma et al. 2017 [OpenSimRoot]; Schnepf et al. 2018 [CRootBox]). In both of Pagès's models (RootTyp and ArchiSimple; Pagès et al. 2004; Pagès et al. 2014), diameter growth is computed recursively only from the downstream meristem diameters and from tapering by branching (Soethe et al. 2007). Our results suggest that by handling diameter growth in that way, the diameters of the root system are generally properly modelled, provided that damping functions are used in higher orders and in the distal part of the root system. The damping functions have to be established from data within 3 m radial distance. However, as observed by Soethe et al. (2007), beyond the seedling stage, root diameter tapers between branches in the proximal part, which is often a plastic response (acclimation) to mechanical stimuli (i.e. stem swaying). In trees, the proximal parts of shallow roots branching from the stump named "zone of rapid taper" (see Fig. 2 in Coutts 1987), show mechanical reinforcement in response to wind movement. This thigmomorphogenesis process to increase investment in diameter growth takes also place at the stem base, the stump and the secondary sinker bases. It was exactly in the stump and in the proximal parts of shallow roots (Hstump and Hvh branching from the stump) that our model under-estimated diameters. However, we had no data on the root systems of trees whose stem was guyed over a long period to

conclusively attribute this discrepancy to adaptive growth to mechanical stress (Niez et al. 2018).

In the same way, the diameter of third-order roots strongly decreased within 2 m radial distance in the measured trees, but it did not do so in the modelled trees because all these roots were of the same type and hence had the same parameter values and vigour whatever their radial distance. The only size decrease was due to age differences, which were low in this zone. This also explains why the Hstump and Hvh diameters were largely overestimated by the model beyond 50 cm distance from their proximal part: the growth parameters for the third-order roots were set from means computed in the central part of the root system, and therefore certainly largely overestimated. This additional variation was probably again due to acclimation of the central part of the root system, reinforcing the roots forming the vertical elements of the cage in mature trees. Finally, deep roots had a thicker basal diameter in the observed trees, certainly due to mechanical acclimation to the cemented horizon on which they rest (Danjon et al. 2005). We did not include the variations attributed to mechanical acclimation in the model at this step.

Finally, it should be noted that we compared observed and simulated trees of same sizes using the collar diameter as a size variable. However, strong acclimation takes place at the collar, therefore the size of the modelled trees used for comparison tends to have been overestimated (smaller collar diameter as compared to acclimated trees of the same age).

Another specificity of forest trees is that unlike crops or monoclonal plantations, tree size variability is generally large within a stand.

We mainly parameterized the model with the NZ13 dataset composed of only the largest trees in the stand. Moreover, a large variability in root vigour is also generally observed (see Fig. 3 and 4 in Coutts et al 1999). A better reproduction of the natural variability of root systems may thus be achieved by implementing a vigour coefficient modulating all parameters depending on tree and root vigour.

3.5 Conclusion and perspectives

RootTyp characterises the major biological processes of root system establishment. It seems adapted for modelling the root systems of tree species. However, to better simulate the root system development and to include one major process driving the establishment of the root architecture of the tree root system, acclimation to mechanical constraints has still to be implemented in the model.

Modelling tree root systems up to the mature stage requires at least data from developmental stages when all root types are present; moreover, all developmental processes should have taken place (e.g. adventitious rooting or retarded branching). If the roots are rigid, digitising can be performed on uprooted trees; otherwise, *in situ* digitising is preferable (Danjon and Reubens 2008; Oppelt et al. 2001). In mature trees, branching nodes of larger trees are included within the roots, so that the original branching angle is difficult to obtain, and trees are more difficult to uproot and to measure. Thus, when mainly the proximal part of the root system is needed, the model may be parametrised using mainly trees

1/4 to 1/2 the height or the stem diameter of mature trees.

We used an optimisation method based on information from the literature to complete our parameter set. This method seems to be well adapted for certain parameters difficult to estimate at adult stages (e.g. asymptotic root length *per* root type). New processes, not included until now in 3D architectural root models, had to be taken into account to correctly simulate root system establishment up to the adult stage. Most of these processes had been described in the literature and can be used to produce more realistic simulations of tree root systems. In general, variability was substantially higher in the observed root systems than in the modelled ones, due to at least acclimation, variability in tree and root size, and cemented horizon depth.

To further assess the ability of a model to represent variability in *P. pinaster* root architecture, we should compare simulations obtained in the absence of soil constraints (e.g. in the Atlantic coast area) with measurements of the root system in the presence of soil constraints. Simplified root patterns derived from RootTyp simulations could now be used as an input in a biomechanical model including root breakage (RootAnchor; Yang et al. 2014). It would provide information about the trends over time of the contribution of each root type to anchorage, and about the spatial distribution of the mechanical constraints due to pulling; these constraints could be compared to the localisation of observed plastic responses to the prevailing wind. In the long term, we will add functions to the RootTyp model to simulate plastic responses to the prevailing wind (mainly alterations of secondary growth).

Chapter 4. New insights into the acclimation of *Pinus pinaster* root system in response to wind from a modelling approach

Résumé

Les paramètres abiotiques et biotiques peuvent varier selon la localisation d'une plante. L'ensemble de ces facteurs peuvent influencer le développement des racines, modifiant indirectement l'architecture du système racinaire. Ainsi les racines sont sensibles au chargement mécanique induit par le vent et semblent répondre aux contraintes induites par le mouvement du tronc. Ces réponses se matérialisent par de nombreuses modifications de croissance (ex : croissance en diamètre plus importante). Ces modifications de croissance pourraient expliquer certains écarts entre les systèmes racinaires de la base de données et les systèmes racinaires simulés (**chapitre 3**). Cependant, les processus à l'origine de ces modifications (mécanoperception, thigmomorphogénèse) ne sont que très partiellement compris pour les racines.

Pour mieux comprendre les mécanismes à l'origine de l'acclimatation des racines, nous avons étudié les stimuli mécaniques générés par le vent au niveau des racines. Pour ce faire, nous avons combiné plusieurs modèles pour prédire la distribution spatiale des déformations et des contraintes dans des maquettes simplifiées de systèmes racinaires à 4, 6 et 13 ans, pour trois régimes de vent spécifiques à la région étudiée. Le calcul de la force appliquée par le vent sur la partie aérienne de l'arbre tient compte des caractéristiques du peuplement (ex : densité d'arbre) et de l'arbre (ex : hauteur). D'après les simulations, les déformations des racines sous l'effet du vent diminuent avec l'âge, en raison de l'augmentation de la rigidité des racines. Cela suggère une plus forte réponse thigmomorphogénétique aux stades jeunes. L'intensité et la localisation des stimuli mécaniques induits par le vent dans les racines qui ont été simulés expliquent la plupart des modifications structurelles et anatomiques du système racinaire par l'acclimatation au vent reportées dans la littérature.

Publication in preparation

New insights into the acclimation of *Pinus pinaster* root system in response to wind from a modelling approach

Clément Saint Cast^{1,2}, Pauline Défossez², Sylvain Dupont², Frédéric Danjon¹, Céline Meredieu³, Ming Yang²

1 BIOGECO, INRA, Université de Bordeaux, 33610 Cestas, France

2 ISPA, INRA, Bordeaux Sciences Agro, 33140 Villenave d'Ornon, France

3 UEFP, INRA, 33610 Cestas, France

ABSTRACT

Root anchorage function is crucial for tree survival as most trees are exposed to recurrent winds throughout their lifespan. Wind acclimation of roots is a key process for trees to improve their anchorage and guarantee their survival. Trees are known have the ability to acclimate to wind-loads by thigmomorphogenesis. The understanding of the thigmomorphogenetical response was mainly deduced from studies on aerial parts where experimentations are easier. There is strong evidence that wind induces mechanical stimuli through stress and strain distributions in the tree aerial structure that impacts the plant which modulates its growth with structural and physiological adjustments. For roots, the thigmomorphogenetical response is not well known due to the difficulty to measure the strain and the stress in the root system.

We investigated numerically the mechanical stimuli experienced by *Pinus pinaster* root systems during wind loading and their modifications with tree development. Numerical experiments compiled knowledge on the wind turbulent flow and the biomechanics of aerial and root system parts to calculate the strain and stress distributions in the root systems. Three wind intensities and three ages (4-, 6- and 13-year-old) were investigated.

The shape of the stress and strain distribution changes with the tree age but not with the wind intensity. The comparison between the simulated wind stimuli close to the stump and the wind root adaptations reported in literature support the hypothesis that the stress and strain intensity and the nature of the solicitation (compression or tension) are determinant in the root structural adaptations (secondary thickening or root eccentricity) and the root-wood properties modification. The strain amplitude is found to decrease with tree growth mainly due to the increase of the root system stiffness. This suggests larger thigmomorphogenesis responses at young stages in accordance to accommodation phenomena already observed for shorter period of growth in stems.

ABBREVIATIONS

ca: cambial age (year)
Ch: canopy height (m)
dbh: diameter at breast height (cm)
Lo: lower root side of shallow root
LW: leeward sector
PP: perpendicular sector
Up: upper root side of shallow root
WW: windward sector
ZRT: zone of rapid taper

NOTATIONS

a: stand age (year)
 a_{JM} : cambial age limit between juvenile and mature wood (year)
A: annual wind return period
d: tree density (tree ha⁻¹)
D: spacing between trees (m)
 d_{stem} : stem diameter at a given tree height (cm)
F: average drag force (N)
 F_i : gust drag force (N)
 F_{iA} : gust drag force for annual return period (N)
 F_{iM} : gust drag force for monthly return period (N)
 F_{iW} : gust drag force for weekly return period (N)
h: height of tree (m)
H: a extrapolated height (m)
 h_0 : height above the soil (m)
k: Von Karman's constant
LAI: cumulative plant area index of the canopy
M: monthly wind return period (day)
 MOE_0 : modulus of elasticity in the first ring (GPa)
 MOE_M : modulus of elasticity in the mature wood (GPa)
 MOE_r : modulus of elasticity at specific cambial age (GPa)
 MOE_s : modulus of elasticity of soil (GPa)
 MOE_t : modulus of elasticity of stem and roots at a specific developmental stage (GPa)
T: relative height of tree
 u_* : friction velocity (m s⁻¹)
 U_i : gust wind velocity at canopy top (m s⁻¹)
 U_h : mean wind speed at the canopy top (m s⁻¹)
 U_{met} : mean wind speed measured at meteorological station (m s⁻¹)

W: weekly wind return period (day)

z_0 : canopy roughness length (m)

$z_{0\text{met}}$: roughness length at the meteorological station (m)

z_d : displacement height (m)

z_{met} : height of the mast at the meteorological station(m)

GREEK LETTERS

β : coefficient that controls the extinction of the wind velocity profile within the canopy

τ : shear stress (N m^{-2})

ρ : air density (kg m^{-3})

ρ_t : wood density at a specific developmental stage (kg m^{-3})

ρ_s : soil density (kg m^{-3})

ν : soil poisson ratio

ν : soil friction angle ($^\circ$)

ψ : soil dilation angle ($^\circ$)

$\hat{\psi}_m$: influence of mixing layer eddies within the roughness sublayer on the mean wind profile

c: soil cohesion (kPa)

σ : stress (MPa)

ε : strain (-)

Δ_{in} : comparison between the upper and lower sides of shallow roots in a given wind sector

Δ_{bet} : comparison between the windward and leeward sectors for a given shallow root side

4.1 Introduction

Like most terrestrial plants growing under natural conditions, trees are continuously exposed to winds throughout their lifespan. Anchorage is one of the primary functions of roots, maintaining the posture of the tree aerial part (Fournier et al. 2013). This function is essentially provided by the root architecture (Coutts et al. 1999; Danquechin Dorval et al. 2016; Yang et al. 2017). The root architecture can be influenced and modified by abiotic variations (water, nutrients...; Malamy 2005; Rogers and Benfey 2015). Trees are able to cope with the wind by perceiving mechanical stimuli and modifying their growth accordingly (Coutand 2010). This acclimation of growth to mechanical perturbation is called thigmomorphogenesis (Jaffe 1973). Wind acclimation of roots is a key process for a tree to improve its anchorage and guarantee its survival. However our understanding of thigmomorphogenesis and mechanoperception is mainly based on the response of the plant aerial parts.

Growth response to controlled mechanical stimuli has been observed at different scale on the aerial parts (Coutand 2010). Wind results in a distribution of stress (force by unit area) and strain (relative change in plant dimensions) within the plant structure. To control the mechanical stimuli applied on the plant, most studies have been conducted using mechanical bending (Telewski and Pruyn 1998; Coutand and Moulia 2000; Martin et al. 2010). At the plant scale, mechanical stimuli generally generate a decrease in aerial primary growth (stem and leaves), and an increase in secondary growth, which together change the biomass allocation within the plant as observed for young *Prunus avium* by Coutand et al. (2008). These modifications in the tree aerial architecture tend to decrease the stem stresses

induced by bending due to wind. Although less well documented, mechanical stimuli have also substantial effects on wood formation by modifying the cambial activity and the cell differentiation process (Coutand 2010; Badel et al. 2015; Roignant et al. 2018). At the tissue level, mechanical stimuli induce the formation of an acclimated and distinct wood called 'flexural wood' (Telewski 1989; Roignant et al. 2018). From a theoretical point of view two visions have been proposed in literature. First, the concept of uniform stresses by Metzger (1983). It considers a change in biomass allocation in the plant due to thigmomorphogenesis resulting from the redistribution of mechanical stresses so that the plant stress distribution tends to reach a uniform distribution. Second, different studies evidenced the importance of the strain amplitude on the modulation of the stem secondary growth rate in response to controlled bending. More precisely the radial growth of the plant stem was found to linearly increase with the strain (Coutand et al. 2009). These authors proposed a model for mechanoperception, the S^3m model, where the strain amplitude is the driver of thigmomorphogenetical response irrespective to the nature of the strain (tensile or compressive flexural strains).

To handle the complexity of the wind in canopies (i.e. turbulence flow; de Langre 2008; Gardiner et al. 2016), thigmomorphogenesis has been mainly investigated by mimicking stem oscillations due the wind using successive controlled mechanical bendings. Then, the kinetic of mechanical stimuli has been proven to also control the growth response. If thigmomorphogenesis occurs each time the plant encounters mechanical loadings, plants would invest greatly in withstanding mechanical perturbation at the expense plant

growth (Martin et al. 2010; Der Loughian 2012; Leblanc-Fournier et al. 2014). Plants are known to reduce their responsiveness to mechanical signals as a function of their mechanical history (Martin et al. 2010; Pomiès et al. 2017). This acclimation to mechanosensitivity is called accommodation (Moulià et al. 2011). These analyses suggest a global desensitization at the first developmental stages (Pomiès et al. 2017). However these experimentations were realized at young developmental stage (3-month-old; Pomiès et al. 2017) and during a short period (20 days; Martin et al. 2010), compared to tree lifetime where important inherent modifications occur (from cell to stand scale). Little is known about mechanical stimulation responses during plant development. During their growth, plants are continuously subjected to wind over a broad range of frequency and intensity (de Langre 2008). The deformation induced by wind can be approximated as the superposition of a static deformation under the mean wind load and dynamics sways. The time scale of the static effect of wind is about 1 min, while wind-induced sways range between 0.1 and 10 s (de Langre 2008; Bonnesoeur et al. 2016). This raises the question of how trees respond to successive recurring mechanical loadings. Consequently, despite the evidence of acclimation kinetic processes, acclimation kinetics during tree development (from the seedling to mature stage) still require investigations for both the aerial and root parts.

Wind acclimation of tree root systems is more difficult to study than the aerial parts. This is mainly due to the poor accessibility of root systems during tree growth and the complexity of the root system architecture (root system morphology, geometry and anatomy of individual roots; Danjon and Reubens 2008).

Most knowledge on wind acclimation of roots concerns the impact of the wind direction on the rooting pattern geometry and on the root wood properties in windy environment (Mattheck and Kubler 1997; Nicoll and Ray 1996; Stokes and Guitard 1997). Biomass allocation, radial growth and wood properties are modulated by wind (Pryor 1937; Nicoll et al. 1995; Nicoll and Ray 1996; Stokes et al. 1995, 1997, 1998; Niklas 1999; Stokes 1999; Nicoll and Dunn 2000; Mickovski and Ennos 2003; Danjon et al. 2005; Christensen-Dalsgaard et al. 2008; Liu et al. 2008; Danjon et al. 2013a; Lemay et al. 2018). Roots bent by stem swaying become oval or even I- and T-beam shape in cross-section (Nicoll and Ray 1996). This root shape is usually associated to uneven secondary thickening and root eccentricity (increase of secondary thickening below or above the biological centre of the root; Stokes and Guitard 1997). Similarly, different root wood properties are observed between wind sector and root side for trees growing in windy environment (Niklas 1999; Stokes 1999).

The mechanisms responsible for the observed wind acclimation in roots remain difficult to identify in comparison to aerial parts. The main obstacle is the characterization of the stress/strain distribution in the root system architecture. The wind induces different kind of stresses in the roots: bending, tensile, compressive and torsional stresses (Niklas 1999; Christensen-Dalsgaard et al. 2008). The strains have been studied using strain gauges, placed along lateral roots (*Ryparosa acuminata* and *Eugenia* by Ennos 1995; *Pinus radiata* by Watson 1995, 2000; *Aglaia*, *Nephelium ramboutan* and *Mallotus wrayi* by Crook et al. 1997; *Pinus pinaster* by Stokes 1999; *Sloanea* genus by Clair et al. 2003 and six species of tropical trees by Christensen-

Dalsgaard et al. 2007). Strain distribution in the root system was recorded during tree winching, indicating how roots are deformed (Ennos 1995). The nature and intensity of the strains were also reported by measuring the longitudinal residual maturation strain (LRMS), which reveals the existing mechanical stress in developing wood cells (Stokes et al. 1998; Stokes 1999). Positive LRMS values indicate wood held in compression and negative LRMS values in tension. The main problems with these two techniques are damages (roots removed or cut) applied on the plant during winching. Moreover, all roots (vertical or deep roots) and sides (especially the lower root side) are not accessible and a large numbers of strain gauges and samples are needed to obtain a global strain distribution in the root system.

To overcome experimental difficulties for investigating the root systems, numerical finite element models have been developed. These models describe the biomechanics of root systems, especially their resistance to wind storm (Dupuy et al. 2005b, 2007; Fourcaud et al. 2008; Trupiano et al. 2012; Yang et al. 2017). They account for the spatial distribution of roots and their geometrical and anatomical properties. They allow for calculating stresses and strains anywhere in the root system. The tree root resistance against storm wind gusts was studied by simulating tree pulling until complete anchorage failure. It was demonstrated that the root architecture is essential for anchorage in comparison to the mechanical properties of the roots and the soil (Yang et al. 2017, 2018). Different root systems were explored: heart root system (e.g. *Quercus rubra*; Dupuy et al. 2005b), taproot system (e.g. *Pinus pinaster* or *Populus* sp. Dupuy et al. 2005b, 2007; Yang et al. 2014, 2017, 2018) and plate root system (e.g. *Picea*

sitchensis; Dupuy et al. 2005b). Until now, the change in anchorage with tree development has not been considered. The present study takes advantages from the numerical model RootAnchor developed by Yang et al. (2014 and 2017) to investigate the strain and stress induced by wind.

This work aims at quantifying the wind stimuli experienced by the root system during the first tree developmental stages. The challenge of this study was to design a numerical experimentation that reproduced changes in the tree wood and structural properties with tree development, in order to investigate how tree development impacts the mechanical stimuli experienced by the roots at different ages. For that purpose, the calculation of the forces acting on the tree crown included the wind flow changes with time (weekly, monthly and annually) and with stand age. The design of the numerical experiments aims at compiling knowledge on (i) the wind turbulent flow using the model of Dupont (2016), (ii) the biomechanics of aerial parts using the ForestGale model (Gardiner et al. 2000) and (iii) the biomechanics of root systems using the RootAnchor model (Yang et al. 2017). *Pinus pinaster* in sandy soils was used in this study because these three models were validated for this species. Moreover, a chronosequence (4-, 6- and 13-year-old) of 3D-digitized root systems of *P. pinaster*, growing under a prevailing wind direction, was available allowing model parametrization and observation of acclimation at several developmental stages.

Based on the previous studies on aerial parts showing that the thigmomorphogenesis is explained by the strain and stress induced by wind, we focused our analysis on the strain/stress distribution along roots and how it changes with tree development.

4.2 Materials and Methods

4.2.1 Stand, tree and root characteristics

We used a chronosequence of *P. pinaster* tree measurements (4-, 6- and 13-year-old trees) to build a virtual tree architecture (Table 11). These virtual patterns were used to simulate trends in strain and stress distribution and compare them with observations for wind acclimated root systems reported in literature. This chronosequence was obtained from seeded stands, same local provenance and no damaged trees (straight trees without anchorage failures). A total of 32 trees were used (Table 11). These trees were characterized by increasing size (e.g. diameter at breast height (dbh) ranging from 2.2 to 17.3 cm at 4- and 13-year-old; Table 11). The vegetative structures were different according to stand ages, with one vegetative layer at 4- and 6-year-old (undergrowth and trees mingled; Yauschew-Raguenees 2012) and two vegetative layers at 13-year-old (undergrowth and trees separated; Yauschew-Raguenees 2012). The database covers a wide range of tree size ranging from small taproot root systems (younger stages; 4- and 6-year-old trees) to bigger secondary sinker root systems

(older stage; 13-year-old trees). They grew in a sandy spodosol, with a water-table rising to about 50 cm depth in winter and going down to 1.5 m depth in summer (Cottinet 1974). This soil is characterized by an organic horizon at 0-20 cm depth and a discontinuous cemented spodic horizon at 40-100 cm depth (Augusto et al. 2010). The root systems were excavated in winter, and the architecture was measured using a 3D digitizer according to Danjon and Reubens (2008). Only the central part of the root system could be measured, i.e. roots within 3 m radial distance. In this part, the amount of roots lost during uprooting is small, but large in the peripheral zone (Danjon et al. 2013b). The 13-year-old root systems were fully detailed in Danquechin Dorval et al. (2016). The 4- and 6-year-old are unpublished data sets. The measured root systems show a wide diversity between and inside each developmental stage (see Danjon et al. 1999; figure 6 in Danquechin Dorval et al. 2016; Table 11).

Table 11 Mean characteristics of trees and their associated wind loading properties in the database, \pm standard deviation. White part of the table: aerial part characteristics; grey part of the table: below ground characteristics.

Age (a; year)	4	6	13	Data or method
Number of tree	18	6	8	Database
Height of tree (h; m) and top canopy (Ch; m)	1.9 \pm 0.3	3.8 \pm 0.7	9.9 \pm 1.0	Database
Diameter at breast height (dbh; cm)	2.2 \pm 0.4	6.4 \pm 1.6	17.3 \pm 0.8	Database
Leaf area index (LAI)	2.8	3.1	3.7	Porté et al. 2000; Moreaux 2012
Displacement height (z_d ; m)	1.7	3.5	9.2	Dupont 2016
Canopy roughness (z_0 ; m)	0.04	0.08	0.21	Dupont 2016
Total coarse root number	102.5 \pm 54.1	160.0 \pm 75.7	157.2 \pm 64.4	Database
Maximum depth (cm)	-55.1 (\pm 11.4)	-77.9 (\pm 21.5)	-89.9 (\pm 9.9)	Database
Maximum radial distance (cm)	203.1 \pm 82.5	289.5 \pm 56.2	316.0 \pm 69.5	Database
Maximum branching order of root	4 \pm 0	4 \pm 0	5 \pm 1	Database

4.2.2 Simulating the action of wind for three tree ages

In order to simulate the wind action at different developmental stages (4-, 6- and 13-year-old trees), we estimated the effect of one gust (U_i ; $m\ s^{-1}$) by calculating the corresponding gust drag force (F_i ; N) applied on the crown. The calculation of the gust drag force included its variations with the characteristics of both the stand (density, undergrowth...; Gardiner et al. 1997) and the tree (height, diameter at breast height, crown surface, mechanical properties of wood...; Gardiner et al. 2016). For each tree development stage, three gusts were examined corresponding to three wind speed return periods (weekly (W), monthly (M) and annual (A); U_{iW} , U_{iM} and U_{iA}).

- **Drag force on tree crown induced by a wind gust**

The gust drag force (F_i) induced by one gust (U_i) on the aerial tree part was estimated from ForestGALES model (Gardiner et al. 2000). This model represents the wind loading by the average drag or force (F) acting at the displacement height (z_d ; m; a measure of the average height on the tree at which the wind acts; Thom 1971), with F giving by:

$$F = \tau D^2, \quad (1)$$

where D (m) is the spacing between trees and τ ($N\ m^{-2}$) the shear stress defined by:

$$\tau = -\rho u_*^2, \quad (2)$$

where ρ ($\approx 1.22\ kg\ m^{-3}$) is the air density and u_* ($m\ s^{-1}$) the friction velocity.

The friction velocity can be estimated from the mean wind speed equation at canopy level (U_h):

$$U_h = \frac{u_*}{k} \left[\ln \left(\frac{Ch - z_d}{z_0} \right) + \hat{\psi}_m(Ch) \right], \quad (3)$$

where Ch (m) is the canopy height, k the Von Karman's constant (≈ 0.40), z_0 (m) the canopy roughness length and $\hat{\psi}_m$ the influence of

mixing layer eddies within the roughness sublayer on the mean wind profile. The displacement height (z_d) and the canopy roughness length (z_0) are defined as:

$$z_d = Ch - \beta^2 \left(\frac{4Ch}{LAI} \right), \quad (4)$$

and

$$z_0 = (Ch - z_d) \exp \left(\frac{-k}{\beta} \right) \exp \left(\hat{\psi}_m(Ch) \right), \quad (5)$$

where β ($= 0.3$) is a coefficient that controls the extinction of the wind velocity profile within the canopy and LAI the cumulative plant area index of the canopy.

By substituting τ in Eq. (1) using Eq. (2) and Eq. (3), we obtain a general expression of the force according to stand characteristics and wind speed at canopy top, given by the following expression:

$$F = -\rho \left(\frac{DU_h k}{\ln \left(\frac{Ch - z_d}{z_0} \right) + \hat{\psi}_m(z)} \right)^2. \quad (6)$$

The gust drag force (F_i) was estimated from equation (6) where the mean wind speed at canopy top (U_h) was substituted by the gust wind velocity (U_i):

$$F_i = -\rho \left(\frac{DU_i k}{\ln \left(\frac{Ch - z_d}{z_0} \right) + \hat{\psi}_m(z)} \right)^2. \quad (7)$$

- **Wind gust speed at canopy top**

The simple wind–tree interaction model developed by Dupont (2016) was used to calculate the U_i , z_d and z_0 variables of gust drag force (Eq. (7)). This model includes a new statistical turbulent wind model at canopy top to better account for the gustiness of the flow. It was validated against turbulent flow dataset measured in a *P. pinaster* stand (Dupont 2016). The advantage of this model is to provide the wind gust velocity at canopy top (U_i) based on the wind speed measured from a nearby meteorological station (U_{met}) and the tree stand characteristics. U_{met} is them

extrapolated to U_h as follow:

$$U_h = U_{\text{met}} \frac{\ln(H/z_{0\text{met}})}{\ln(z_{\text{met}}/z_{0\text{met}})} \frac{\left[\ln\left(\frac{\text{Ch}-z_d}{z_0}\right) + \hat{\psi}_w(\text{Ch}) \right]}{\left[\ln\left(\frac{H-z_d}{z_0}\right) + \hat{\psi}_w(H) \right]}, \quad (8)$$

where U_{met} (m s^{-1}) is the reference wind speed measured at the nearby meteorological (hourly mean wind speed), z_{met} (2 m) is the height of the mast at the meteorological station, $z_{0\text{met}}$ (0.03 m) the roughness length at the meteorological station and H (200 m) is the extrapolated height.

Then, turbulent fluctuations around U_h are built to obtain realistic time series and gust velocity at canopy top (U_i):

$$U_i = U_h + (\sigma_i U_i^*), \quad (9)$$

where U_i^* is the normalized wind speed (= 4, corresponding to normalized wind speed for the probability of the maximum gust wind speed) and σ_i the standard deviation of the process U_i ($=0.81U_h$).

More details on the model can be found in Dupont 2016 (Sections 2.2 and 2.3).

- **Parameters used to simulate wind action on maritime pine**

- Change in stand characteristics during tree establishment

The three stands of maritime pine selected were characterized by increasing size (canopy height (Ch) ranging from 1.9 to 9.9 m for 4- and 13-year-old, respectively; [Table 11](#)). For 13-year-old, the LAI value (3.7) was estimated from the allometric equations developed by Porte et al. (2000) for mature maritime pines. The 4- and 6-year-old trees were too small to apply these allometric equations. The LAI values (1.1 and 1.4 for 4- and 6-year-old, respectively) came from detailed descriptions given by Moreaux (2012) and Porté et al. (2000) for maritime pines of similar dimensions. Indeed for 4- and 6-year-old, stands are characterized by a particular

vegetative structure. The undergrowth is mingled with the trees. To take into account this structural particularity, we combined the undergrowth LAI (1.7; Yauschew-Raguene 2012) to that of the trees. Tree density (d ; 1250 trees ha^{-1} ; Dupont 2016) and spacing between trees (D ; 2.8 m; Dupont 2016) were assumed to be constant and similar values were assigned at each developmental stage.

- Simulated wind regimes

The three stands were located in the vicinity of the same meteorological station (Agroclim INRA; Cestas - Pierroton, France, 44.742° N; -0.782° E, less than 20 km between the stand and the station), thus providing a common reference wind speed (U_{met}). Three return periods (weekly (W), monthly (M) and annually (A)) were considered in simulations as the kinetic of mechanical stimulation is known to considerably impact the acclimation process. We estimated the wind speed return periods using the wind data estimated by mean hourly wind speed measured at 2 m above the top at the meteorological station. The wind speed return periods were deduced from the frequencies of occurrence of the mean hourly wind speeds. It consisted of recording the frequencies of occurrence of wind speed between 0 and 10 m s^{-1} over a time period to establish a curve of the return periods as function of the wind speed. Here the return period is defined as the inverse of the frequency of occurrence ([Fig. 41a](#)).

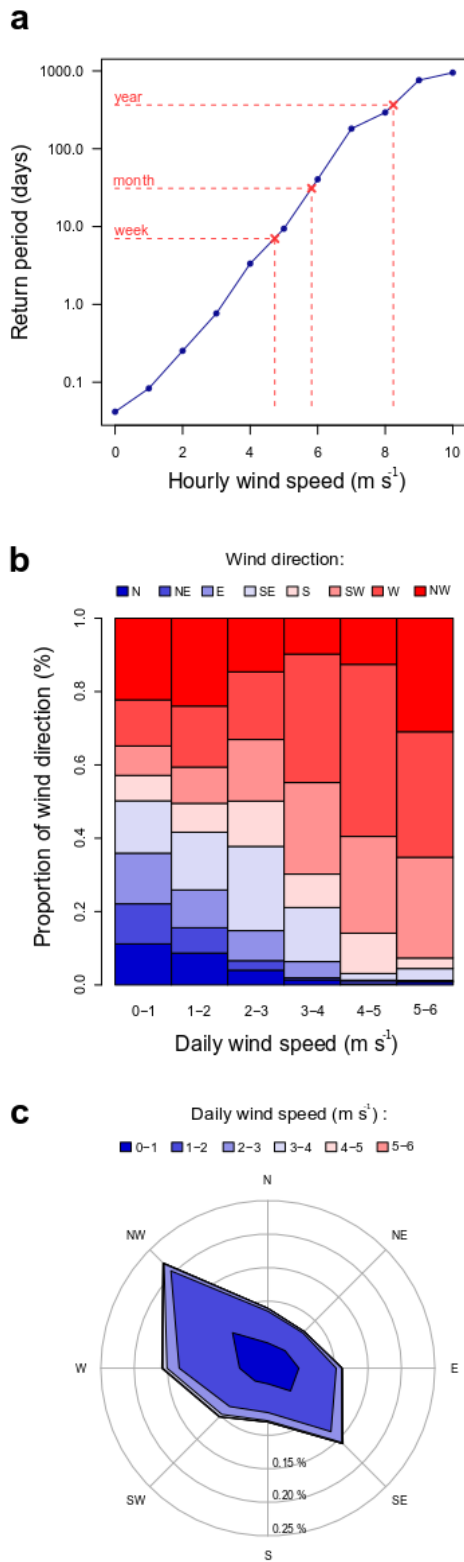


Fig. 41 Hourly wind speeds at three return periods (weekly, monthly and annual) and (b and c) wind sectors contributions at the Agroclim INRA meteorological station (Cestas - Pierroton, France, 44.742° N ; -0.782° E). The wind speed at each return period was calculated from hourly wind speed and on

sample period ranging from 1st January 1996 until 1st January 2018. (a) The maximal hourly wind speed was obtained for annual return period ($8.24 m s^{-1}$). (b) On average wind from west direction (SW, W and NW) was prevailing for chronic (e.g. $1-2 m s^{-1}$) and exceptional daily wind speeds (e.g. $5-6 m s^{-1}$), with proportions higher than 50 %. (c) The chronic daily wind speed ($1-2 m s^{-1}$) had the more important contribution to total wind recorded (54%).

Interpolating this curve allowed to determine the three wind speed velocities corresponding to the return periods (W, M and A). A wide sample period (from 1st January 1996 until 1st January 2018) was used to estimate accurately the wind speeds of monthly and annual return periods (long return periods). The three hourly wind speed return periods (U_{metW} , U_{metM} and U_{metA}) are 4.7 , 5.8 and $8.2 m s^{-1}$ for the weekly, monthly and annual return periods, respectively (Table 12; Fig. 41a). Using equations (8) and (9), three gust wind speeds at the canopy level for the three return periods (U_{iW} , U_{iM} and U_{iA}), were computed according to stand characteristics and the hourly wind speed of the meteorological station (U_{metW} , U_{metM} and U_{metA}). Then, the three forces (F_{iW} , F_{iM} and F_{iA}) were computed according to stand characteristics and gust wind speeds (U_{iW} , U_{iM} and U_{iA}) using the equation (7) (Table 12).

The direction of the gust drag force was deduced from the analysis of prevailing wind at the meteorological station. The wind direction (North, North-East, East, South-East, South, South-West, West and North-West) contribution at several daily wind speeds (ranging from $0-1$, $1-2$, $2-3$, $3-4$, $4-5$ and $5-6 m s^{-1}$) had been used to estimate the prevailing wind direction. Winds from west sectors (South, West and North-West) were dominant for chronic (low intensity but large frequency; $1-2 m s^{-1}$: 54 % of total wind recorded with 51

% from West sectors; Fig. 41b and 41c) and strong (large intensity and low frequency; 4-5 m s⁻¹: 0.3 % of total wind recorded with 86 % from West sectors; Fig. 41b and 41c) daily wind speeds. Consequently, the west sector corresponded to the prevailing wind direction as was already identified by Danjon et al. (2005) and Danquechin Dorval et al. (2016). The parameters used for our calculations are summarized in Table 11 and 12. We assessed the reliability of the gust wind speed and the gust drag force by comparing our calculations with published values (Cucchi et al. 2005; Dupont et al. 2018).

4.2.3 Calculations of the stress and the strain in the root system induced by wind

- **Anchorage model**

The RootAnchor model (the version of Yang et al. 2017) was used to calculate the strain-stress distributions (nature and intensity) in the root system for different developmental stages and wind return periods. This model is based on the numerical finite element code ABAQUS that calculates stress and strain of solid structures. RootAnchor is composed of three parts: (1) the parallelepiped soil domain, (2) the root system and (3) a stem at the top of which the gust drag force is applied. More details of model development and its validation against pulling tests of maritime pine can be found in Yang et al. (2014, 2017

and 2018).

The model was composed of a parallelepiped soil domain discretized with 8-node linear brick elements (length × width × depth: 10 × 10 × 5 m), a root system and a vertical stem modelled as a 3-D assemblage of discretized beams with a defined topology, branching pattern, geometry placed in the centre of the soil domain. Roots and stem were meshed with 3-D two-node linear Timoshenko beam elements with circular cross sections. The stem was attached to the top of the root stump. The application of gust drag force on the stem top was simulated by applying a corresponding horizontal displacement at the displacement height (z_d). The model calculated the reaction force at z_d and the stress and the strain every root segment centimeter at the different increments of the tree loading. The entire root-soil system was also constantly subjected to gravity load during the loading process, with a vertical downward acceleration g of 9.81 m s⁻². Constitutive laws for soil material were those of Yang et al. (2017). Soil material properties were assumed to be linearly elastic at the initial state and plastic following the Mohr-Coulomb failure criterion. Table 13a summarized the values of the mechanical properties used in our simulations corresponding to the measurements performed on sandy podzol by Yang et al. (2014).

Table 12 Wind speeds at meteorological station and canopy top and their associated bending forces according to return periods (weekly (W), monthly (M) and annual (A)) and developmental stages.

Age (a; year)	4			6			13		
Return period	W	M	A	W	M	A	W	M	A
Hourly wind speed at meteorological station (U_{met} ; m s ⁻¹)	4.7	5.8	8.2	4.7	5.8	8.2	4.7	5.8	8.2
Hourly wind speed at canopy top (U_h ; m s ⁻¹)	1.8	2.2	3.1	2.0	2.4	3.4	2.3	2.8	3.9
Gust speed at canopy top (U_i ; m s ⁻¹)	7.6	9.4	13.3	8.3	10.2	14.4	9.5	11.7	16.6
Force applied at displacement height (F_i ; N)	16	23	47	24	37	73	95	143	287

- **Architecture of root and stem patterns**

Virtual root patterns were parametrized at each stage following the method of Yang et al. (2017; Fig.42). This method allowed us for to capture the change in the root system geometry with stage development whereas observations exhibited large variability. This method consists in building a 3D virtual root pattern from a set of real root systems measured in detail (Fig.42a). These root patterns were composed only of root components important for tree anchorage: the taproot (first-order-root; Fig. 42b), the shallow roots carried by the stump (second-order-roots; Fig. 42b and 42c), and the third-order sinker roots carried by the shallow roots (Fig. 42b). The root pattern is divided in two areas: the area delimited by the zone of rapid taper (ZRT; close to the stump) and the area outside the rapid taper (Fig. 42b and 42c). The ZRT is characterized by additional secondary growth that plays a major role in anchorage (Coutts 1983a; Danjon et al. 2005). The taper of the roots was modelled by a chain of linked cylindrical root segments tapering off in diameter (Fig. 42b and 42c). As *P. pinaster* does not grow adventitious roots or retarded branching (Burbidge 1936; Danquechin Dorval et al. 2016), the shallow and sinker root number was supposed similar at each developmental stage. The root number

by compartments (shallow and sinker roots) was defined from the 13-year-old trees. Based on our estimation of the prevailing wind direction (Section 2.3.2), the root pattern was divided into three discontinuous sectors: leeward sector (LW; roots located between 45° and 135° toward the north), windward sector (WW; roots located between 225° et 315°), and perpendicular sectors (PP; roots located between 135° and 225° and between 315° and 45°).

The stem was modelled by a chain of five linked cylindrical segments. The segment diameters were estimated from the Biging (1984):

$$d_{\text{stem}} = \text{dbh} (b_1 + b_2 \log(1 - T^{1/3})) (1 - e^{-(b_1/b_2)}), \quad (10)$$

where dbh (m) is the diameter at breast height, $T (= h_0/h)$ is the relative height, h (m) is the tree height and h_0 (m) is the height above the soil. The b_1 and b_2 parameters (1.241 and 0.286, respectively) were estimated using a non-linear least squares approach (“nls” function in R) with diameters measured at several heights in 12-year-old maritime pines growing in the same conditions (not showed here).

The geometric parameters of the three developmental stages (root system and stem) are summarized in supplementary data (see Appendix of Annexe 2).

Table 13 Material properties of (a) soil and (b) roots considered in RootAnchor: elastic and plastic behaviour (Mohr–Coulomb) for soil and elastic for roots.

a. Soil properties

Item	Value
Density (ρ_s ; kg m ⁻³)	1410.00
Young’s modulus (MOE _s ; GPa)	19.86
Poisson ratio (ν)	0.33
Cohesion (c ; kPa)	21.40
Friction angle (φ ; °)	14.62
Dilation angle (ψ ; °)	0.00

b. Stem and roots properties

Age (a; year)	4	6	13
Density (ρ_t ; kg m ⁻³)	268.6	298.1	364.5
Young’s modulus (MOE _t ; GPa)	4.1	4.8	6.5

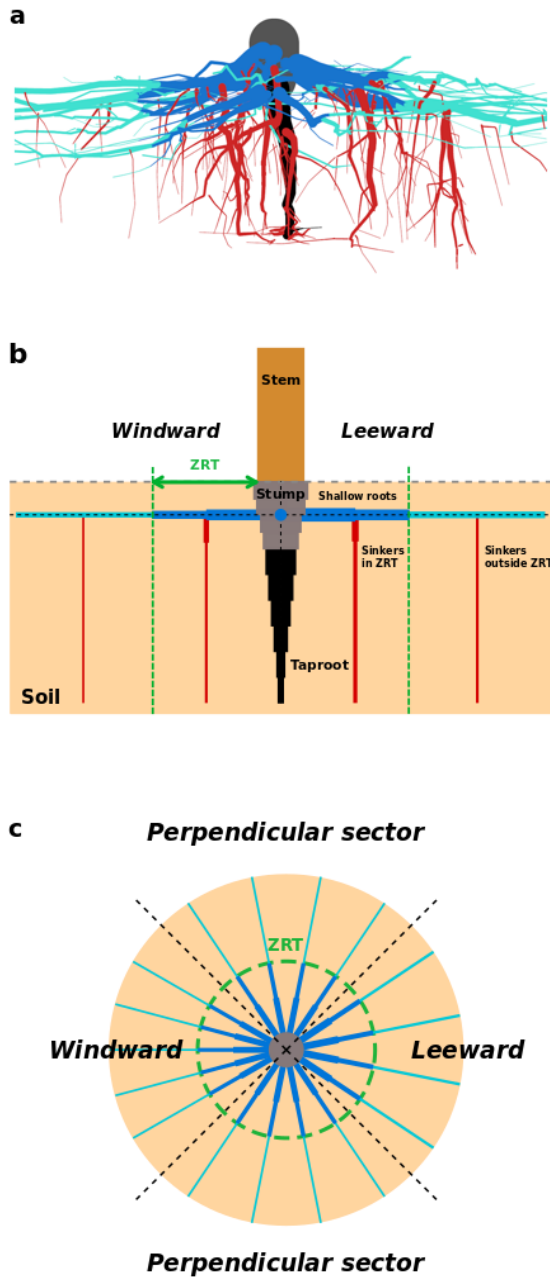


Fig. 42 Schematic representation of the methodology employed to generate root patterns of maritime pine. (a) Views of a 13-year-old digitized root system and (b) side and (c) top views of root pattern obtained. The root system is composed of a stump (gray), a taproot (black), shallow roots (blue) and sinker roots (red). The shallow roots are divided in two portions: in (dark blue) or beyond (light blue) the ZRT.

- **Wood mechanical properties at different development stages**

Different assumptions were applied to account for the change in the wood properties for both the stem and the roots with tree development.

First, as the range of gust drag forces examined in our simulations were lower than the forces resulting in tree damage, we assumed elastic laws for wood properties.

Both the roots and the stem were assumed linearly elastic following Hooke's law:

$$\sigma = \text{MOE}_t \varepsilon, \quad (11)$$

where σ is the stress, MOE_t the modulus of elasticity and ε the strain. We assumed a constant value for both the stem and the roots at each different development stage.

Secondly, we estimated the MOE_t at each developmental stage following Sellier's et al. (2008) methodology, developed for maritime pine stems. The MOE_t was determined from radial variation of wood properties at ring scale. A modulus of elasticity (MOE_r) was estimated at each cambial age (ca) for each new ring laid down, defined by:

$$\text{MOE}_r(ca) = \begin{cases} \text{MOE}_0 & \forall ca=1 \\ ca \left(\frac{\text{MOE}_M - \text{MOE}_0}{a_{JM} - 1} \right) + \text{MOE}_0 & \forall ca > 1 \text{ \& } \forall ca < a_{JM}, \\ \text{MOE}_M & \forall ca \geq a_{JM} \end{cases} \quad (12)$$

where a_{JM} is defined as cambial age limit between juvenile and mature wood, MOE_0 is the modulus of elasticity in the first ring and MOE_M the module of elasticity in the mature wood. This means that from the first ring ($ca=1$) to mature stage ($ca= a_{JM}$), the MOE_r was assumed linear until reaching the MOE_M value as reported in literature (Pearson and Ross 1984; Zobel and Sprague 1998; Larson et al. 2001; Moreau 2010; Missanjo and Matsumura, 2016). For our simulations, our estimation of a_{JM} , MOE_0 and MOE_M for *P. pinaster* was based on Moreau (2010; $a_{JM} = 9$ years) and Sellier et al. (2008; $\text{MOE}_0 = 2.5$ GPa ; $\text{MOE}_M = 8.1$ GPa).

Finally, the module of elasticity at a specific developmental stage ($MOE_t(i)$; **Table 13b**), was obtained by averaging all $MOE_r(ca)$ from the first year of growth:

$$MOE_t(i) = \frac{1}{i} \sum_{ca=1}^i MOE_r(ca). \quad (13)$$

The wood density at a specific developmental stage ($\rho_s(i)$) was estimated according to Yang et al. (2014; **Table 13b**) from the relationship between wood density and modulus of elasticity (Badel et al. 2015):

$$\rho_t(i) = 39.94 MOE_t(i) + 109.91. \quad (14)$$

Finally, as the root wood mechanical property modifications with age are poorly documented, we used for the roots the same properties than for the stem.

- **Analysis: strain and stress in relation to wind and development stages**

The wind-tree interaction model (Dupont 2016), gust drag force equations (Gardiner et al. 2000), Biging model (1984) and Sellier et al. (2008) wood properties model were implemented in R (R Core Team, 2018) to estimate parameters detailed in **Table 11** and **12**. Similarly, geometric parameters of root system patterns (see **Appendix of Annexe 2**) were estimated using R software and digitized root systems using the Danjon et al. (2013) methodology. Once all parameters estimated for each developmental stages and wind return periods, the RootAnchor model (Yang et al. 2017) was run for each case using the ABAQUS software, version 6.13 (<https://www.3ds.com/products-services/simulia/products/abaqus/>).

We examined how the intensities of roots strains change with the three developmental stages and with the wind regime in relation to mechanoperception mechanisms established in literature. Then we examined the distribution, the nature and the intensities of stress in

relation to the syndromes of acclimation such as modification in the root geometry and in the wood properties reported in literature.

For the stress distribution, we examined the stress variation with depth for the taproot and with the distance from the stem for shallow roots every 10 cm. For the nature of stress, we examined bending, tensile and compressive stresses for the root segments. To examine the bending in the root segments, we analyzed the stress distribution on the root segment sides where beam bending is characterized by positive tensile stresses and negative compressive stresses on both sides of the beam neutral axis (the central beam axis). Bending in the taproot under drag force corresponded to tensile or compressive stresses on both leeward and windward sides, denoted by σ^{LW} or σ^{WW} where the exponent corresponds to the side relative to the neutral axis. Similarly for shallow roots, the bending corresponded to tensile or compressive stress on both root upper and lower sides denoted by σ^{UP} or σ^{LO} . In addition to the effect of the wind regime and the development stage, we also examined possible asymmetry in the stress distribution in the shallow roots resulting from the wind direction by comparing σ_{LW}^{UP} , σ_{WW}^{UP} , σ_{LW}^{LO} , and σ_{WW}^{LO} where the subscript denotes the wind sector.

First, we compared the upper and lower sides of shallow roots in each wind sector (Δ_{in}) to estimate the most constrained root side for a given wind sector and radial distance. For example, we compared the windward upper sides (σ_{WW}^{UP}) and windward lower sides (σ_{LW}^{LO}) of shallow roots to estimate the most constrained root side in the windward sector ($\Delta_{inWW} = (\sigma_{WW}^{UP} - \sigma_{LW}^{LO}) / \text{mean}(\sigma_{WW}^{UP}, \sigma_{LW}^{LO})$).

Secondly, we compared a given root side between the windward and leeward wind

sectors (Δ_{bet}) to estimate the most constrained wind sector for a given root side and radial distance. For example, we compared the upper side of shallow roots between the leeward (σ_{LW}^{Up}) and windward (σ_{WW}^{Up}) sectors to estimate the most constrained sector for the upper root side ($\Delta_{betUp} = (\sigma_{LW}^{Up} - \sigma_{WW}^{Up}) / \text{mean}(\sigma_{LW}^{Up}, \sigma_{WW}^{Up})$).

4.3 Results

4.3.1 Methodological validations: gust speed and drag force on aerial tree parts

We compared our calculations for the wind gust speed (U_i) and the gust drag force (F_i) against two data sources. Firstly, the wind speeds recorded by Dupont et al. (2018) during storms are found in good agreement with our estimation based on equation (6) and Dupont (2016) methodology. The mean (U_h) and gust wind speeds (U_i) were recorded simultaneously during four non-destructive wind storms in February 2017 at canopy top by Dupont et al. (2018). The mean wind speeds (U_h) recorded at the canopy top were ranging from 5.0 to 6.4 m s⁻¹ with gusts (U_i) between 22.1 and 24.6 m s⁻¹. Using wind speed measured from the nearby meteorological station at the same time ($U_{met} = 8.6$ m s⁻¹; INRA meteorological station, Cestas - Pierroton, France) and the stand characteristics ($h = 15.2$ m, $dbh = 0.27$ cm, $LAI = 3.2$, $d = 660$ tree ha⁻¹, $D = 3.9$ m; Dupont et al. 2018), we estimated the mean ($U_h = 5.0$ m s⁻¹) and gust ($U_i = 21.0$ m s⁻¹) wind speeds at the canopy with equation (6) and Dupont (2016) methodology. Both values were comparable to the recorded values of Dupont et al. (2018). Second, our calculations for U_i and F_i were satisfactory compared to the semi-empirical method proposed by Cucchi et al. (2004, 2005) to estimate the gusts (U_i) speeds

at which maritime pine uprooting occurs. This semi-empirical method used the critical bending moment M_c at tree uprooting defined as:

$$M_c = F_i^c z_d. \quad (15)$$

Then M_c is given by an empirical relationship by Cucchi et al. (2004):

$$M_c = 35462 (h \cdot dbh^2) + 2498.8. \quad (16)$$

Cucchi et al. (2005) estimated M_c and the gusts speed range corresponding to uprooting for a 20-year-old maritime pine stand ($h=13.5$, $dbh=19.5$, $LAI=3.36$, $d=1500$ tree ha⁻¹, $D=2.6$ m): their critical moment corresponded to a drag force of $F_{icrit} = 1.533$ kN for gusts (U_{icrit}) ranging between 30.0 and 35.0 m s⁻¹. For these stand and gust speed at canopy top characteristics, our calculations yielded a drag force of $F_{icrit} = 1.449$ kN, a value closed to Cucchi et al. (2005) estimations. These results prove the robustness of our calculation and justify further interpretation of the simulations.

4.3.2 Wind speeds and drag forces experienced during tree development

The gusts (U_i) and hourly (U_h) wind speeds sensed at the canopy top increases with the developmental stages and return periods (Table 12). The 4-year-old trees are characterized by the lowest gust wind speed at the canopy top for the weekly return period ($U_{i4W} = 7.6$ m s⁻¹; Table 12) while the largest gust wind speed is computed at 13-year-old for the annual return period ($U_{i13A} = 16.6$ m s⁻¹; Table 12). As observed for wind speed, the drag forces applied at the displacement height are the largest for the older developmental stage and for the annual return period ($F_{i13A} = 287$ N; Table 12) while the lower drag force is observed for the 4-year-old for the weekly return period ($F_{i4W} = 16$ N; Table 12). These values remain small in comparison to the

estimations of thresholds causing tree uprooting ($F_{\text{icrit}} = 1.449\text{kN}$ and $U_{\text{icrit}} = 35.0 \text{ m s}^{-1}$; see above). This confirms our hypothesis of elastic strains in our RootAnchor simulations.

4.3.3 Change in root strain during tree development

The root strain intensities decrease during tree development despite an increase in drag forces applied at the displacement height (Table 14): the largest deformations inside the root system are +0.30% at 4 years, +0.11 % at 6 years and +0.11% at 13 years corresponding to a gust drag force of 47 N, 73 N and 286 N, respectively (Table 12). The strain distribution within the root system changes during tree establishment.

This is illustrated in Fig. 43 for monthly gust wind speed (U_{IM}). The large strains are mainly localized along the taproot whatever the development stage and the depth of the maximum strain changes with age (Fig. 43). For the shallow roots, strains are also concentrated near the stump for the 4-year-old unlike the 6- and the 13-year-old. At a given development stage, the strains increase with wind gust speed in accordance with the increase in the applied drag force on the tree top (Table 12 and 14).

Table 14 Maximal strains (%) recorded at each developmental stage according to wind return periods (weekly (W), monthly (M) and annual (A)).

Age (a; year)	4	6	13
Weekly (W)	+0.10	+0.04	+0.04
Monthly (M)	+0.15	+0.06	+0.06
Annual (A)	+0.30	+0.11	+0.11

For instance, the maximal deformation within the 4-year-old root system ranges from 0.10 % to 0.30 % for weekly ($U_{\text{iW}} = 7.6 \text{ m s}^{-1}$) and annually gust ($U_{\text{iA}} = 13.3 \text{ m s}^{-1}$), respectively (Table 12 and 14).

4.3.4 Stress distribution within the root system

- **Asymmetry and change in the stress distribution induced by wind**

The direction of the wind induces an asymmetry in the stress distribution in both taproots and shallow roots. It causes taproot bending, characterized by an asymmetry of stress nature in both sides of the central axis (Fig. 44b1). For 4-year-old, the upper taproot part (0-25 cm depth) is characterized by bending with leeward compressive (negative) stress and windward tensile (positive) stress. Zero stress points are observed at 25 cm depth. Beyond 25 cm, stresses are reversed and taproot is characterized by leeward tensile stress and windward compressive stress (Fig. 44b1). The intensities of compressive and tensile stresses are quite similar between leeward and windward parts along the taproot (less than 7 % of difference; Table 15 and Fig. 44b1, 44b2 and 44b3).

Asymmetry is also observed in the stress distribution of shallow roots as illustrated in Fig. 44b4. For 4-year-old, the proximal parts (0-20 cm radial distance) of the shallow roots are characterized by leeward compressive stresses and windward tensile stresses. Moreover, the stress intensities of compressive and tensile stresses are quite similar between the both upper and lower shallow root sides.

In addition, the intensity of wind loading (W, M and A) does not change the shape of the stress distribution in taproot and shallow roots

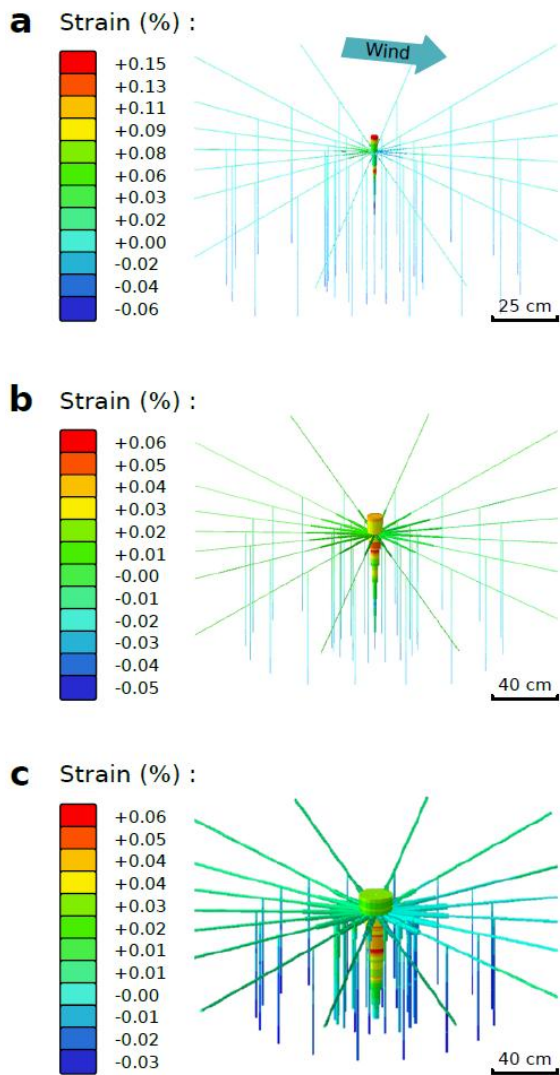


Fig. 43 Distribution of strain on root system as simulated by RootAnchor for monthly wind loading at the three developmental stages ((a) 4-, (b) 6- and (c) 13-year-old). Colours ranging from red to dark blue represent strain intensity from highest tension (positive) to highest compression (negative). Only the proximal part of root systems were illustrated. At all developmental stages, the strains were mainly localized along the taproot with values higher than 0.06 %.

as illustrated in Fig. 44b when comparing the weekly loading to the annual loading.

- **Change in stress nature and intensity during tree establishment**

- Taproot

The taproot stress profiles with depth change with the tree developmental stages (Fig. 44b1, 44b2 and 44b3). The first taproot part at 4- and 6-year-old (0-25 and 0-45 cm at 4- and 6-year-old, respectively; Fig. 44) is characterized by bending with compressive and tensile stresses (Fig. 44b1 and 44b2). Null stress points are observed at 25 cm and 45 cm for the 4- and the 6-year-old, respectively. Beyond these points stresses are reversed (Fig. 44b1 and 44b2). The largest stress intensity is located between 0-10 cm and 10-20 cm depth for 4- and 6-year-old, respectively (≈ 4.3 MPa and 3.1 MPa for the annual return period at 4- and 6-year-old, respectively; Fig. 44b1 and 44b2). The 13-year-old taproot is characterized by bending with leeward compressive stress and windward tensile stress along the entire root (Fig. 44b3). The maximal stress intensity is located between 30 and 40 cm depth (≈ 5.5 MPa for the annual return period; Fig. 44b3).

- Shallow roots

The changes in the stress distribution in the shallow roots with development stage were complex (Fig. 44b4, 44b5 and 44b6). Firstly, the stress distribution changes with the radial distance to the stem. The shallow roots for 4- and 6-year-old are characterized by leeward compressive stress and windward tensile stress at upper and lower sides (Fig. 44b4 and 44b5).

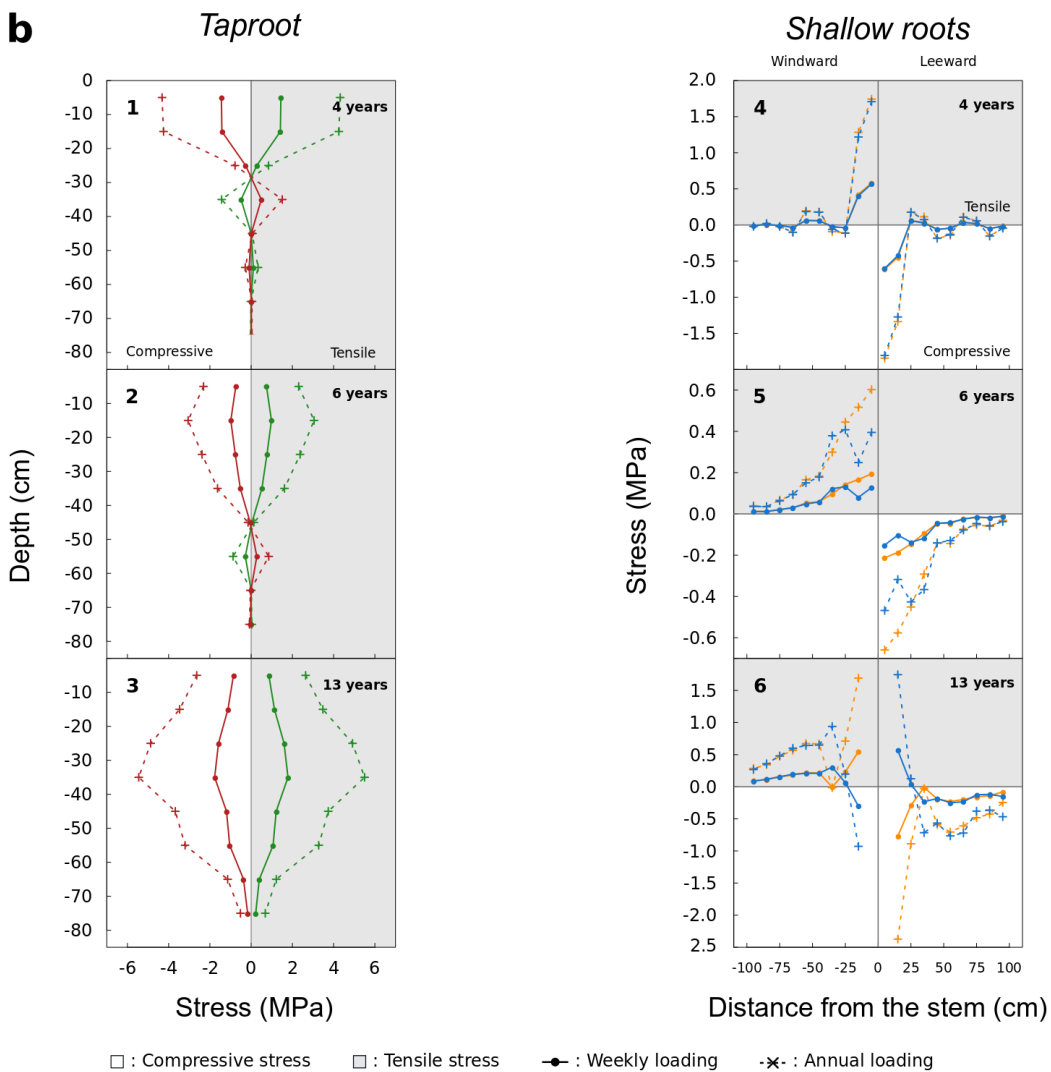
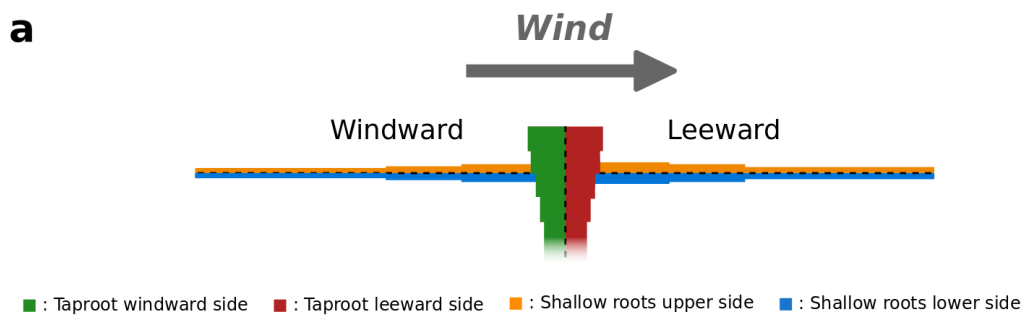


Fig. 44 (a) Schematic representation of root sides recorded to estimate the stress distribution along taproot and shallow roots. Color as a function of root sides. (b) Distribution of stress intensity on (1, 2, 3) the taproot and (4, 5, 6) the shallow roots for weekly and annual wind loading at (1 and 4) 4-, (2 and 5) 6- and (3 and 6) 13-year-old. Line types correspond to wind loading according to return period (solid line: weekly wind loading; dotted line: annual wind loading). Colors of lines and backgrounds as a function of root sides and stress types. On average the maximal stresses were localized on the proximal part of taproot and shallow roots.

The strongest stress intensity is located close to the stump, at 0-20 (0.49 and 1.48 MPa) and 0-35 cm radial distance (0.14 and 0.44 MPa) for 4- and 6-year-old for the weekly and annual return periods, respectively (Fig. 44b4 and 44b5). The 13-year-old leeward and windward shallow roots are characterized by bending in the first 35 cm radial distance (Fig. 44b6). Beyond this part, these roots are characterized by leeward compressive stresses and windward tensile stresses at the upper and lower sides (Fig. 44b6). For the 4- and 6-year-old trees, the maximal stress intensity is located near the stump, in the first 35 cm radial distance for the three return periods (0.32, 0.50 et 0.98 MPa for the W, M and A return period, respectively ; Fig. 44b6).

Secondly, the stress distribution changes as a function of the wind direction when examining differences between the upper and the lower stress intensities as function of wind sector. The upper and lower stress intensities are similar in each wind sectors at 4-year-old (Δ_{in} less than 6 % at 0-10, 10-20 and 60-70 cm radial distance both sectors; Table 16a). Moreover, the leeward and windward sectors are similar for the upper and lower root side stress intensities (Δ_{bet} less than 6 % at 0-10, 10-

20 and 60-70 cm radial distance both root sides; Table 16b). For 6- and 13-year-old, differences between upper and lower side stresses appeared in a given wind sector. For 6- and 13-year-old, the upper root side stress intensities were greater in the 20 first centimetres radial distance for the leeward and windward sectors. It is illustrated in Fig. 44b5 and 44b6 when comparing the orange curves (upper side stress) and blues curves (low side stress) for each wind sector, with differences higher than 25 % between upper and lower root sides in each sector (Table 16a). The largest difference is observed in the windward sector (differences higher than 50 and 45 % at 6- and 13-year-old, respectively; Table 16a). Beyond the first 20 centimetres radial distance, the most important stresses are located in the lower side between 60 and 70 cm radial distances as shown by the relative positions of blue and orange curves on Fig. 44b5 and 44b6 and the negative differences reported in Table 16a. At this radial distance, the most important difference is observed in the leeward sector for 13-year-old ($\Delta_{in}=18.07$ %).

We also observe differences for 6- and 13-year-old between wind sectors for a given root side (upper or lower). The largest stress

Table 15 Stress intensity differences (%) between leeward and windward sides along the taproot according the three developmental stages (4-, 6- and 13-year-old) and wind return periods (weekly (W), monthly (M) and annual (A)). Too low values were not compared (-).

Radial distance (cm)		0-10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70
4-year-old	W	0.01	0.03	2.25	-1.47	-	-	-
	M	0.01	0.05	3.67	-2.54	-	-	-
	A	0.02	0.11	7.43	-5.52	-	-	-
6-year-old	W	-0.08	-0.11	-0.32	-0.82	-	3.04	-
	M	-0.08	-0.12	-0.32	-0.80	-	2.94	-
	A	-0.09	-0.14	-0.32	-0.74	-	2.65	-
13-year-old	W	0.19	0.35	0.90	0.96	1.67	2.29	6.46
	M	0.19	0.35	0.89	0.96	1.67	2.31	6.50
	A	0.19	0.33	0.88	0.95	1.69	2.35	6.64

intensities are observed in the leeward sector for the upper and lower root sides in the 20 first centimetres. It is illustrated in Fig. 44b5 and 44b6 when comparing the orange curves (upper side stress) or blues curves (low side stress) between wind sectors. This is also indicated in Table 16b where Δ_{bet} was systematically positive for radial distances lower than 20cm (more than 8.61 %; Table 16b). The largest difference is observed for the lower root sides at the older stages (Δ_{bet} reached 46.86 %; Table 16b). The differences between sectors for both root sides decreases along the shallow roots at the older stage (e.g. Δ_{bet} lower than 7 and 17 % for the two sectors at 13-year-old; Table 16b). For 6-year-old, the stress intensities are more important in the windward sector (difference lower than -25 and -21 % between upper and lower root side for the two sectors; Table 16b).

4.4 Discussion

4.4.1 Validation of stress/strain patterns

Our study quantified for the first time the mechanical stimuli experienced by root systems for a range of forces in accordance to wind throughout the tree growth (from 16 N for the weekly return period for 4-year-old to 287 N for the annual return period at 13-year-old). Despite several simplifications of parameters involved in our analysis (constant stand density, virtual pattern of root system, wood mechanical properties accorded to cambial age), the order of strain values simulated at the three developmental stages and wind return periods agree with those in literature. Bonnesoeur et al. (2016) for mature beech ($h = 14.3$ m and $dbh = 12.5$ cm) during exceptional gust (22 m s^{-1} above the canopy top for annual return period) reported strains of +0.15 %. In our simulation and for similar

Tableau 16 Stress intensity differences (%) between the upper and lower side along shallow roots, (a) inside (Δ_{in}) or (b) between (Δ_{bet}) winds sectors according the three developmental stages (4-, 6- and 13-year-old) and wind return periods (weekly (W), monthly (M) and annual (A)). Absent or too low values were not compared (-).

a.

Return period		W			M			A		
Radial distance		0-10	10-20	60-70	0-10	10-20	60-70	0-10	10-20	60-70
4-year-old	LW	2.11	5.07	3.90	2.09	5.02	3.88	2.05	4.88	3.82
	WW	2.04	4.92	2.12	2.05	4.96	2.13	2.09	5.08	2.17
6-year-old	LW	29.02	45.03	-5.83	29.01	44.99	-5.81	29.00	44.90	-5.76
	WW	34.47	51.77	-2.68	34.47	51.80	-2.68	34.48	51.88	-2.69
13-year-old	LW	-	26.41	-18.07	-	26.41	-18.10	-	26.42	-18.14
	WW	-	45.16	-6.17	-	45.17	-6.16	-	45.18	-6.15

b.

Return period		W			M			A		
Radial distance		0-10	10-20	60-70	0-10	10-20	60-70	0-10	10-20	60-70
4-year-old	Upper	5.50	4.23	7.74	5.49	4.17	7.74	5.44	4.03	7.77
	Lower	5.44	4.08	6.04	5.45	4.12	6.07	5.47	4.24	6.19
6-year-old	Upper	8.71	10.58	-24.61	8.68	10.53	-24.49	8.61	10.38	-24.17
	Lower	15.72	21.55	-20.90	15.70	21.60	-20.81	15.66	21.73	-20.57
13-year-old	Upper	-	28.60	7.43	-	28.62	7.36	-	28.69	7.18
	Lower	-	46.79	16.76	-	46.81	16.72	-	46.86	16.60

wind return period ($16.6 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ above the canopy top for annual return period) and developmental stage (13-year-old; $h=9.90\pm 0.97 \text{ m}$ and $\text{dbh}=17.25\pm 0.77 \text{ cm}$), we calculated strain of $+0.11\%$. This result suggests that the main factors involved in wind-induced strain on tree have been well characterized. This means that accounting for the change in stand density during tree development (e.g. thinning by stand management) that may bring different wind speeds and strains on trees is not required at these developmental stages (Ruel et al. 2003; Krause et al. 2014; Lemay et al. 2018). Similarly, wood mechanical properties are known to change (e.g. heartwood establishment) during tree development and can modulate strains sensed by the tree (Stokes and Mattheck 1996; Niklas 1999; Berthier et al. 2001; Plomion et al. 2001; Christensen-Dalsgaard et al. 2007, 2008; Trupiano et al. 2012; Telewski 2016). But these changes could be neglected in a first step.

The main limits of this study reside in the validation of the stress/strain pattern against observation. The patterns of stress and strain simulated cannot be easily applicable to different field situations and to other species. Indeed the stress/strain distribution depends on the root architecture. This root architecture varies according to root system type (heart root system, taproot system, plate root system or root system with shallow roots and secondary sinkers; Köstler 1968; Stokes and Mattheck 1996; Dupuy et al. 2005b; Fourcaud et al. 2008), environment (e.g. water table or cemented horizon; Nicoll and Ray 1996) or developmental stages (anatomic, topologic and geometric modifications; Christensen-Dalsgaard et al. 2007, 2008). Consequently, one can expect intra- and interspecific

variability in the mechanical stimuli experienced by roots.

Despite these limits, we will generalize our findings on the patterns of root mechanical stimuli in the following discussion to compare them with modifications in the root growth reported for maritime pine and other conifer species. Then, we will make assumptions about the possible evolution in the mechanoperception throughout the tree life.

4.4.2 Relation between wind and root biologic response

Firstly, our simulations support the hypothesis that strain stimulates the secondary growth of plant segments. The simulated amplitude of strain agrees with the change in the radial growth root sections observed in literature. In our simulation, the stress intensities decrease rapidly in the first centimeters of taproot and shallow roots. Consequently the stress intensity is mainly located at the stem-root system junction as reported by Ennos (1989, 1995), Crook and Ennos (1996), Stokes and Guitard (1997) and Stokes et al. (1998, 1999). This specific zone is also characterized by an important diameter that decreases rapidly, characterizing the zone of rapid taper (ZRT) and the stump described by several authors (Wilson 1975; Deans 1981; Coutts 1987; Coutts et al. 1999; Nicoll and Dunn 1996; Ruel et al. 2003; Danjon et al. 2005). The leeward sector experiences the largest stress for 6- and 13-year-old. This sector is generally characterized by thicker roots in conifer species when the tree is bending in a prevailing direction (Stokes et al. 1995; Nicoll and Ray 1996; Danjon et al. 2005). These adaptative growths increase the critical bending moment and root system stiffness by increasing the radial distance of the root-soil plate hinge (Crook and Ennos 1996; Coutts

1983a, 1987; Coutts et al. 1999; Danjon et al. 2005). At this stage, both approaches proposed in literature for thigmomorphogenesis remain conceivable for roots. The results are in accordance with the uniform stress hypothesis where the distribution of secondary thickening within the root system balances the wind mechanical stresses to maintain a uniform stress (Metzer 1893; Coutts 1983a; Mattheck and Breloer 1995; Danjon et al. 2005). But the results also agree with the model S^3m proposed by Moulia et al. (2011) that considers strain as the mechanical stimuli driving thigmomorphogenetical response.

Secondly, our simulations of stress distribution allow elucidating different structural adaptations in the shape of the root section reported in literature. Different authors have observed a root eccentricity of lateral section roots, comparable to “I-beams” or “T-beams” (*Picea sitchensis*; Nicoll and Ray 1996). It was supposed that this root eccentricity result from a difference in the mechanical stress intensities between upper and lower root sides. According to the uniform stress concept, this difference would lead to uneven radial growth to maintain a uniform stress within the roots (Mattheck and Kubler 1997; Nicoll and Ray 1996; Stokes et al 1998; Ruel et al 2003). Our simulations quantify these differences between upper and lower root sides for maritime pine root system. For 6-year-old, in the 35 first centimeters of shallow roots, the simulated stress intensities are greater on the upper side of the root on both windward and leeward sectors. This result is in accordance with several observations where radial growth was more pronounced on the upper side near the stem, comparable to “T-beams”, which increases the rigidity of root in compression (Pryor 1937; Fayle 1968; Deans 1981; Nicoll and Ray 1996; Stokes et al. 1998; Niklas 2002; Ruel et al. 2003; Di Iorio et

al. 2007; Krause et al. 2014). Beyond 35 cm the simulated stress intensity is reversed with greater stress in the lower side. This feature explain the larger diameter on the underside of lateral roots, comparable to a “reversed T-beam”, reported by several authors beyond 20-30 cm radial distance (Fayle 1968; Wilson 1975; Deans 1981; Stokes and Guitard 1997; Stokes et al. 1998; Di Iorio et al. 2007). This reversed stress intensity on the shallow roots also justifies the existence of a root hinge at this radial distance (Fayle 1968; Coutts 1983a, 1986; Stokes et al. 1998; Stokes 1999). Also our simulations for the stress intensities in the 4-year-old shallow roots agree with the interpretation that root eccentricity is related to a difference in the stress intensity in root sides. The simulated stress intensity is similar between the upper and lower sides and roots were not stressed in bending. Moreover, at this stage roots are finer and the tree is subjected to low mechanical stress due to wind loading than older stages. It is consistent with the circular radial growth patterns observed by Stokes et al. (1998) in 5-year-old *P. pinaster* trees. Similarly, the circular shape of the roots mentioned by several authors at these radial distances (Fayle 1968; Deans 1981; Ruel et al. 2003; Stokes et al. 1998; Nicoll and Ray 1996; Di Iorio et al. 2007) is coherent with the low simulated stress intensity with lower differences between root sides beyond 20 and 60 cm at 6- and 13-year-old, respectively. The stress intensity between the leeward and windward sides of the taproot was similar at the three developmental stages and wind return periods. Consequently, this departs from the taproot eccentricity reported by Goodman and Ennos (1998) on sunflower and maize after stem flexing, suggesting differences by sector (windward vs. leeward root sides). This uneven radial growth could be attributed to

difference in stress intensity between the perpendicular and the parallel planes to the direction of bending. Measurements of taproot diameter in perpendicular and parallel planes to prevailing wind would be needed to determine a possible uneven thickening and validate this hypothesis.

Thirdly, a change in the stress nature (tensile or compressive stress) predicted by our simulation explains the modification in wood formation in roots. Little is known about root wood formations during mechanical stress (Fayle 1968; Stokes et al. 1998; Niklas 1999; Hsu et al. 2006; Christensen-Dalsgaard et al. 2008) but preliminary works suggest that wind loading can influence root-wood formation in maritime pine (Stokes et al. 1998). Our results show that maritime pine root-wood properties seem linked to locally sensed stress nature. The stress nature observed in leeward and windward sectors are in accordance with the mechanical properties of root-wood described by Stokes et al. (1998) for similar maritime pine developmental stages (5- and 13-year-old trees). For the three developmental stages, compressive and tensile stresses in the leeward and windward sectors are observed, respectively. These sectors are also characterized by shallow roots developed initially under compressive and tensile stresses as suggested in the literature (Stokes et al. 1998; Stokes 1999).

Additionally to wind sectors, the mechanical property variations within the root (between leeward and windward sides for taproot, and upper and lower sides for shallow roots) can be attributed to different stress natures (Stokes et Mattheck 1996; Niklas 1999; Christensen-Dalsgaard et al. 2008). The stem displacement rotates the base of the root system, resulting in bending stresses on the proximal part of shallow roots at the older stage (13-year-old

trees). This bending results in two opposite stresses (tensile and compressive) on the upper and lower root sides. The stress natures observed within roots could explain different wood type formations observed in the proximal part of lateral roots (Stokes et Mattheck 1996; Niklas 1999; Hsu et al. 2006; Christensen-Dalsgaard et al. 2007, 2008). Compressive stress on the upper side of leeward roots and lower side of windward roots in the first 30 centimeters can correspond to compression wood reported by Hsu et al. (2006) and Niklas (1999) for *Pinus radiata* and *Acer saccharum* at the same radial distance. Conversely, tensile stress on the lower side of leeward roots and upper side of windward roots in the first 30 centimeters can be associated to low strength wood reported by Niklas (1999) in identical sectors and root sides. Additionally, the bending stress observed for taproot for all developmental stages, suggests the formation of different wood types between leeward and windward sides. Conversely, for 4- and 6-year-old the stress natures are similar between the upper and lower sides of shallow roots, assuming similar wood on both sides. The different wood properties observed within roots during bending can be associated to flexural wood formation (tensile and compressive flexure wood) recently reported by Roignant et al. (2018) for poplar stem. A study of the cellular characteristics along these roots would be needed to determine more precisely the root-wood formations and modifications during tree development.

4.4.3 Evolution of mechanoperception during tree development

One major result is that the strain on tree roots due to wind decreases with tree growth. These findings are not trivial as the increase in tree height with growth induces a higher drag force due to the wind flow in the canopy at higher height and a higher turning moment on the root system. For the 4-year-old, large simulated strains are observed for low wind speed events (+0.10% for 7.6 m s^{-1} gusts). The low wind speeds recorded at the canopy top are mainly related to small tree heights and decreasing wind speeds with altitude. Moreover, the abundant undergrowth increases stand density and roughness, decreasing wind speed sensed at the canopy top. Despite the lower wind speed recorded at the canopy top, this developmental stage is characterized by the largest strains (e.g. +0.30 %). This result can be explained by poorer geometric and wood mechanical characteristics (dbh= 2.92 cm; MOE= 4.1 GPa; $\rho_s = 268.6 \text{ kg m}^{-3}$), increasing the flexibility of the stem through a reduction in the material stiffness. At this stage, the stem and the root system have a greater capacity for reconfiguring and bending without rupture because of the low wood stiffness (Telewski 1995). There is elastic resilience that allows the tree part to remain within its elastic limit for greater loads. For the older developmental stage (13-year-old), an opposite kind of biomechanical response is observed according to greater geometric and mechanical wood characteristics (dbh= 17.25 cm; MOE= 6.5 GPa; $\rho_s = 364.5 \text{ kg m}^{-3}$). This developmental stage is characterized by low strain magnitudes (e.g. +0.04 %) even if experienced wind speeds are very high (e.g. gusts of 16.6 m.s^{-1} at canopy top). The structural properties at this stage allow greater resistance to bending. The

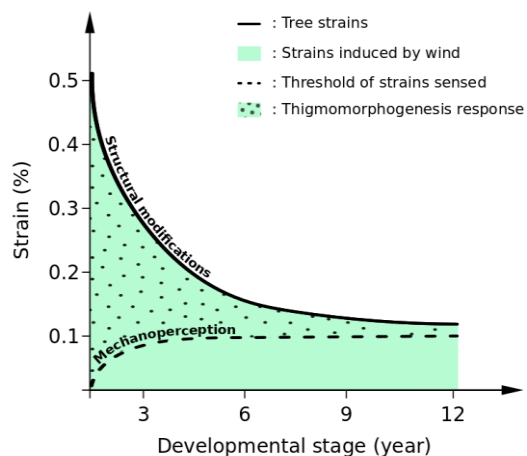


Fig. 45 Schematic representation of thigmomorphogenesis evolution for long term-growth species. The decrease of thigmomorphogenesis response (backgrounds with points) result from decreasing strain sensed according to structural properties modifications (increasing stiffness by geometric and anatomic modification; solid line) and desensitization process (increasing the minimal effective strain threshold; dotted line).

flexural stiffness reduces the strains experienced by the tree and avoids the exceedance of the strain limit (Gardiner et al. 2016). The implication of this progressive strain decreases with age is important for further analysis on tree development and biomass allocation as a function of wind. In the light of the results reported here and in literature, we attempt to propose a scheme for the evolution of thigmomorphogenetical responses for long term-growth periods of tree roots (Fig. 45). As only the stress and the strain intensities are modified with increasing wind speed at each developmental stage, we suggest that the root thigmomorphogenetical responses are mainly linked to a minimal effective strain threshold as established for plant aerial parts (Mouliat et al. 2011, 2015). Indeed, the nature (compressive, tensile or bending stress) and the pattern distribution (depth, wind sector or root side) of strain and stress in the root system are

similar according to the wind return period for each developmental stage. Our scheme is based on a key point for plant acclimation which is its ability to filter its sensing through a threshold also known as minimal effective strain (MES; Moulia et al. 2015; Bonnesoeur et al. 2016; Pomiès et al. 2017). Indeed, responding too much or too often costs energy and could lead to a strong trade-off against other environmental cues that are also important for the overall fitness of the plant. Insufficient responses can weaken the plant, thereby increasing the damage probability by a future storm. We know that the mechanosensitivity (including the MES threshold) is tuned dynamically over time, a process that has been demonstrated in controlled experiments and called accommodation (Coutand et al. 2008, 2010; Martin et al. 2010; Leblanc-Fournier et al. 2014; Pomiès et al. 2017). This process leads to desensitization over time, decreasing thigmomorphogenetic responses. However, these experiments had been performed on young trees (e.g. 40 cm tall; Martin et al. 2010) during a short experimental period (e.g. several days; Martin et al. 2010) compared to the long term-growth period of trees, where size and mechanical properties change with time (changing the strain imposed at each bending). Assuming the existence of a root MES threshold increasing during tree development according to the accommodation process (dashed line in Fig. 45) and that MES is naturally reached for exceptional wind speeds at older stages (e.g. 0.10 % strain as MES sensing threshold at 13-year-old for annual return period; Bonnesoeur et al. 2016); it seems that thigmomorphogenetic responses occur for a larger range of wind return periods at young stages (Fig. 45). Indeed, for the 4-year-old we assume that the MES threshold

ranging from a lower limit of 0.10 % (MES sensing threshold at 13-year-old) to higher limit in the wood elastic domain. As the strains observed for the 4-year-old ranging from +0.10 % to +0.30 % for the weekly and annual return period, trees presumably experience more thigmomorphogenetic responses than older stage. This is consistent with quick acclimation at the young stage to reduce damage probability by future storm and global desensitization after the first developmental stages (Martin et al. 2010; Pomiès et al. 2017). According to our scheme, the strain sensed by roots (perception) are expected to decrease with tree age by two mechanisms (i) an increase of the MES with age and (ii) a decrease of strain due to wind because of the root structure evolution (architecture and wood properties; Fig. 45). As perception decreases, the thigmomorphogenetic response is expected to also decrease with age.

4.5 Conclusion

Acclimation during tree development is difficult to study, due to several factors involved (stand and tree characteristics, wind speed according to localisation, soil characteristics, root system architecture and anatomy). Biomechanical FEM models constitute new tools to study these mechanisms and particularly root system acclimation to prevailing wind. These models take into account the complexity described previously and reduce important experimental problems. We proposed a new method that combines the RootAnchor model with a wind-tree interaction model and drag forces equations. This allowed us to simulate wind intensities that trees effectively encounter during their development, for climatic

conditions of South West France. The main conclusions of the present study are:

(i) The strain experienced by roots decrease with age. This decrease added to the accommodation processes may lead to a reduction in the thigmomorphogenetical responses at older stages. However, accommodation is still unknown, especially in long term growth species. Further experimental analyses are required to better define this process during tree development.

(ii) The intensity and the nature of strain/stress can explain the structural and anatomical responses observed for *P. pinaster* that exhibits large plasticity capacity. Radial growth and root eccentricity reported in literature agree

with stress intensity independently to stress nature (tensile or compressive). In addition, stress natures are also expected to induce modification in root-wood properties, as it was recently observed by Roignant et al. (2018) in poplar stem. But this has to be confirmed by anatomical observations of wood roots.

(iii) From a theoretical point of view, our interpretation agrees with both approaches proposed for thigmomorphogenesis in literature: the uniform stress concept and strain based S^3m model. Our findings and those reported in literature suggest that the nature of strain or stress (tensile, compressive) has also to be considered in further models as it impacts largely the shape of the shoot sections.

5 Conclusions et perspectives

L'arbre modifie ses dimensions et se complexifie au cours de son développement. Ces modifications résultent des relations complexes entre les facteurs endogènes (propre à l'espèce) et exogènes (propre à l'environnement) de l'arbre au cours de son développement. Ces modifications conduisent à une évolution des mécanismes à l'origine de l'ancrage. Dans la littérature, les études entreprises pour caractériser ces mécanismes ont été principalement réalisées à un stade de développement donné en quantifiant de façon souvent sommaire le rôle des éléments du système racinaire dans l'ancrage. De façon similaire, l'origine, l'évolution et la contribution à l'ancrage des modifications structurelles et anatomiques des racines en réponse au vent dominant ont été peu étudiées. La modélisation dynamique du développement du système racinaire offre la possibilité d'analyser l'évolution des mécanismes impliqués dans l'ancrage au cours du développement de l'arbre et en particulier de mieux comprendre les processus mécaniques et biologiques à l'origine de l'acclimatation des racines au milieu (vent, sol).

Ce travail vise à fournir les bases pour la construction d'un modèle prédictif permettant de simuler le développement du système racinaire de *P. pinaster* de 0 à 50 ans. L'approche proposée s'appuie sur un modèle architectural pour décrire la mise en place du système racinaire. L'originalité de ce travail est de s'appuyer sur un ensemble d'observations de systèmes racinaires structuré en chronoséquence (1 à 50 ans) dans un but de restituer quantitativement la structure des racines dans l'espace. Cette approche a permis de proposer une description de la croissance secondaire basée sur la ramification des racines, adaptée pour des plantes pérennes. Cette modélisation dynamique de l'architecture racinaire présente un fort potentiel pour l'étude de l'ancrage des arbres. Pour l'illustrer, des simulations biomécaniques ont été réalisées à partir de maquettes 3D de systèmes racinaires à trois stades de développement. Ces simulations ont permis de mettre en évidence différents processus mécaniques à l'origine de l'acclimatation des racines en réponse au vent dominant.

5.1 Conclusion

5.1.1 Éléments méthodologiques apportés à la typologie

Pour entreprendre une modélisation dynamique du développement du système racinaire, la première étape était d'identifier l'outil le plus adapté aux spécificités du pin maritime. Après une étude approfondie de la littérature (**Chapitre 1 - 3. Modélisation de l'architecture racinaire**), nous avons opté pour un modèle architectural (RootTyp ; Pagès et al. 2004). Ce type de modèle impose un formalisme basé sur la mise en place de types racinaires spécifiques au cours du développement de la plante. Par conséquent, l'identification des types racinaires qui caractérisent le système racinaire du pin maritime a été une étape essentielle dans la démarche de modélisation. Cette étape était d'autant plus importante que le nombre de paramètres du modèle est relié au nombre de types racinaires.

La classification des racines proposée par Danjon et al. (2005) pour le pin maritime était destinée à mettre en relation stabilité et architecture racinaire. Elle n'avait pas été construite à partir d'une évaluation de la différenciation racinaire, elle était définie par des limites arbitraires et comportait un nombre important de compartiments (9 ou 10). Les variables racinaires impliquées dans la différenciation des racines (ex : profondeur d'émission) et le nombre élevé de compartiments ne permettaient pas de constituer la typologie de base du modèle architectural utilisé au cours de cette thèse. J'ai proposé une nouvelle méthode, basée sur le partitionnement multivariable de données (« k-means clustering »), de façon à identifier de façon objective la typologie du système racinaire du pin maritime. A l'exception de la classification récente proposée par Passot et al. (2018), basée sur la vitesse d'élongation des racines pour deux espèces de céréales, il s'agit de la première typologie de racines basée sur une approche statistique. La méthode développée est généraliste, pouvant être utilisée pour n'importe quelle espèce (annuelle et pérenne) et condition de culture (champ, rhizotron,...), contrairement à d'autres techniques (ex : basées sur l'organisation de la structure anatomique des racines, limitées à des applications en laboratoire sur de jeunes plantes ; Henry et al. 2016 ; Passot et al. 2016).

Au cours de cette thèse, les types racinaires du pin maritime ont été déterminés à partir de quatre variables seulement. Cette restriction est principalement due à l'impossibilité de mesurer d'autres variables impliquées dans la différenciation entre types racinaires. Nous nous sommes restreint à des variables faiblement modifiées au cours du développement de la plantes (ex : tropisme ; Le Roux et Pagès 1996). A contrario, Passot et al. (2018) se sont restreint à une typologie ne s'appliquant qu'à un stade de développement (les 18 premiers jours après la germination) avec un système de classification principalement basé sur la vitesse d'élongation des racines (variable racinaire modifiée au cours du développement de la racine ; Pagès 1993).

La méthode proposée permet pour la première fois de quantifier la différenciation qui existe entre des axes racinaires. Il est ainsi possible d'identifier et de quantifier la différenciation entre deux types de racines traçantes de surface (Hv et Hstump émises au niveau de la souche), jusqu'alors seulement mentionnée dans la littérature (Coutts 1987). A cette différenciation typologique, s'ajoute la possibilité d'identifier les variables racinaires qui contribuent le plus à la différenciation entre types racinaires. Nous avons observé une différenciation forte à tous les stades de développement pour le tropisme, qui est une quantification de ce qui avait été décrit qualitativement par Köstler et al. (1968). Les racines étant soit caractérisées par une direction de croissance horizontale, soit verticale.

Cette méthode est robuste dans la mesure où les mêmes types racinaires étaient observés à chaque stade de développement. Ce résultat illustre également que le système racinaire du pin maritime met en place rapidement tous ces types racinaires aux premiers stades de développement, comme *Pinus echinata* (McQuilkin 1935) et *Anaxagorea dolichocarpa* (Atger et Edelin 1994). Les stades adultes ne sont pas caractérisés par l'apparition de nouveaux types racinaires au cours de leur développement (ex : *Cecropia obtusa* ; Atger et Edelin 1994). Ce résultat est également relié au fait que cette méthode ne cherche pas à différencier les racines selon leurs fonctions (ancrage, captation des ressources,...) à un stade de développement donné.

Dans la littérature, à chaque type racinaire identifié est souvent attribuée une fonction (captation des ressources, ancrage,...). Cette vision semble être spécifique d'un stade de développement donné, ou attribuée à tous les stades de développement si la plante est à courte durée de vie. Cependant, il est plus probable qu'une racine ou un type racinaire revête plusieurs fonctions au cours du développement de la plante, et ceci tout particulièrement chez les arbres. Les racines pouvant avoir une fonction d'exploration ou d'exploitation des ressources aux premiers stades de développement puis une fonction dans l'ancrage aux stades plus âgés.

5.1.2 Éléments méthodologiques apportés à la calibration et à la validation d'un modèle architectural

Par l'intermédiaire d'un modèle architectural nous avons cherché à simuler la mise en place du système racinaire du pin maritime au cours du temps pour reproduire aussi fidèlement que possible les modifications structurelles observées dans notre base de données. Cette démarche d'analyse systématique des écarts entre simulations et observations m'a conduit à une étude détaillée du paramétrage du modèle (analyse des données expérimentales, analyse de sensibilité, optimisation) et à proposer des modifications au modèle liées aux spécificités du pin maritime et aux plantes pérennes.

La base de données utilisée lors de la calibration du modèle racinaire architectural a été construite grâce à plusieurs campagnes d'échantillonnage à différents stades de développement du pin maritime. La même technique de mesure a été utilisée (Danjon et Reubens 2008), mais avec des méthodes employées (ex : mesures ex-situ ou in-situ) et des seuils de mesure différents. Les propriétés des racines (rigidité, diamètres,...) sont modifiées au cours du développement de l'arbre. Ces modifications entraînent des biais et des imprécisions de mesures selon le stade de développement. Par exemple, une plus forte rigidité des racines aux stades adultes permet une meilleure conservation de la direction de croissance des racines et une meilleure estimation du tropisme qu'au stade jeune. De façon similaire, le fort accroissement en diamètre des racines aux stades adultes permet de limiter la perte et la casse des racines au cours de l'arrachage du système racinaire de l'arbre. Par conséquent, les stades de développement âgés permettent de mieux caractériser les processus de ramification (plus de racines de structure). Par conséquent, de façon à estimer le plus précisément possible certains paramètres du modèle racinaire architectural, il était nécessaire de sélectionner certains stades de développement les plus propices à la bonne calibration du modèle. Par exemple, le tropisme et l'angle de branchaison des différents types racinaires utilisés dans RootTyp (**chapitre 3**) ont été estimés à 13 ans. Ce stade de développement présentait le meilleur compromis entre l'effet d'englobement (lié à l'accroissement en diamètre des racines) et la rigidité des racines, permettant une estimation précise des paramètres de RootTyp.

Contrairement aux précédentes études réalisées sur des plantes/arbres de plus petites dimensions (Vercambre et al. 2003 ; Pagès et al. 2004 ; Collet et al. 2006), cette base de données ne permettait pas de fournir la totalité des paramètres nécessaires au fonctionnement du modèle. Afin de modéliser de la meilleure façon les systèmes racinaires observés, certains paramètres (ex : la longueur maximale pour un type racinaire donné) ont été estimés en couplant une méthode d'optimisation à une analyse bibliographique. La démarche de calibration de ce modèle a ainsi nécessité une approche pluridisciplinaire utilisant trois méthodes d'estimation : des stades de développement particulier selon les paramètres, une analyse bibliographique et une méthode d'optimisation.

De façon à quantifier la qualité des simulations et de juger de l'intérêt des modifications apportées au modèle, il était nécessaire de développer une procédure spécifique d'évaluation du modèle par la confrontation des systèmes racinaires simulés et observés. Cette étape est généralement peu développée dans la littérature (Pagès et al. 1995 ; Jourdan et al. 1997). Notre évaluation du modèle constitue une approche originale, basée sur la confrontation de variables globales et spécifiques. Le premier type de confrontation consiste à évaluer le réalisme biologique et le fonctionnement général du modèle. La deuxième confrontation, sur

des variables spécifiques (ex : distribution du diamètre le long du pivot principal), nous a permis d'évaluer l'aptitude du modèle à simuler des variables impliquées dans l'ancrage de l'arbre. Cette étape nécessite la comparaison de systèmes racinaires observés et simulés « similaires ». Il s'agit de comparer ce qui est comparable. En effet, notre base de données est caractérisée par une large diversité de systèmes racinaires, avec notamment des systèmes racinaires de tailles et de dimensions très variables aux stades jeunes. De façon à pouvoir confronter nos simulations avec les systèmes racinaires observés, nous avons sélectionnés les systèmes racinaires des arbres dominants, issus de semis, de la même provenance et qui ne présentaient pas de dommage causé par les vents violents (arbres droits, sans défaut d'ancrage). De plus, le modèle produit des systèmes racinaires « entiers » alors que les arbres arrachés et mesurés ne correspondent qu'à la partie centrale du système racinaire (perte de racines). Nous avons dû restreindre nos évaluations à la partie centrale du système racinaire en fixant des seuils de diamètre et de distance radiale à chaque stade de développement pour nos simulations. En comparant des systèmes racinaires « similaires », nous avons pu identifier et comprendre les mécanismes à l'origine de certains écarts entre les systèmes racinaires observés et simulés.

5.1.3 Connaissances scientifiques : croissance du système racinaire du pin maritime

La bonne estimation des paramètres ne permettait pas à elle seule de représenter correctement la mise en place du système racinaire jusqu'aux stades adultes. Des écarts importants ont été observés pour certaines variables impliquées dans l'ancrage (diamètre et volume principalement). Une analyse de sensibilité (non illustrée dans le **chapitre 3**) a été réalisée de façon à identifier les paramètres et fonctions biologiques impliqués dans la modélisation du diamètre et du volume des racines. Les deux principaux processus identifiés étaient la ramification et la croissance primaire. Une fois identifié, une analyse architecturale sur les systèmes racinaires observés et les processus identifiés nous a permis de caractériser de nouveaux processus de croissance responsables des écarts observés :

- une diminution de la ramification au cours de la croissance
- une diminution de la croissance avec l'ordre de ramification

Ces processus avaient déjà été mentionnés dans la littérature (*Pinus resinosa* par Fayle 1975, *Zea mays* par Ito et al. 2006, *Triticum aestivum* par Landl et al. 2018) mais n'avaient jamais été pris en compte dans les modèles. Ceci pouvant être lié au fait que ces modèles sont principalement destinés à la modélisation de systèmes racinaires relativement simples, ou ces processus n'ont pas ou peu d'effet sur les fonctions étudiées (plantes annuelles ou jeunes arbres ; Collet et al. 2006 ; Postma et al. 2014; York et al. 2015).

En implémentant ces nouveaux processus nous avons pu accroître la qualité des simulations du modèle. Cette comparaison entre simulations et observations s'est donc avérée instructive, nous conduisant à identifier de nouveaux processus biologiques indispensables à la simulation de systèmes racinaires d'arbres jusqu'aux stades adultes. Ces processus ont été implémentés dans le modèle RootTyp et pourront à l'avenir être utilisés pour modéliser le développement du système racinaire d'autres espèces de plantes pérennes, mais également d'améliorer la qualité des simulations pour des espèces annuelles.

Selon le formalisme actuel du modèle RootTyp, la croissance secondaire des racines est décrite uniquement par la ramification des racines et la loi du « pipe model ». Malgré l'implémentation de nouveaux processus de ramification énoncés précédemment, des écarts pour le diamètre subsistent entre simulations et observations. Les systèmes racinaires observés présentent des diamètres plus importants à proximité de la souche. Ces écarts sont principalement attribués à l'acclimatation des racines au vent dominant. Les processus mécaniques et biologiques à l'origine de cette acclimatation n'étant pas suffisamment connus, la version actuelle de RootTyp ne tient pas compte ce phénomène.

A la différence de l'acclimatation aux vents dominants, la nouvelle version de RootTyp inclut une description de l'acclimatation des racines à la structure du sol au cours du développement de l'arbre. Il était nécessaire de prendre en compte les caractéristiques pédologiques et la présence de l'altos pour modéliser correctement la mise en place du système au cours du temps. Pour cela, nous avons caractérisé la réponse des racines à cette contrainte pédologique en quantifiant les modifications de direction de croissance, de ramification et de croissance axiale en réponse aux contraintes du sol. Pour cela, des indices permettant d'estimer l'effet de cette contrainte du sol ont été développés et suivis le long d'un gradient de profondeur. Par l'intermédiaire de ces indices, nous avons pu simuler correctement les contraintes pédologiques rencontrées dans le massif landais de façon empirique. La prise en compte de cette contrainte environnementale a pu être réalisée car RootTyp dispose d'un module de sol permettant de rendre compte des effets du sol sur les processus de développement racinaire.

En conclusion, l'un des apports majeurs de ce travail de modélisation concerne la compréhension du processus de croissance en diamètre, une variable d'architecture clé pour l'ancrage. En effet, comme présenté au **chapitre 1**, la résistance mécanique dépend largement du diamètre des racines. Cette étude est originale car la plupart des articles sur la modélisation architecturale sont focalisés sur la croissance primaire (Dunbabin et al. 2013). Cette modélisation de la croissance en diamètre basée sur la ramification des racines présente l'avantage d'être simple. Elle ne nécessite pas des courbes de croissances spécifiques à un type racinaire, difficiles à paramétrer (DigR ; Barczy et al. 2018). Nous disposons donc d'un moyen simple et robuste pour la modélisation de la croissance secondaire, facile à paramétrer sous réserve de disposer de données d'architecture 3D de systèmes racinaires.

5.1.4 Éléments méthodologiques apportés à la modélisation biomécanique

De nombreuses observations de modifications anatomiques et géométriques des racines en réponse aux vents dominants sont reportées dans littérature (ovalisation, croissance en diamètre plus importante,... Nicoll and Ray 1996; Stokes et al. 1995, 1997, 1998; Stokes 1999; Mickovski and Ennos 2003; Danjon et al. 2005, 2013; Liu et al. 2008; Lemay et al. 2018). Les mécanismes mécaniques et biologiques à l'origine de ces modifications ont été peu étudiés (Stokes and Guitard 1997). Ceci est principalement lié à la complexité de cette étude. En effet, les racines sont difficilement accessibles dans le sol. De plus, de nombreux facteurs interviennent dans la réponse des racines au vent: les propriétés mécaniques du sol et du bois de racine, les caractéristiques du peuplement, de l'arbre, du système racinaire et des régimes de vent. La majorité de ces facteurs sont modifiés au cours du développement de la plante, rendant l'étude dynamique de ces phénomènes d'autant plus complexe. Nous avons développé une méthode qui combine plusieurs modèles de façon à prendre en compte cette complexité. Les modèles développés par Dupont (2016) et Gardiner et al. (2000) nous ont permis d'estimer la vitesse de vent et la force appliquée au niveau du houppier à chaque stade de développement, selon le régime de vent. Ces deux modèles nous ont permis d'estimer le déplacement à appliquer au niveau de la tige pour simuler l'effet du vent sur l'arbre à plusieurs stades de développement (4-, 6- et 13 ans). La distribution des contraintes et des déformations dans le système racinaire ont alors pu être simulées de façon statique par l'intermédiaire du modèle biomécanique RootAnchor à chaque stade de développement et régime de vent. L'originalité de cette méthode est de calculer les déformations et les contraintes subies naturellement par l'arbre en fonction des caractéristiques de l'individu (espèce, dimension de l'arbre, architecture racinaire,...) et de son environnement (peuplement, sol, régime de vent,...). En effet, jusqu'à présent les modèles d'ancrage ont été principalement utilisés pour simuler des essais de treuillage jusqu'à la ruine et les travaux sur la thigmomorphogénèse sont principalement réalisés avec des intensités de déformations qui sont rarement déduites des conditions de vent in situ (Coutand et al. 2009 ; Bonnesoeur et al. 2016).

5.1.5 Connaissances scientifiques apportées à l'acclimatation des racines au vent dominant

Les travaux entrepris dans le **dernier chapitre** de cette thèse nous ont permis d'améliorer nos connaissances sur l'origine de l'acclimatation des racines au vent dominant au cours du développement de l'arbre. En simulant le déplacement de la tige et la distribution des déformations et des contraintes dans le système racinaire sous le vent, nous avons pu observer une diminution des déformations perçues par les racines au cours du développement de l'arbre. Ce résultat est principalement lié à l'augmentation des dimensions des racines et à la modification des propriétés mécaniques du bois au cours du développement de l'arbre. Ce

phénomène couplé aux processus d'accommodation reportés dans la littérature (Pomiès et al. 2017) nous a conduits à penser que les réponses thigmomorphogénétiques diminuent au cours du développement de l'arbre. Or d'après les mesures, on continue d'observer une forte acclimatation à 50 ans, où une forte différenciation est observée entre secteurs par rapport au vent dominant (Danjon et al. 2005). On peut donc imaginer que les dimensions plus importantes de la partie aérienne par rapport à la partie souterraine aux stades adultes pourraient occasionner (par l'intermédiaire d'un bras de levier important) des déformations capables d'engendrer des réponses thigmomorphogénétiques à ces stades de développement. Pour tester cette hypothèse, il faudrait réaliser une simulation numérique, similaire à celle entreprise dans le **dernier chapitre**, pour des individus âgés (50 ans). Une approche expérimentale pourrait également être envisagée. Une étude des cernes de croissance des racines horizontales de surface nous permettraient d'identifier des croissances en diamètre différentes selon les secteurs par rapport au vent dominant.

Lors de notre étude, nous avons observé que les déformations et les contraintes étaient principalement localisées à proximité de la souche à tous les stades de développement. Ce résultat confirme la forte acclimatation observée au niveau du pivot principal et la formation d'une zone de défilement rapide (ZRT) au niveau des racines horizontales de surface. Cependant, la nature et l'intensité des contraintes n'étaient pas identiques selon les stades de développement. Aux premiers stades de développement (4 et 6 ans) les racines horizontales de surfaces situées au vent étaient caractérisées par des contraintes en tension alors que les racines situées sous le vent étaient caractérisées par des contraintes en compression. A ces stades de développement l'intensité des contraintes était similaire entre les secteurs et entre la partie haute et basse des racines. Au contraire, à 13 ans, des contraintes en flexion dans les premiers centimètres des racines horizontales de surface ont été identifiées. Les contraintes les plus importantes étaient localisées dans le secteur sous le vent et pour la partie supérieure des racines. Ces résultats sont en accord avec l'observation d'une allocation préférentielle de biomasse aux racines horizontales sous le vent (diamètre plus important) et aux sections particulières qu'elles présentent (racine à section en forme T et T inversé). Les contraintes de nature différentes occasionnées par la flexion des racines semblent être à l'origine de la mise en place de bois de natures différentes (bois de tension, bois de compression ; Niklas 1998 ; Stokes 1999 ; Hsu et al. 2006).

De façon générale nos résultats sont en accord avec le fait que les zones les plus contraintes et les plus déformées sont également les zones caractérisées par une croissance en diamètre plus importante. Cette modification du diamètre ne semble pas être dépendante de la nature des contraintes, contrairement aux observations de Niez et al. (2018) qui reporte un accroissement plus important pour la partie du tronc en compression.

5.2 Perspectives

5.2.1 Vers une meilleure compréhension des mécanismes biologiques à l'origine des types racinaires

La méthode développée pour l'identification des types racinaires nous a permis d'améliorer nos connaissances sur la différenciation des racines chez le pin maritime. Cinq types racinaires ont pu être identifiés. Ces types racinaires sont également ceux décrits pour de nombreuses espèces de conifères. Cependant, subsiste une question fondamentale quant à l'identification de ces types racinaires: sur quelles variables ou critères peut-on réellement différencier un type racinaire d'un autre ? Existe-t-il des variables racinaires permettant une différenciation catégorique et sans équivoque (comme observé par Passot et al. (2016) pour *Pennisetum glaucum* avec l'absence ou la présence de métaxyleme pour certaines racines) ? Ou alors est-ce que la différenciation entre type racinaire ne peut s'opérer qu'à travers la combinaison de plusieurs variables, comme nous avons pu le réaliser ? Ceux sont là des questions auxquelles nous pourrions répondre par l'intermédiaire d'analyse anatomique supplémentaire sur les types racinaires identifiés sur le pin maritime et par des expérimentations sur de jeunes pins maritimes.

A court terme, on peut envisager d'explorer la validité de notre méthode pour d'autres espèces, variétés, provenances et conditions environnementales. Par exemple, il serait intéressant de tester notre méthode pour des espèces à système racinaire de type « cœur », caractérisées par de nombreuses racines obliques, un type racinaire qui n'a pas été identifié pour le pin maritime. De façon similaire, il serait intéressant de tester cette approche sur plusieurs variétés et provenances d'une même espèce de façon à observer si les mêmes types racinaires et leur proportion sont retrouvés dans chaque cas, mettant en évidence des modifications du schéma architectural par des composantes génétiques différentes. Cette étude pourrait être facilement envisageable dans les prochaines années car une expérimentation sur la mesure de systèmes racinaires de plusieurs provenances et variétés de pin maritime est en cours. Cette étude permettra de constituer une base de données pour ce type d'étude. De façon similaire, une modification du schéma architectural et des types racinaires observés selon le mode de régénération (semés ou plantés), le type de préparation du sol et le mode de régénération (semis ou plants) peut être facilement envisageable à court terme car des données ont été acquises dans cet objectif (Danquechin Dorval 2015).

5.2.2 Vers une compréhension de la mécanoperception des racines

Des expérimentations me semblent indispensables pour pouvoir comprendre et modéliser l'acclimatation au vent dominant des racines au cours du développement de l'arbre. En effet, jusqu'à présent les études consacrées à la thigmomorphogénèse se sont principalement focalisés sur la partie aérienne de la plante et nos simulations ne permettaient pas de

caractériser l'intensité des réponses thigmomorphogénétiques des racines. Il me semble donc indispensable de connaître les déformations et mécanismes biologiques responsables de ces réponses thigmomorphogénétiques pour les racines. Pour cela, il s'agira dans un premier temps de conduire des expérimentations sur des racines en contrôlant les déformations appliquées et la réponse en diamètre qui en résulte. Par cette approche, nous pourrions vérifier si, comme observé par Niez et al. (2018) et Roignant et al. (2018), la nature des déformations (tension, compression) engendre des réponses thigmomorphogénétiques différentes. En effectuant ce type d'expérimentations à différents stades de développement (jusqu'à 50 ans par exemple) on pourra également étudier la cinétique d'acclimatation (accommodation) au cours du développement de l'arbre et voir dans quelle mesure les réponses thigmomorphogénétiques perdurent jusqu'aux stades adultes (ex : 50 ans).

5.2.3 Vers le développement d'un modèle de croissance racinaire intégrant l'acclimatation au vent

Les derniers travaux entrepris dans le chapitre consacré à l'acclimatation des racines, nous ont permis d'améliorer nos connaissances sur l'origine et l'évolution des réponses thigmomorphogénétiques. Cependant ce travail repose en grande partie sur la confrontation des simulations à des observations de la littérature. Une comparaison entre nos simulations et les systèmes racinaires issus de la chronoséquence de systèmes racinaires de pin maritime (ex : 13 ans ; Danquechin Dorval et al. 2016) n'a pu être réalisée au cours de la thèse faute de temps mais sera nécessaire à l'avenir pour confirmer ou infirmer nos interprétations.

Cependant, mes travaux de thèse fournissent une première base pour répondre aux questions posées en introduction de la thèse : quelle est l'origine mécanique et biologique de l'acclimatation mécanique des racines en réponse aux contraintes du milieu (vent et sol) ? L'évolution des mécanismes à l'origine de l'ancrage de l'arbre n'a pas pu être étudiée au cours de cette thèse. Cette question s'est révélée plus compliquée qu'il n'y paraissait, de part sa pluridisciplinarité (biologie, biomécanique, modélisation) et sa complexité (aspect dynamique). Cependant, des verrous scientifiques ont été levés (typologie racinaire, compréhension des mécanismes à l'origine de l'acclimatation) et la démarche proposée dans ma thèse pourra être reprise dans le futur à long terme.

On peut ainsi imaginer une approche similaire à celle réalisée durant cette thèse pour élaborer une modélisation de l'acclimatation des racines au vent. Premièrement, pour caractériser les zones sujettes à l'acclimatation au vent, il sera nécessaire de localiser les déformations dans le système racinaire. Pour cela, on propose d'estimer des relations simples entre les dimensions de la partie aérienne (hauteur, diamètre), le vent (direction et vitesse) et les déformations perçues par le système racinaire. Pour estimer ces relations, un nombre important de simulations biomécaniques sera nécessaire en faisant varier les stades de développement et le

vent (direction et vitesse). Cette démarche devrait permettre d'établir des fonctions mathématiques (F1) qui simuleront la distribution des déformations dans le système racinaire pour un stade de développement donné (caractéristiques du peuplement, de la partie aérienne et de la partie souterraine) et pour une vitesse et direction de vent (Fig. 46). Un travail plus ou moins similaire à celui réalisé dans le **chapitre 4**. Dans un second temps, connaissant la distribution des déformations, on estimera les réponses thigmomorphogénétiques (croissance en diamètre) qui leur sont associées. Pour ce faire, en se basant sur plusieurs expérimentations (**section 2**), on cherchera à établir les courbes de réponse thigmomorphogénétiques (F2) selon le stade de développement et la vitesse de vent (Fig. 46). Ces fonctions (F2) incluront l'accommodation à savoir le seuil de déformation minimal qui engendre une réponse thigmomorphogénétique (Fig. 46).

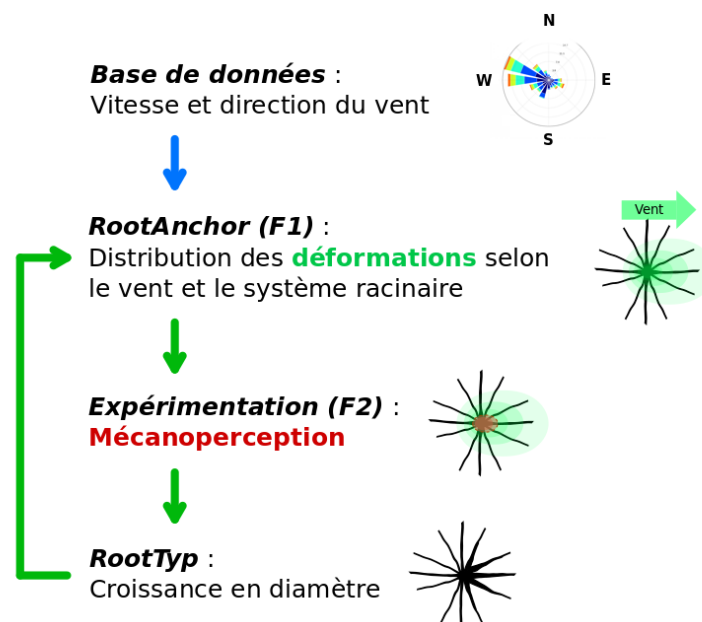


Fig. 46 Représentation schématique de la modélisation envisagée pour l'acclimatation des racines au vent.

Ces deux fonctions (F1) et (F2) permettront de prédire selon les caractéristiques du peuplement, de l'arbre (partie aérienne et souterraine) et du vent (vitesse et direction), les réponses thigmomorphogénétiques dans le système racinaire. En couplant (F1) et (F2) au modèle RootTyp à chaque pas de temps, nous pourrions attribuer, par l'intermédiaire d'un coefficient d'allocation de biomasse, un accroissement plus ou moins important des racines simulés par RootTyp selon leur localisation (Fig. 46). La vitesse et la direction du vent seront tirées de façon aléatoire à chaque pas de temps dans une importante base de données (ex : large période d'échantillonnage d'une station météorologique). De la sorte, on aura un premier modèle de croissance racinaire incluant l'acclimatation au vent.

5.2.4 Vers une compréhension précises des mécanismes impliqués dans l'ancrage

- **Contribution des compartiments racinaires dans la capacité d'ancrage de l'arbre**

Disposant d'un modèle de croissance racinaire qui intègre l'acclimatation des racines au vent, nous pourrions étudier l'évolution des mécanismes d'ancrage au cours du développement de l'arbre. En simulant plusieurs systèmes racinaires à différents stades de développement (ex : 1, 2, 5, 10, 20 et 50 ans), nous pourrions mettre au point une chronoséquence de maquettes de systèmes racinaires simplifiées similaires à celles utilisées dans le **chapitre 4**. Par l'intermédiaire de ces maquettes, on cherchera à quantifier la contribution de plusieurs composantes racinaires (ex : pivot principal, racines horizontales de surface,...) à chaque stade de développement par plusieurs configurations suivant l'approche proposée par Yang et al. 2017, en effectuant un treuillage virtuel jusqu'à la rupture. On supprimera successivement les composantes racinaires des maquettes (différentes configurations de simulation ; [Fig. 47.1.a](#), [47.1.b](#), [47.1.c](#)) pour comparer la force d'ancrage obtenue dans chaque cas à celle obtenue par la maquette de référence (toutes les composantes ; [Fig. 47.1.a](#)). Par ces expériences numériques on pourra quantifier la contribution des différentes composantes racinaires à chaque stade de développement et ainsi conclure sur leur contribution au cours du développement de l'arbre ([Fig. 47.1.d](#)).

- **Contribution de l'acclimatation au vent dans la capacité d'ancrage de l'arbre**

Disposant d'un modèle de croissance racinaire qui intègre l'acclimatation des racines au vent, on pourra étudier la contribution de l'acclimatation au vent sur la force d'ancrage. Pour ce faire, nous pourrions réaliser une approche similaire à celle décrite précédemment. Des simulations biomécaniques avec RootAnchor seront réalisées sur des maquettes de systèmes racinaires à plusieurs stades de développement en présence ou non d'acclimatation au vent dominant (ex : ovalisation et accroissement plus important dans le secteur sous le vent et propriétés de bois de racine différents selon le secteur par rapport au vent dominant). Il faudra pour cela intégrer la possibilité d'ovalisation des sections de racines dans le modèle biomécanique et caractériser les propriétés de bois de racines selon les secteurs. L'implémentation de l'ovalisation de racines dans le modèle biomécanique a déjà été en partie réalisée au début de ma thèse. Ensuite, pour quantifier la contribution de l'acclimatation au vent dominant dans l'ancrage de l'arbre au cours de son développement, la force d'ancrage obtenue pour chaque modalité sera comparée à celle obtenue pour la maquette de référence.

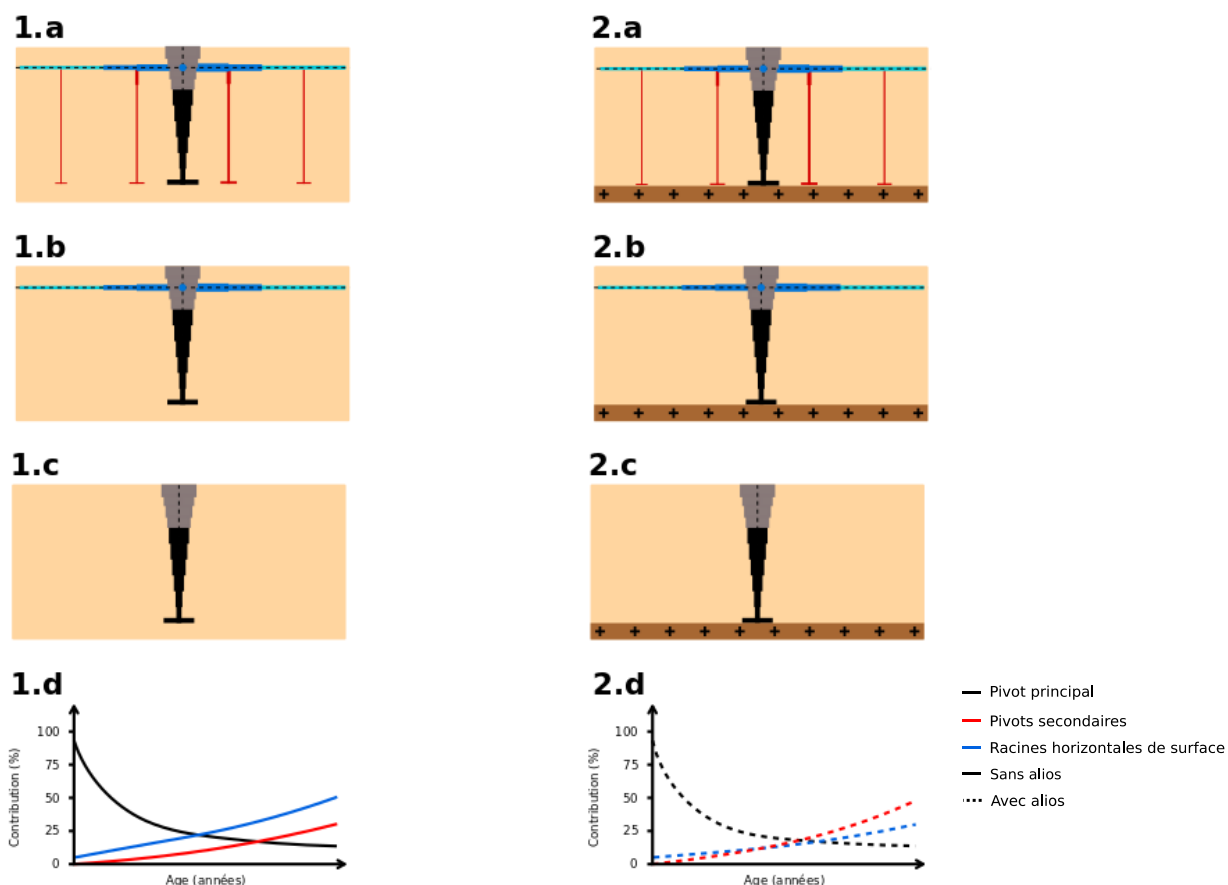


Fig. 47 Représentation schématique de la modélisation envisagée pour quantifier la contribution des (a, b et c) composantes racinaires et de (1 et 2) l'alios, à un stade de développement donné. Effectuée à plusieurs stades de développement, cette méthode devrait nous permettre de décrire l'évolution de la contribution des composantes racinaires au cours du développement de l'arbre (1.d et 2.d).

Disposant d'un modèle de croissance racinaire qui intègre l'acclimatation des racines en fonction des régimes et de la direction du vent, nous pouvons également envisager une étude à plus large échelle et à plus large répercussion. En effet, à plus long terme, cet outil numérique pourra être utilisé pour évaluer les risques potentiels du changement climatique sur les dégâts liés aux tempêtes. On pourra simuler, par l'intermédiaire de RootTyp et de son module d'acclimatation au vent, le développement du système racinaire dans le contexte des régimes de vent actuels. Puis dans un second temps, de développer un autre scénario tenant compte des modifications du régime de vent suite au changement climatique (diminution de la vitesse de vent annuelle). Ces deux scénarii nous permettront de simuler le développement de systèmes racinaires plus ou moins acclimatés au vent selon le scénario considéré. Par l'intermédiaire du modèle RootAnchor et de maquettes simplifiées issus des deux scénarii, nous pourrons quantifier une possible diminution de la capacité d'ancrage de l'arbre suite à une réduction des réponses thigmomorphogénétiques au cours du développement de l'arbre.

Ces travaux permettraient de confirmer ou infirmer certaines hypothèses récemment formulées dans la littérature (Gardiner et al. 2016), suggérant une plus grande vulnérabilité des forêts par une diminution de la vitesse des vents chroniques et l'augmentation de la vitesse des vents de tempête dans les années à venir.

- **Contribution des conditions pédologiques dans la capacité d'ancrage de l'arbre**

Disposant d'un modèle de croissance racinaire qui intègre d'une part l'acclimatation des racines au vent et d'autre part les contraintes pédologiques, on pourra étudier l'influence des contraintes du sol (alios) sur la force d'ancrage. Des simulations biomécaniques avec RootAnchor seront réalisées sur des maquettes de systèmes racinaires à plusieurs stades de développement en intégrant la présence ou l'absence de l'alios dans le modèle biomécanique. Les composantes racinaires des maquettes seront supprimées successivement (Fig. 47.1.a, 47.1.b, 47.1.c et Fig. 47.2.a, 47.2.b, 47.2.c) pour deux modalités : présence ou non d'alios (Fig. 47.1 et Fig. 47.2). Cette démarche devrait répondre aux interrogations soulevées par Danjon et al. (2005, 2009), qui suspectent un potentiel avantage de cet horizon induré dans l'ancrage de l'arbre aux stades adultes, à condition qu'il ne soit pas trop superficiel. En effet, la présence d'un horizon induré fournirait un support en présence d'une béquille (pivot secondaire de dimension importante) et d'un horizon aliotique sous le vent (Danjon et al. 2005). Une telle étude quantifierait pour la première fois l'influence de caractéristiques pédologiques dans la capacité d'ancrage de l'arbre.

La modélisation développée au cours de cette thèse est centrée sur une fonction du système racinaire, pour une espèce donnée et dans un environnement spécifique. Malgré ces limites, nos connaissances et nos travaux sont encore insuffisants pour pouvoir étudier de façon dynamique la fonction d'ancrage de l'arbre. De nombreuses études doivent encore être menées pour lever les verrous scientifiques nouvellement identifiés. L'étude de cette fonction est complexe, principalement parce que les racines sont difficilement accessibles dans le sol, limitant nos connaissances sur leur mise en place et leur capacité de répondre aux contraintes environnementales au cours du développement de l'arbre.

Par ailleurs, la compréhension simultanée des différentes fonctions du système racinaire au cours du développement de la plante, en tenant compte de son environnement et de sa partie aérienne, constitue un défi à plus grande échelle qui pourra être abordé par de nombreuses collaborations et par le couplage et l'utilisation de modèles plus complexes (ex : modèle structure-fonction ; Functional Structural Plant Models).

Références bibliographie

- Achat, D.L., Bakker, M.R., Trichet, P., 2008. Rooting patterns and fine root biomass of *Pinus pinaster* assessed by trench wall and core methods. *J. For. Res.* 13, 165–175. <https://doi.org/10.1007/s10310-008-0071-y>
- Achim, A., Ruel, J.-C., Gardiner, B.A., 2005. Evaluating the effect of precommercial thinning on the resistance of balsam fir to windthrow through experimentation, modelling, and development of simple indices. *Can. J. For. Res.* 35, 1844–1853. <https://doi.org/10.1139/x05-130>
- Adiku, S.G.K., Braddock, R.D., Rose, C.W., 1996. Simulating root growth dynamics. *Environ. Softw.* 11, 99–103. [https://doi.org/10.1016/S0266-9838\(96\)00041-X](https://doi.org/10.1016/S0266-9838(96)00041-X)
- Agarwal, S., Grover, A., 2006. Molecular Biology, Biotechnology and Genomics of Flooding-Associated Low O₂ Stress Response in Plants. *Crit. Rev. Plant Sci.* 25, 1–21. <https://doi.org/10.1080/07352680500365232>
- Ahmed, M.A., Zarebanadkouki, M., Meunier, F., Javaux, M., Kaestner, A., Carminati, A., 2018. Root type matters: measurement of water uptake by seminal, crown, and lateral roots in maize. *J. Exp. Bot.* 69, 1199–1206. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx439>
- Antizar-Ladislao, B., Turrion-Gomez, J.L., 2008. Second-generation biofuels and local bioenergy systems. *Biofuels Bioprod. Biorefining* 2, 455–469. <https://doi.org/10.1002/bbb.97>
- Arbelaitz, O., Gurrutxaga, I., Muguerza, J., Pérez, J.M., Perona, I., 2013. An extensive comparative study of cluster validity indices. *Pattern Recognit.* 46, 243–256. <https://doi.org/10.1016/j.patcog.2012.07.021>
- Arbez, M., 1971. Croissance des racines du Pin Laricio de Corse (*Pinus nigra* Arn, ssp *Laricio*), au stade juvénile : relation avec la croissance des parties aériennes et les facteurs du milieu. *Ann. Sci. For.* 28, 259–288. <https://doi.org/10.1051/forest/19710302>
- Ardia, K.M., Mullen, B.G., Peterson, J.U., 2016. “DEoptim”: Differential Evolution in “R.” Version 22.4.
- Armstrong, W., Booth, T.C., Priestley, P., Read, D.J., 1976. The Relationship Between Soil Aeration, Stability and Growth of Sitka Spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) on Upland Peaty Gleys. *J. Appl. Ecol.* 13, 585. <https://doi.org/10.2307/2401805>
- Armstrong, W., Brändle, R., Jackson, M.B., 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Bot. Neerlandica* 43, 307–358. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1994.tb00756.x>
- Atger, C., 1991. L’architecture racinaire est-elle influencée par le milieu? *Arbre Biol. Dév., C. Edelin. Nat. Monspel.* 71–84.
- Atger, C., Edelin, C., 1994. Premières données sur l’architecture comparée des systèmes racinaires et caulinaires. *Can. J. Bot.* 72, 963–975. <https://doi.org/10.1139/b94-122>
- Atkinson, J.A., Lobet, G., Noll, M., Meyer, P.E., Griffiths, M., Wells, D.M., 2017. Combining semi-automated image analysis techniques with machine learning algorithms to accelerate large-scale genetic studies. *GigaScience* 6. <https://doi.org/10.1093/gigascience/gix084>
- Augusto, L., Bakker, M.R., Morel, C., Meredieu, C., Trichet, P., Badeau, V., Arrouays, D., Plassard, C., Achat, D.L., Gallet-Budynek, A., Merzeau, D., Canteloup, D., Najar, M., Ranger, J., 2010. Is “grey literature” a reliable source of data to characterize soils at the scale of a region? A case study in a maritime pine forest in southwestern France. *Eur. J. Soil Sci.* 61, 807–822. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2010.01286.x>
- Avalos, G., Salazar, D., Araya, A.L., 2005. Stilt Root Structure in the Neotropical Palms *Iriartea deltoidea* and *Socratea exorrhiza*1: Stilt Root Structure of *Iriartea* and *Socratea*. *Biotropica* 37, 44–53. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.03148.x>

- Badel, E., Ewers, F.W., Cochard, H., Telewski, F.W., 2015. Acclimation of mechanical and hydraulic functions in trees: impact of the thigmomorphogenetic process. *Front. Plant Sci.* 6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00266>
- Bailey, P.H.J., Currey, J.D., Fitter, A.H., 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.
- Bailey-Serres, J., Voisenek, L.A.C.J., 2008. Flooding Stress: Acclimations and Genetic Diversity. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59, 313–339. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092752>
- Bakker, M.R., Augusto, L., Achat, D.L., 2006. Fine root distribution of trees and understory in mature stands of maritime pine (*Pinus pinaster*) on dry and humid sites. *Plant Soil* 286, 37–51. <https://doi.org/10.1007/s11104-006-9024-4>
- Bao, Y., Aggarwal, P., Robbins, N.E., Sturrock, C.J., Thompson, M.C., Tan, H.Q., Tham, C., Duan, L., Rodriguez, P.L., Vernoux, T., Mooney, S.J., Bennett, M.J., Dinneny, J.R., 2014. Plant roots use a patterning mechanism to position lateral root branches toward available water. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 9319–9324. <https://doi.org/10.1073/pnas.1400966111>
- Barczi, J.-F., Rey, H., Griffon, S., Jourdan, C., 2018. DigR: a generic model and its open source simulation software to mimic three-dimensional root-system architecture diversity. *Ann. Bot.* 121, 1089–1104. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy018>
- Barthélémy, D., Caraglio, Y., 2007. Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny. *Ann. Bot.* 99, 375–407. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>
- Basnet, K., Scatena, F.N., Likens, G.E., Lugo, A.E., 1993. Ecological Consequences of Root Grafting in Tabonuco (*Dacryodes excelsa*) Trees in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Biotropica* 25, 28. <https://doi.org/10.2307/2388976>
- Bastian, P., Chavarría-Krauser, A., Engwer, C., Jäger, W., Marnach, S., Ptashnyk, M., 2008. Modelling in vitro growth of dense root networks. *J. Theor. Biol.* 254, 99–109. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2008.04.014>
- Bengough, A.G., McKenzie, B.M., Hallett, P.D., Valentine, T.A., 2011. Root elongation, water stress, and mechanical impedance: a review of limiting stresses and beneficial root tip traits. *J. Exp. Bot.* 62, 59–68. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq350>
- Berntson, G.M., 1997. Topological scaling and plant root system architecture: developmental and functional hierarchies. *New Phytol.* 135, 621–634.
- Bert, D., Danjon, F., 2006. Carbon concentration variations in the roots, stem and crown of mature *Pinus pinaster* (Ait.). *For. Ecol. Manag.* 222, 279–295. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.030>
- Berthier, S., Kokutse, A.D., Stokes, A., Fourcaud, T., 2001. Irregular Heartwood Formation in Maritime Pine (*Pinus pinaster* Ait.): Consequences for Biomechanical and Hydraulic Tree Functioning. *Ann. Bot.* 87, 19–25. <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1290>
- Biging, G.S., 1984. Taper Equations for Second-Growth Mixed Conifers of Northern California 30, 1103–117.
- Bingham, I.J., Wu, L., 2011. Simulation of wheat growth using the 3D root architecture model SPACSYS: Validation and sensitivity analysis. *Eur. J. Agron.* 34, 181–189. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2011.01.003>
- Blackburn, P., Petty, J.A., Miller, K.F., 1988. An Assessment of the Static and Dynamic Factors Involved in Windthrow. *Forestry* 61, 29–43. <https://doi.org/10.1093/forestry/61.1.29>
- Blom, C.W.P.M., Voisenek, L.A.C.J., 1996. Flooding: the survival strategies of plants. *Trends Ecol. Evol.* 11, 290–295. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10034-3](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10034-3)

- Bodner, G., Leitner, D., Nakhforoosh, A., Sobotik, M., Moder, K., Kaul, H.-P., 2013. A statistical approach to root system classification. *Front. Plant Sci.* 4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00292>
- Bonnesoeur, V., Constant, T., Moulia, B., Fournier, M., 2016. Forest trees filter chronic wind-signals to acclimate to high winds. *New Phytol.* 210, 850–860. <https://doi.org/10.1111/nph.13836>
- Bonser, A.M., Lynch, J., Snapp, S., 1996. Effect of phosphorus deficiency on growth angle of basal roots in *Phaseolus vulgaris*. *New Phytol.* 132, 281–288.
- Bouma, T.J., Nielsen, K.L., Van Hal, J., Koutstaal, B., 2001. Root system topology and diameter distribution of species from habitats differing in inundation frequency. *Funct. Ecol.* 15, 360–369.
- Brown, W.G.E., Lacate, D.S., 1961. Rooting habits of white and red pine.
- Brown, T.N., Kulasiri, D., 1996. Validating models of complex, stochastic, biological systems. *Ecol. Model., Environmental and Ecological Models for Simulation and Management* 86, 129–134. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(95\)00039-9](https://doi.org/10.1016/0304-3800(95)00039-9)
- Buongiorno, J., Raunikar, R., Zhu, S., 2011. Consequences of increasing bioenergy demand on wood and forests: An application of the Global Forest Products Model. *J. For. Econ.* 17, 214–229. <https://doi.org/10.1016/j.jfe.2011.02.008>
- Burbidge, N.T., 1936. Root development in *Pinus pinaster* and the seasonal variation of its mycorrhizae. *Aust. For.* 10, 32–40.
- Burdett, A.N., Martin, P.A.F., Coates, H., Eremko, R., 1986. Toppling in British Columbia's Lodgepole Pine Plantations: Significance, Cause and Prevention. *For. Chron.* 62, 433–439. <https://doi.org/10.5558/tfc62433-5>
- Büsgen, M., Münch, E., Thomson, T., 1929. The structure and life of forest trees. Lond. Chapman Hall.
- Butnor, J.R., Samuelson, L.J., Stokes, T.A., Johnsen, K.H., Anderson, P.H., González-Benecke, C.A. 2016. Surface-based GPR underestimates below-stump root biomass. *Plant and Soil* 402:47–62. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2768-y>
- Calinski, T., Harabasz, J., 1974. A dendrite method for cluster analysis. *Commun. Stat. - Theory Methods* 3, 1–27. <https://doi.org/10.1080/03610927408827101>
- Cannon, W.A., 1949. A Tentative Classification of Root Systems. *Ecology* 30, 542–548. <https://doi.org/10.2307/1932458>
- Carles, S., Lamhamedi, M.S., Beaulieu, J., Stowe, D.C., Margolis, H.A., 2012. Genetic parameters of morphological and physiological characteristics of containerized white spruce (*Picea glauca* [Moench.] Voss) seedlings. *Tree Genet. Genomes* 8, 39–51. <https://doi.org/10.1007/s11295-011-0418-y>
- Charles-Dominique, T., Mangenet, T., Rey, H., Jourdan, C., Edelin, C., 2009. Architectural analysis of root system of sexually vs. vegetatively propagated yam (*Dioscorea rotundata* Poir.), a tuber monocot. *Plant Soil* 317, 61–77. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9788-9>
- Charrad, M., Ghazzali, N., Boiteau, V., Niknafs, A., 2014. NbClust: An R Package for Determining the Relevant Number of Clusters in a Data Set. *J. Stat. Softw.* 61. <https://doi.org/10.18637/jss.v061.i06>
- Chen, Y.L., Dunbabin, V.M., Postma, J.A., Diggle, A.J., Palta, J.A., Lynch, J.P., Siddique, K.H.M., Rengel, Z., 2011. Phenotypic variability and modelling of root structure of wild *Lupinus angustifolius* genotypes. *Plant Soil* 348, 345–364. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-0939-z>
- Chouikhi, H., Charrad, M., Ghazzali, N., 2015. A comparison study of clustering validity indices, in: 2015 Global Summit on Computer & Information Technology (GSCIT). Presented at the 2015 Global Summit on Computer & Information Technology

- (GSCIT), IEEE, Sousse, Tunisia, pp. 1–4.
<https://doi.org/10.1109/GSCIT.2015.7353330>
- Christensen-Dalsgaard, K.K., Ennos, A.R., Fournier, M., 2008. Are radial changes in vascular anatomy mechanically induced or an ageing process? Evidence from observations on buttressed tree root systems. *Trees* 22, 543–550. <https://doi.org/10.1007/s00468-008-0214-y>
- Christensen-Dalsgaard, K.K., Fournier, M., Ennos, A.R., Barfod, A.S., 2007. Changes in vessel anatomy in response to mechanical loading in six species of tropical trees. *New Phytol.* 176, 610–622. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02227.x>
- Clair, B., Fournier, M., Prevost, M.F., Beauchêne, J., Bardet, S., 2003. Biomechanics of buttressed trees: bending strains and stresses. *Am. J. Bot.* 90, 1349–1356.
- Collet, C., Löf, M., Pagès, L., 2006. Root System Development of Oak Seedlings Analysed using an Architectural Model. Effects of Competition with Grass. *Plant Soil* 279, 367–383. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-2419-9>
- Colmer, T.D., Voesenek, L.A.C.J., 2009. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. *Funct. Plant Biol.* 36, 665. <https://doi.org/10.1071/FP09144>
- Colombi, T., Kirchgessner, N., Le Marié, C.A., York, L.M., Lynch, J.P., Hund, A., 2015. Next generation shovelomics: set up a tent and REST. *Plant Soil* 388, 1–20. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2379-7>
- Comas, L.H., Eissenstat, D.M., 2009. Patterns in root trait variation among 25 co-existing North American forest species. *New Phytol.* 182, 919–928. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02799.x>
- Comas, L.H., Eissenstat, D.M., Lakso, A.N., 2000. Assessing root death and root system dynamics in a study of grape canopy pruning. *New Phytol.* 147, 171–178.
- Costello, L.R., Elmore, C.L., Steinmaus, S.J., 1997. Tree root response to circling root barriers. *J. Arboric.* 23, 211.
- Cottinet, D., 1974. Contribution à l'étude des fluctuations de la nappe du massif forestier landais.
- Coutand, C., 2010. Mechanosensing and thigmomorphogenesis, a physiological and biomechanical point of view. *Plant Sci.* 179, 168–182. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2010.05.001>
- Coutand, C., Dupraz, C., Jaouen, G., Ploquin, S., Adam, B., 2008. Mechanical Stimuli Regulate the Allocation of Biomass in Trees: Demonstration with Young *Prunus avium* Trees. *Ann. Bot.* 101, 1421–1432. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn054>
- Coutand, C., Mouliia, B., 2000. Biomechanical study of the effect of a controlled bending on tomato stem elongation: local strain sensing and spatial integration of the signal. *J. Exp. Bot.* 51, 1825–1842. <https://doi.org/10.1093/jexbot/51.352.1825>
- Coutts, M.P., 1987. Developmental processes in tree root systems. *Can. J. For. Res.* 17, 761–767. <https://doi.org/10.1139/x87-122>
- Coutts, M.P., 1986. Components of Tree Stability in Sitka Spruce on Peaty Gley Soil. *Forestry* 59, 173–197. <https://doi.org/10.1093/forestry/59.2.173>
- Coutts, M.P., 1983a. Root architecture and tree stability. *Plant Soil* 71, 171–188.
- Coutts, M.P., 1983b. Development of the structural root system of Sitka spruce. *For. Int. J. For. Res.* 56, 1–16.
- Coutts, M.P., 1981. Effects of Waterlogging on Water Relations of Actively-growing and Dormant Sitka Spruce Seedlings. *Ann. Bot.* 47, 747–753. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a086073>
- Coutts, M.P., Lewis, G.J., 1983. When is the structural root system determined in Sitka spruce? *Plant Soil* 71, 155–160. <https://doi.org/10.1007/BF02182650>

- Coutts, M.P., Nicoll, B.C., 1990. Waterlogging tolerance of roots of Sitka spruce clones and of strands from *Thelephora terrestris* mycorrhizas. *Can. J. For. Res.* 1894–1899.
- 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 Soil* 217, 1–15.
- Coutts, M.P., Philipson, J.J., 1978. Tolerance of tree roots to waterlogging. *New Phytol.* 80, 63–69.
- 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. <https://doi.org/10.1093/forestry/63.2.143>
- Couvreur, V., Vanderborght, J., Javaux, M., 2012. A simple three-dimensional macroscopic root water uptake model based on the hydraulic architecture approach. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 16, 2957–2971. <https://doi.org/10.5194/hess-16-2957-2012>
- Crook, M.J., Ennos, A.R., 1996. The anchorage mechanics of deep rooted larch, *Larix europaea* × *L. japonica*. *J. Exp. Bot.* 47, 1509–1517. <https://doi.org/10.1093/jxb/47.10.1509>
- Crook, M.J., Ennos, A.R., 1993. The mechanics of root lodging in winter wheat, *Triticum aestivum* L. *J. Exp. Bot.* 44, 1219–1224.
- Crook, M.J., Ennos, A.R., Banks, J.R., 1997. The function of buttress roots: a comparative study of the anchorage systems of buttressed (*Aglaia* and *Nephelium ramboutan* species) and non-buttressed (*Mallotus wrayi*) tropical trees. *J. Exp. Bot.* 48, 1703–1716.
- Cucchi, V., 2004. Sensibilité au vent des peuplements de Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). Analyse comparative de dégâts de tempête, étude expérimentale et modélisation de la résistance au déracinement (Thèse de doctorat). Université des Sciences et Technologies (Bordeaux 1).
- 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., 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* 18. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0330-2>
- Cucchi, V., Meredieu, C., Stokes, A., de Coligny, F., Suarez, J., Gardiner, B.A., 2005. Modelling the windthrow risk for simulated forest stands of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *For. Ecol. Manag.* 213, 184–196. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.03.019>
- Curtis, J., 1964. Roots of a ponderosa pine. *U For. Serv.* 1–30.
- Danjon, F., Eveno, E., Bernier, F., Chambon, J.-P., Lozano, P., Plomion, C., Garnier-Géré, P., 2009. Genetic variability in 3D coarse root architecture in *Pinus pinaster*.
- Danjon, F., Fourcaud, T., 2009. L'arbre et son enracinement. *Innov. Agron.* 17–37.
- Danjon, F., Fourcaud, T., Bert, D., 2005. Root architecture and wind-firmness of mature *Pinus pinaster*. *New Phytol.* 168, 387–400. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01497.x>
- Danjon, F., Reubens, B., 2008. Assessing and analyzing 3D architecture of woody root systems, a review of methods and applications in tree and soil stability, resource acquisition and allocation. *Plant Soil* 303, 1–34. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9470-7>
- Danjon, F., Sinoquet, H., Godin, C., Colin, F., Drexhage, M., 1999. Characterisation of structural tree root architecture using 3D digitising and AMAPmod software. *Plant Soil* 211, 241–258.

- Danjon, F., Stokes, A., Bakker, M.R., 2013a. Root Systems of Woody Plants. Plant Roots Hidden Half.
- Danjon, F., Caplan, J.S., Fortin, M., Meredieu, C., 2013b. Descendant root volume varies as a function of root type: estimation of root biomass lost during uprooting in *Pinus pinaster*. Front. Plant Sci. 4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00402>
- Danquechin Dorval, A., 2015. Architecture racinaire et stabilité chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) au stade jeune.
- Danquechin Dorval, A., Meredieu, C., Danjon, F., 2016. Anchorage failure of young trees in sandy soils is prevented by a rigid central part of the root system with various designs. Ann. Bot. mcw098. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw098>
- de Langre, E., 2008. Effects of Wind on Plants. Annu. Rev. Fluid Mech. 40, 141–168. <https://doi.org/10.1146/annurev.fluid.40.111406.102135>
- Deans, J.D., 1981. Dynamics of coarse root production in a young plantation of *Picea sitchensis*. For. Int. J. For. Res. 54, 139–155.
- Della-Marta, P.M., Mathis, H., Frei, C., Liniger, M.A., Kleinn, J., Appenzeller, C., 2009. The return period of wind storms over Europe. Int. J. Climatol. 29, 437–459. <https://doi.org/10.1002/joc.1794>
- Der Loughian, C., 2012. Effets de la dynamique sur la croissance du peuplier en réponse à une stimulation mécanique externe. Ecole Polytechnique X.
- Desgraupes, B., 2018. Package “clusterCrit.” R-Proj. 1–10.
- DesRochers, A., Lieffers, V.J., 2001. Root biomass of regenerating aspen (*Populus tremuloides*) stands of different densities in Alberta. Can. J. For. Res. 31, 1012–1018. <https://doi.org/10.1139/x01-037>
- Di Iorio, A., Lasserre, B., Scippa, G.S., Chiatante, D., 2007. Pattern of secondary thickening in a *Quercus cerris* root system. Tree Physiol. 27, 407–412.
- Diggle, A.J., 1988. ROOTMAP: a root growth model. Math. Comput. Simul. 30, 175–180.
- Dimitriadou, E., Dolničar, S., Weingessel, A., 2002. An examination of indexes for determining the number of clusters in binary data sets. Psychometrika 67, 137–159. <https://doi.org/10.1007/BF02294713>
- Dixon, M., Grace, J., 1982. Effect of Wind on the Transpiration of Young Trees. Ann. Bot. 53, 811–819.
- Drouet, J.-L., Pagès, L., 2007. GRAAL-CN: A model of GRowth, Architecture and ALlocation for Carbon and Nitrogen dynamics within whole plants formalised at the organ level. Ecol. Model. 206, 231–249. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.03.036>
- Drouet, J.-L., Pagès, L., 2003. GRAAL: a model of GRowth, Architecture and carbon ALlocation during the vegetative phase of the whole maize plant. Ecol. Model. 165, 147–173. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(03\)00072-3](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(03)00072-3)
- Dunbabin, V., Diggle, A., Rengel, Z., 2003. Is there an optimal root architecture for nitrate capture in leaching environments? Plant Cell Environ. 26, 835–844. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.01015.x>
- Dunbabin, V.M., Airey, M., Diggle, A.J., Renton, M., Rengel, Z., Armstrong, R., Chen, Y., Siddique, K.H.M., 2011. Simulating the interaction between plant roots, soil water and nutrient flows, and barriers and objects in soil using ROOTMAP, in: 19th International Congress on Modelling and Simulation. Modelling and Simulation Society of Australia and New Zealand. pp. 975–981.
- Dunbabin, V.M., Diggle, A.J., Rengel, Z., van Hugten, R., 2002. Modelling the interactions between water and nutrient uptake and root growth. Plant Soil 239, 19–38.
- Dunbabin, V.M., Postma, J.A., Schnepf, A., Pagès, L., Javaux, M., Wu, L., Leitner, D., Chen, Y.L., Rengel, Z., Diggle, A.J., 2013. Modelling root–soil interactions using three–

- dimensional models of root growth, architecture and function. *Plant Soil* 372, 93–124. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1769-y>
- Dupont, S., 2016. A simple wind–tree interaction model predicting the probability of wind damage at stand level. *Agric. For. Meteorol.* 224, 49–63. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2016.04.014>
- Dupont, S., Défossez, P., Bonnefond, J.-M., Irvine, M.R., Garrigou, D., 2018. How stand tree motion impacts wind dynamics during windstorms. *Agric. For. Meteorol.* 262, 42–58. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.06.022>
- Dupont, S., Patton, E.G., 2012. Influence of stability and seasonal canopy changes on micrometeorology within and above an orchard canopy: The CHATS experiment. *Agric. For. Meteorol.* 157, 11–29. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.01.011>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2004.00666.x>
- 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. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-7577-2>
- Dupuy, L., Fourcaud, T., Stokes, A., Danjon, F., 2005c. A density-based approach for the modelling of root architecture: application to Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) root systems. *J. Theor. Biol.* 236, 323–334. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2005.03.013>
- Dupuy, L., Gregory, P.J., Bengough, A.G., 2010. Root growth models: towards a new generation of continuous approaches. *J. Exp. Bot.* 61, 2131–2143. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp389>
- Dupuy, L.X., Fourcaud, T., Lac, P., Stokes, A., 2007. A generic 3D finite element model of tree anchorage integrating soil mechanics and real root system architecture. *Am. J. Bot.* 94, 1506–1514.
- Edwards, A.W.F., Cavalli-Sforza, L.L., 1965. A Method for Cluster Analysis. *Biometrics* 21, 362. <https://doi.org/10.2307/2528096>
- Eis, S., 1974. Root System Morphology of Western Hemlock, Western Red Cedar, and Douglas-fir. *Can. J. For. Res.* 4, 28–38. <https://doi.org/10.1139/x74-005>
- Eissenstat, D.M., Wells, C.E., Yanai, R.D., Whitbeck, J.L., 2000. Building roots in a changing environment: implications for root longevity: REVIEW Building absorptive roots and root life span. *New Phytol.* 147, 33–42. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00686.x>
- Eissenstat, D.M., Yanai, R., 1997. Ecology of Root Lifespan. *Adv. Ecol. Res.* 27, 1–62.
- Ennos, A.R., 2000. The mechanics of root anchorage. *Adv. Bot. Res.* 33, 133–157.
- Ennos, A.R., 1995. Development of buttresses in rainforest trees: the influence of mechanical stress, in: Coutts, M.P., Grace, J. (Eds.), *Wind and Trees*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 293–302.
- Ennos, A.R., 1993. The Scaling of Root Anchorage. *J. Theor. Biol.* 161, 61–75. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1993.1040>
- Ennos, A.R., 1989. The mechanics of anchorage in seedlings of sunflower, *Helianthus annuus* L. *New Phytol.* 113, 185–192. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1989.tb04705.x>
- Ennos, A.R., Crook, M.J., Grimshaw, C., 1993a. A Comparative Study of the Anchorage Systems of Himalayan Balsam *Impatiens glandulifera* and Mature Sunflower *Helianthus annuus*. *J. Exp. Bot.* 44, 133–146. <https://doi.org/10.1093/jxb/44.1.133>
- Ennos, A.R., Crook, M.J., Grimshaw, C., 1993b. The anchorage mechanics of maize, *Zea mays*. *J. Exp. Bot.* 44, 147–153.

- Farley, R.A., Fitter, A.H., 1999. The responses of seven co-occurring woodland herbaceous perennials to localized nutrient-rich patches. *J. Ecol.* 87, 849–859. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1999.00396.x>
- Fayle, D.C.F., 1983. Differences between stem and root thickening at their junction in red pine. *Plant Soil* 71, 161–166. <https://doi.org/10.1007/BF02182651>
- Fayle, D.C.F., 1975. Extension and Longitudinal Growth During the Development of Red Pine Root Systems. *Can. J. For. Res.* 5, 109–121. <https://doi.org/10.1139/x75-016>
- Fitter, A., 2002. Characteristics and functions of root systems, in: *Plant Roots*. CRC Press, pp. 49–78.
- Fitter, A.H., 1987. An Architectural approach to the comparative ecology of plant root system. *New Phytol.* 106, 61–77. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1987.tb04683.x>
- Fitter, A.H., 1986. The Topology and Geometry of Plant Root Systems: Influence of Watering Rate on Root System Topology in *Trifolium pratense*. *Ann. Bot.* 58, 91–101. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087191>
- Fitter, A.H., 1985. Functional significance of root morphology and root system architecture. *Ecol. Interact. Soil* 87–106.
- Fitter, A.H., Stickland, T.R., Harvey, M.L., Wilson, G.W., 1991. Architectural analysis of plant root systems 1. Architectural correlates of exploitation efficiency. *New Phytol.* 118, 375–382. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1991.tb00018.x>
- Foil, R.R., Ralston, C.W., 1967. The establishment and growth of loblolly pine seedling in compacted soil. *Soil Sci. Soc. Am.* 31, 565–568.
- Forde, B.G., 2009. Is it good noise? The role of developmental instability in the shaping of a root system. *J. Exp. Bot.* 60, 3989–4002. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp265>
- Fourcaud, T., Ji, J.-N., Zhang, Z.-Q., Stokes, A., 2008. Understanding the Impact of Root Morphology on Overturning Mechanisms: A Modelling Approach. *Ann. Bot.* 101, 1267–1280. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm245>
- Fournier, M., Dlouhá, J., Jaouen, G., Almeras, T., 2013. Integrative biomechanics for tree ecology: beyond wood density and strength. *J. Exp. Bot.* 64, 4793–4815. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert279>
- Fraser, A.I., Gardiner, J.B., 1967. Rooting and stability in Sitka spruce. *For. Comm. Bull.* 40.
- Fry, E.L., Evans, A.L., Sturrock, C.J., Bullock, J.M., Bardgett, R.D., 2018. Root architecture governs plasticity in response to drought. *Plant Soil* 433, 189–200. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3824-1>
- Führer, E., 2000. Forest functions, ecosystem stability and management. *For. Ecol. Manag.* 132, 29–38.
- Gardiner, B.A., Stacey, G.R., Belcher, R.E., Wood, C.J., 1997. Field and wind tunnel assessments of the implications of respacing and thinning for tree stability. *Forestry* 70, 233–252. <https://doi.org/10.1093/forestry/70.3.233>
- Gardiner, B., Berry, P., Moulia, B., 2016. Review: Wind impacts on plant growth, mechanics and damage. *Plant Sci.* 245, 94–118. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.01.006>
- Gardiner, B., Peltola, H., Kellomäki, S., 2000. Comparison of two models for predicting the critical wind speeds required to damage coniferous trees. *Ecol. Model.* 129, 1–23.
- Gardiner, B., Schuck, A., Mart-Jan Schelhaas, Orazio, C., Blennow, K., Nicoll, B., 2013. Living with Storm Damage to Forests What Science Can Tell Us What Science Can Tell Us. European Forest Institute.
- Gardiner, B., Blennow, K., Carnus, J.M., Fleischner, P., Ingemarson, F., Landmann, G., Lindner, M., Marzano, M., Nicoll, B., Orazio, C., Peyron, J.L., Reviron, M.P., Schelhaas, M., Schuck, A., Spielmann, M., Usbeck, T. 2010. Destructive storms in European forests: past and forthcoming impacts. DG Environment.

- Gary, H.L., 1963. Root Distribution of Five-Stamen Tamarisk, Seepwillow and Arrowweed. *For. Sci.* 9, 311–314.
- Genet, M., Stokes, A., Salin, F., Mickovski, S.B., Fourcaud, T., Dumail, J.-F., van Beek, R., 2005. The Influence of Cellulose Content on Tensile Strength in Tree Roots. *Plant Soil* 278, 1–9. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-8768-6>
- Ghani, M.A., Stokes, A., Fourcaud, T., 2009. The effect of root architecture and root loss through trenching on the anchorage of tropical urban trees (*Eugenia grandis* Wight). *Trees* 23, 197–209. <https://doi.org/10.1007/s00468-008-0269-9>
- Giehl, R.F.H., von Wiren, N., 2014. Root Nutrient Foraging. *PLANT Physiol.* 166, 509–517. <https://doi.org/10.1104/pp.114.245225>
- Godin, C., Caraglio, Y., 1998. A multiscale model of plant topological structures. *J. Theor. Biol.* 191, 1–46.
- Godin, C., Sinoquet, H., 2005. Functional-structural plant modelling: Commentary. *New Phytol.* 166, 705–708. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01445.x>
- Goodman, A., 2001. Anchorage Mechanics of the Tap Root System of Winter-sown Oilseed Rape (*Brassica napus* L.). *Ann. Bot.* 87, 397–404. <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1347>
- Goodman, A.M., Ennos, A.R., 1998. Responses of the root systems of sunflower and maize to unidirectional stem flexure. *Ann. Bot.* 82, 347–357.
- Goodman, A.M., Ennos, A.R., 1996. A comparative study of the response of the roots and shoots of sunflower and maize to mechanical stimulation. *J. Exp. Bot.* 47, 1499–1507.
- Graham, B.F., Bormann, F.H., 1966. Natural root grafts. *Bot. Rev.* 32, 255–292. <https://doi.org/10.1007/BF02858662>
- Gravel-Grenier, J., Lamhamedi, M.S., Beaulieu, J., Carles, S., Margolis, H.A., Rioux, M., Stowe, D.C., Lapointe, L., 2011. Utilization of family genetic variability to improve the rooting ability of white spruce (*Picea glauca*) cuttings. *Can. J. For. Res.* 41, 1308–1318. <https://doi.org/10.1139/x11-044>
- Griffon, S., de Coligny, F., 2014. AMAPstudio: An editing and simulation software suite for plants architecture modelling. *Ecol. Model.* 290, 3–10. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.10.037>
- Groome, J.S., 1988. Mutual support of trees. *Scott. For.* 12–14.
- Halkidi, M., Batistakis, Y., Vazirgiannis, M., 2001. On Clustering Validation Techniques. *J. Intell. Inf. Syst.* 17, 107–145.
- Halkidi, M., Vazirgiannis, M., 2001. Clustering validity assessment: finding the optimal partitioning of a data set, in: *Proceedings 2001 IEEE International Conference on Data Mining*. Presented at the 2001 IEEE International Conference on Data Mining, IEEE Comput. Soc, San Jose, CA, USA, pp. 187–194. <https://doi.org/10.1109/ICDM.2001.989517>
- Hanson, P.J., Amthor, J.S., Wullschleger, S.D., Wilson, K.B., Grant, R.F., Hartley, A., Hui, D., Hunt, Jr, E.R., Johnson, D.W., Kimball, J.S., King, A.W., Luo, Y., McNulty, S.G., Sun, G., Thornton, P.E., Wang, S., Williams, M., Baldocchi, D.D., Cushman, R.M., 2004. Oak forest carbon and water simulations: model intercomparisons and evaluations against independent data. *Ecol. Monogr.* 74, 443–489. <https://doi.org/10.1890/03-4049>
- Hartigan, J.A., 1975. *Clustering algorithms*, Wiley series in probability and mathematical statistics. Wiley, New York.
- Hartigan, J.A., Wong, M.A., 1979. Algorithm AS 136: A K-Means Clustering Algorithm. *Appl. Stat.* 28, 100. <https://doi.org/10.2307/2346830>

- Hayhoe, H., 1981. Analysis of a diffusion model for plant root growth and an application to plant soil-water uptake: *Soil Sci.* 131, 334–343. <https://doi.org/10.1097/00010694-198106000-00002>
- Hebert, Y., Barriere, Y., Betholeau, J.C., 1992. Root lodging resistance in forage maize. Genetic variability of root system and aerial part. *Maydica* 37, 173–183.
- Henke, M., Sarlikioti, V., Kurth, W., Buck-Sorlin, G.H., Pagès, L., 2014. Exploring root developmental plasticity to nitrogen with a three-dimensional architectural model. *Plant Soil* 385, 49–62. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2221-7>
- Henry, S., Divol, F., Bettembourg, M., Bureau, C., Guiderdoni, E., Périn, C., Diévar, A., 2016. Immunoprofiling of Rice Root Cortex Reveals Two Cortical Subdomains. *Front. Plant Sci.* 6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01139>
- Heyward, F., 1933. The Root System of Longleaf Pine on the Deep Sands of Western Florida. *Ecology* 14, 136–148. <https://doi.org/10.2307/1932880>
- Hill, K., Porco, S., Lobet, G., Zappala, S., Mooney, S., Draye, X., Bennett, M.J., 2013. Root Systems Biology: Integrative Modeling across Scales, from Gene Regulatory Networks to the Rhizosphere. *PLANT Physiol.* 163, 1487–1503. <https://doi.org/10.1104/pp.113.227215>
- Hodge, A., 2004. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytol.* 162, 9–24. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01015.x>
- Hook, D.D., 1984. Adaptations to Flooding with Fresh Water, in: *Flooding and Plant Growth*. Elsevier, pp. 265–294.
- Hook, D.D., Brown, C.L., 1973. Root Adaptations and Relative Flood Tolerance of Five Hardwood Species. *For. Sci.* 19, 225–229.
- Horton, K.W., others, 1958. Rooting habits of lodgepole pine.
- Hsu, L.C., Walker, J.C., Butterfield, B.G., Jackson, S.L., 2006. Compression wood does not form in the roots of *Pinus radiata*. *IAWA J.* 27, 45–54.
- Hutchings, M.J., John, E.A., 2004. The Effects of Environmental Heterogeneity on Root Growth and Root/Shoot Partitioning. *Ann. Bot.* 94, 1–8. <https://doi.org/10.1093/aob/mch111>
- Islam, M.A., Macdonald, S.E., 2004. Ecophysiological adaptations of black spruce (*Picea mariana*) and tamarack (*Larix laricina*) seedlings to flooding. *Trees - Struct. Funct.* 18, 35–42. <https://doi.org/10.1007/s00468-003-0276-9>
- Ito, K., Tanakamaru, K., Morita, S., Abe, J., Inanaga, S., 2006. Lateral root development, including responses to soil drying, of maize (*Zea mays*) and wheat (*Triticum aestivum*) seminal roots. *Physiol. Plant.* 127, 260–267. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00657.x>
- Jaffe, M.J., 1973. Thigmomorphogenesis: the response of plant growth and development to mechanical stimulation. *Planta* 114, 143–157.
- Javaux, M., Schröder, T., Vanderborght, J., Vereecken, H., 2008. Use of a Three-Dimensional Detailed Modeling Approach for Predicting Root Water Uptake. *Vadose Zone J.* 7, 1079. <https://doi.org/10.2136/vzj2007.0115>
- Jourdan, C., Rey, H., 1997. Modelling and simulation of the architecture and development of the oil-palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) root system. *Plant Soil* 190, 217–233.
- Jung, J.K.H., McCouch, S., 2013. Getting to the roots of it: Genetic and hormonal control of root architecture. *Front. Plant Sci.* 4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00186>
- Kalisz, P.J., Zimmerman, R.W., Muller, R.N., 1987. Root Density, Abundance, and Distribution in the Mixed Mesophytic Forest of Eastern Kentucky I. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 51, 220. <https://doi.org/10.2136/sssaj1987.03615995005100010045x>

- Kalliokoski, T., Sievänen, R., Nygren, P., 2010. Tree roots as self-similar branching structures: axis differentiation and segment tapering in coarse roots of three boreal forest tree species. *Trees* 24, 219–236. <https://doi.org/10.1007/s00468-009-0393-1>
- Kamimura, K., Gardiner, B., Dupont, S., Guyon, D., Meredieu, C., 2015. Mechanistic and statistical approaches to predicting wind damage to individual maritime pine (*Pinus pinaster*) trees in forests. *Can. J. For. Res.* 46, 88–100. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2015-0237>
- Kamimura, K., Kitagawa, K., Saito, S., Mizunaga, H., 2012. Root anchorage of hinoki (*Chamaecyparis obtuse* (Sieb. Et Zucc.) Endl.) under the combined loading of wind and rapidly supplied water on soil: analyses based on tree-pulling experiments. *Eur. J. For. Res.* 131, 219–227. <https://doi.org/10.1007/s10342-011-0508-2>
- Karen, D.S., Peter, B.M., Moore, G.M., 2001. The influence of waterlogging on the establishment of four australian landscape trees. *J. Arboric.* 27.
- Khuder, H., Stokes, A., Danjon, F., Gouskou, K., Lagane, F., 2007. Is it possible to manipulate root anchorage in young trees? *Plant Soil* 294, 87–102. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9232-6>
- Kirchoff, B., Pfeifer, E., Rutishauser, R., 2008. Plant structure ontology: How should we label plant structures with doubtful or mixed identities? *Zootaxa* 1950 103–122.
- Kirilenko, A.P., Sedjo, R.A., 2007. Climate change impacts on forestry. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 19697–19702.
- Korndörfer, C.L., Mósena, M., Dillenburg, L.R., 2008. Initial growth of Brazilian pine (*Araucaria angustifolia*) under equal soil volumes but contrasting rooting depths. *Trees* 22, 835–841. <https://doi.org/10.1007/s00468-008-0244-5>
- Köstler, J.N., Brückner, E., Bibelriether, B., 1968. Die Wurzeln der Waldbäume. *Verl. Paul Parey* 120, 140–141. <https://doi.org/10.1002/jpln.19681200210>
- Kozłowski, T.T., 1984. Flooding and plant growth, *Physiological ecology*. Academic Press, Orlando, Fla.
- Krause, C., Lemay, A., Tremblay, S., Ruel, J.-C., Plourde, P.-Y., 2014. How does the root system inhibit windthrow in thinned black spruce sites in the boreal forest? *Trees* 28, 1723–1735. <https://doi.org/10.1007/s00468-014-1080-4>
- Küllä, T., Löhmus, K., 1999. Influence of cultivation method on root grafting in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Plant Soil* 217, 91–100.
- Kutschera, L. 1960. *Wurzelatlas mitteleuropäischer Ackerunkräuter und Kulturpflanzen*. DLG Verlag, Frankfurt am main, Germany.
- Lamers, L.P.M., Govers, L.L., Janssen, I.C.J.M., Geurts, J.J.M., Van der Welle, M.E.W., Van Katwijk, M.M., Van der Heide, T., Roelofs, J.G.M., Smolders, A.J.P., 2013. Sulfide as a soil phytotoxin—a review. *Front. Plant Sci.* 4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00268>
- Landl, M., Schnepf, A., Vanderborght, J., Bengough, A.G., Bauke, S.L., Lobet, G., Bol, R., Vereecken, H., 2018. Measuring root system traits of wheat in 2D images to parameterize 3D root architecture models. *Plant Soil* 425, 457–477. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3595-8>
- Larson, P.R., Kretschmann, D.E., Clark, A.I., Isebrands, J.G., 2001. Formation and properties of juvenile wood in southern pines: a synopsis (No. FPL-GTR-129). U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory, Madison, WI.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., Forbes, T.D.A., 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecol. Evol.* 12, 474–478.
- Le Roux, Y., Pagès, L., 1996. Réaction géotropique des différents types de racines chez l'hévéa (*Hevea brasiliensis*). *Can. J. Bot.* 74, 1910–1918.

- Leblanc-Fournier, N., Martin, L., Lenne, C., Decourteix, M., 2014. To respond or not to respond, the recurring question in plant mechanosensitivity. *Front. Plant Sci.* 5. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00401>
- 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.* 17–42.
- Legates, D.R., McCabe, G.J., 1999. Evaluating the use of “goodness-of-fit” Measures in hydrologic and hydroclimatic model validation. *Water Resour. Res.* 35, 233–241. <https://doi.org/10.1029/1998WR900018>
- Leitner, D., Klepsch, S., Bodner, G., Schnepf, A., 2010. A dynamic root system growth model based on L-Systems: Tropisms and coupling to nutrient uptake from soil. *Plant Soil* 332, 177–192. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0284-7>
- Lemay, A., Krause, C., Achim, A., 2018. Comparison of wood density in roots and stems of black spruce before and after commercial thinning. *For. Ecol. Manag.* 408, 94–102. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.10.042>
- Levan, M.A., Riha, S.J., 1986. The precipitation of black oxide coatings on flooded conifer roots of low internal porosity. *Plant Soil* 95, 33–42. <https://doi.org/10.1007/BF02378850>
- Liang, J., Zhang, J., Wong, M.H., 1996. Effects of air-filled soil porosity and aeration on the initiation and growth of secondary roots of maize (*Zea mays*). *Plant Soil* 186, 245–254.
- Liao, H., Rubio, G., Yan, X., Cao, A., Brown, K.M., Lynch, J.P., 2001. Effect of phosphorus availability on basal root shallowness in common bean. *Plant Soil* 232, 69–79.
- Lieffers, V.J., Rothwell, R.L., 1986. Effects of depth of water table and substrate temperature on root and top growth of *Picea mariana* and *Larix laricina* seedlings. *Can. J. For. Res.* 16, 1201–1206. <https://doi.org/10.1139/x86-214>
- Lindström, A., Rune, G., 1999. Root deformation in plantations of container-grown Scots pine trees: effects on root growth, tree stability and stem straightness. *Plant Soil* 217, 29–37.
- Liu, G., Zhang, X., Li, X., Wei, J., Shan, L., 2008. Adaptive growth of *Tamarix taklamakanensis* root systems in response to wind action. *Sci. Bull.* 53, 164–168. <https://doi.org/10.1007/s11434-008-6019-y>
- Liu, Y., Li, Z., Xiong, H., Gao, X., Wu, J., 2010. Understanding of Internal Clustering Validation Measures, in: 2010 IEEE International Conference on Data Mining. Presented at the 2010 IEEE 10th International Conference on Data Mining (ICDM), IEEE, Sydney, Australia, pp. 911–916. <https://doi.org/10.1109/ICDM.2010.35>
- Lobet, G., Pagès, L., Draye, X., 2014. A modeling approach to determine the importance of dynamic regulation of plant hydraulic conductivities on the water uptake dynamics in the soil-plant-atmosphere system. *Ecol. Model.* 290, 65–75. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.11.025>
- Logsdon, S.D., Parker, J.C., Reneau, R.B., 1987. Root growth as influenced by aggregate size. *Plant Soil* 99, 267–275. <https://doi.org/10.1007/BF02370873>
- Lopez, D., Michelin, S., de Langre, E., 2011. Flow-induced pruning of branched systems and brittle reconfiguration. *J. Theor. Biol.* 284, 117–124. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2011.06.027>
- Lyford, W., 1980. Development of the root system of northern red oak (*Quercus rubra* L.). *Harv. For. Pap.* 1–30.
- Lynch, J.P., 2007. Roots of the Second Green Revolution. *Aust. J. Bot.* 55, 493. <https://doi.org/10.1071/BT06118>
- Lynch, J.P., Nielsen, K.L., Davis, R.D., Jablókow, A.G., 1997. SimRoot: modelling and visualization of root systems. *Plant Soil* 188, 139–151.

- MacQueen, J., 1967. Some methods for classification and analysis of multivariate observations. 5-Th Berkeley Symp. Math. Stat. Probab. 281–297.
- Mairhofer, S., Zappala, S., Tracy, S., Sturrock, C., Bennett, M.J., Mooney, S.J., Pridmore, T.P., 2013. Recovering complete plant root system architectures from soil via X-ray μ -Computed Tomography. *Plant Methods* 9, 8.
- Malamy, J.E., 2005. Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture. *Plant Cell Environ.* 28, 67–77.
- Martin, L., Leblanc-Fournier, N., Julien, J.-L., Moulia, B., Coutand, C., 2010. Acclimation kinetics of physiological and molecular responses of plants to multiple mechanical loadings. *J. Exp. Bot.* 61, 2403–2412. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq069>
- Mason, E., 1985. Causes of juvenile instability of *Pinus radiata* in New Zealand. *N. Z. J. For. Sci.* 263–280.
- Mathieu, A., Cournède, P.H., Letort, V., Barthélémy, D., de Reffye, P., 2009. A dynamic model of plant growth with interactions between development and functional mechanisms to study plant structural plasticity related to trophic competition. *Ann. Bot.* 103, 1173–1186. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp054>
- Mattheck, C., Breloer, H., 1995. The body language of trees. A handbook of failure analysis, HMSO, London.
- Mattheck, C., Kubler, H., 1997. Wood: the internal optimization of trees. Springer, Berlin; New York.
- McQuilkin, W.E., 1935. Root development of pitch pine with some comparative observations on Shortleaf pine. *J. Agric. Res. Wash. C* 51, 983–1016.
- Méndez-Alonzo, R., Moctezuma, C., Ordoñez, V.R., Angeles, G., Martínez, A.J., López-Portillo, J., 2015. Root biomechanics in *Rhizophora mangle*: anatomy, morphology and ecology of mangrove's flying buttresses. *Ann. Bot.* 115, 833–840. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv002>
- Metzger, C., 1983. Der wind als massgebender Faktor für das Wachstum der Baume. *Mündener Forstl Helfte* 3, 35–86.
- Mickovski, S.B., Ennos, A.R., 2003. Anchorage and asymmetry in the root system of *Pinus peuce*. *Silva Fenn.* 37, 161–173.
- Milligan, G.W., 1980. An examination of the effect of six types of error perturbation on fifteen clustering algorithms. *Psychometrika* 45, 325–342. <https://doi.org/10.1007/BF02293907>
- Milligan, G.W., Cooper, M.C., 1985. An examination of procedures for determining the number of clusters in a data set. *Psychometrika* 50, 159–179. <https://doi.org/10.1007/BF02294245>
- Milne, R., 1991. Dynamics of swaying of *Picea sitchensis*. *Tree Physiol.* 9, 383–399.
- Missanjo, E., Matsumura, J., 2016. Radial Variation in Tracheid Length and Growth Ring Width of *Pinus kesiya* Royle ex Gordon in Malawi. *Int. J. Res. Agric. For.* 3, 13–21.
- Mohamad, I.B., Usman, D., 2013. Standardization and Its Effects on K-Means Clustering Algorithm. *Res. J. Appl. Sci. Eng. Technol.* 6, 3299–3303. <https://doi.org/10.19026/rjaset.6.3638>
- Monneveux, P., Belhassen, E., 1996. The diversity of drought adaptation in the wide. *Plant Growth Regul.* 20, 85–92. <https://doi.org/10.1007/BF00024004>
- Mooney, S.J., Pridmore, T.P., Helliwell, J., Bennett, M.J., 2012. Developing X-ray Computed Tomography to non-invasively image 3-D root systems architecture in soil. *Plant Soil* 352, 1–22. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-1039-9>
- Moore, J.R., Maguire, D.A., 2004. Natural sway frequencies and damping ratios of trees: concepts, review and synthesis of previous studies. *Trees - Struct. Funct.* 18, 195–203. <https://doi.org/10.1007/s00468-003-0295-6>

- Moore, J.R., Tombleson, J.D., Turner, J.A., van der Colff, M., 2008. Wind effects on juvenile trees: a review with special reference to toppling of radiata pine growing in New Zealand. *Forestry* 81, 377–387. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpn023>
- Moreau, J., 2010. Impact de pratiques sylvicoles intensives sur les propriétés du bois de pin maritime. Université Bordeaux 1.
- Moreaux, V., 2012. Observation et modélisation des échanges d'énergie et de masse de jeunes peuplements forestiers du sud-ouest de la France. Université Bordeaux 1.
- Morgenstern, E.K., 1996. Geographic variation in forest trees: genetic basis and application of knowledge in silviculture. UBC Press, Vancouver.
- Moriasi, D.N., Arnold, J.G., Van Liew, M.W., Bingner, R.L., Harmel, R.D., Veith, T.L., 2007. Model evaluation guidelines for systematic quantification of accuracy in watershed simulations. *Trans. ASABE* 50, 885–900.
- Moulia, B., Coutand, C., Julien, J.-L., 2015. Mechanosensitive control of plant growth: bearing the load, sensing, transducing, and responding. *Front. Plant Sci.* 6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00052>
- Moulia, B., Der Loughian, C., Bastien, R., Martin, O., Rodríguez, M., Gourcilleau, D., Barbacci, A., Badel, E., Franchel, G., Lenne, C., Roeckel-Drevet, P., Allain, J.M., Frachisse, J.M., de Langre, E., Coutand, C., Fournier-Leblanc, N., Julien, J.L., 2011. Integrative Mechanobiology of Growth and Architectural Development in Changing Mechanical Environments, in: Wojtaszek, P. (Ed.), *Mechanical Integration of Plant Cells and Plants*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 269–302.
- Mullen, K., Ardia, D., Gil, D., Windover, D., Cline, J., 2011. DEoptim : An R Package for Global Optimization by Differential Evolution. *J. Stat. Softw.* 40. <https://doi.org/10.18637/jss.v040.i06>
- Nagel, K.A., Kastenholz, B., Jahnke, S., van Dusschoten, D., Aach, T., Mühlich, M., Truhn, D., Scharr, H., Terjung, S., Walter, A., Schurr, U., 2009. Temperature responses of roots: impact on growth, root system architecture and implications for phenotyping. *Funct. Plant Biol.* 36, 947. <https://doi.org/10.1071/FP09184>
- Nakhforoosh, A., Grausgruber, H., Kaul, H.-P., Bodner, G., 2014. Wheat root diversity and root functional characterization. *Plant Soil* 380, 211–229. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2082-0>
- Nicoll, B.C., Coutts, M.P., 1998. Timing of root dormancy and tolerance to root waterlogging in clonal Sitka spruce. *Trees* 12, 241. <https://doi.org/10.1007/s004680050147>
- Nicoll, B.C., Dunn, A.J., 2000. The effects of wind speed and direction on radial growth of structural roots, in: Stokes, A. (Ed.), *The Supporting Roots of Trees and Woody Plants: Form, Function and Physiology*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 219–225.
- Nicoll, B.C., Easton, E.P., Milner, A.D., Walker, C., Coutts, M.P., 1995. Wind stability factors in tree selection: distribution of biomass within root systems of Sitka spruce clones, in: Coutts, M.P., Grace, J. (Eds.), *Wind and Trees*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 276–292.
- Nicoll, B.C., Gardiner, B.A., Peace, A.J., 2008. Improvements in anchorage provided by the acclimation of forest trees to wind stress. *Forestry* 81, 389–398. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpn021>
- Nicoll, B.C., Gardiner, B.A., Rayner, B., Peace, A.J., 2006. Anchorage of coniferous trees in relation to species, soil type, and rooting depth. *Can. J. For. Res.* 36, 1871–1883. <https://doi.org/10.1139/x06-072>
- Nicoll, B.C., Ray, D., 1996. Adaptive growth of tree root systems in response to wind action and site conditions. *Tree Physiol.* 16, 891–898.

- Nielsen, C.C., 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. Sauerländer, Frankfurt am Main.
- Niez, B., Dlouha, J., Moulia, B., Badel, E., 2018. Water-stressed or not, the mechanical acclimation is a priority requirement for trees. *Trees*. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1776-y>
- Niklas, K.J., 1999. Variations of the mechanical properties of *Acer saccharum* roots. *J. Exp. Bot.* 50, 193–200.
- Niklas, K.J., Molina-Freaner, F., Tinoco-Ojanguren, C., Paolillo Jr, D.J., 2002. The biomechanics of *Pachycereus pringlei* root systems. *Am. J. Bot.* 89, 12–21.
- Oppelt, A.L., Kurth, W., Godbold, D.L., 2001. Topology, scaling relations and Leonardo's rule in root systems from African tree species. *Tree Physiol.* 21, 117–128.
- Ortega, U., Majada, J., Mena-Petite, A., Sanchez-Zabala, J., Rodriguez-Iturrizar, N., Txarterina, K., Azpitarte, J., Duñabeitia, M., 2006. Field Performance of *Pinus radiata* D. Don Produced in Nursery with Different Types of Containers. *New For.* 31, 97–112. <https://doi.org/10.1007/s11056-004-7364-6>
- Ozier-Lafontaine, H., Lecompte, F., Sillon, J.F., 1999. Fractal analysis of the root architecture of *Gliricidia sepium* for the spatial prediction of root branching, size and mass: model development and evaluation in agroforestry. *Plant Soil* 209, 167–179.
- Page, E.R., Gerwitz, A., 1974. Mathematical models, based on diffusion equations, to describe root systems of isolated plants, row crops, and swards. *Plant Soil* 41, 243–254. <https://doi.org/10.1007/BF00017252>
- Pagès, L., 2011. Links between root developmental traits and foraging performance: Root developmental traits and foraging performance. *Plant Cell Environ.* 34, 1749–1760. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02371.x>
- Pagès, L., 2000. How to include organ interactions in models of the root system architecture? The concept of endogenous environment. *Ann. For. Sci.* 57, 535–541.
- Pages, L., Aries, F., 1988. SARAH: modèle de simulation de la croissance, du développement, et de l'architecture des systèmes racinaires. *Agronomie* 8, 898–896.
- Pagès, L., Bécel, C., Boukcim, H., Moreau, D., Nguyen, C., Voisin, A.-S., 2014. Calibration and evaluation of ArchiSimple, a simple model of root system architecture. *Ecol. Model.* 290, 76–84. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.11.014>
- Pages, L., Jordan, M.-O., Picard, D., 1989. A simulation model of the three-dimensional architecture of the maize root system. *Plant Soil* 119, 147–154.
- Pagès, L., Kervella, J., Chadoeuf, J., 1993. Development of the Root System of Young Peach Trees (*Prunus persia* L. Batsch): A Morphometrical Analysis. *Ann. Bot.* 71, 369–375. <https://doi.org/10.1006/anbo.1993.1046>
- Pages, L., Le Roux, Y., Thaler, P., 1995. Modélisation de l'architecture racinaire. *Plant. Rech. Dév.* 1–16.
- Pagès, L., Pellerin, S., 1996. Study of differences between vertical root maps observed in a maize crop and simulated maps obtained using a model for the three-dimensional architecture of the root system. *Plant Soil* 182, 329–337. <https://doi.org/10.1007/BF00029063>
- Pagès, L., Pellerin, S., 1994. Evaluation of parameters describing the root system architecture of field grown maize plants (*Zea mays* L.). *Plant Soil* 164, 169–176.
- Pagès, L., Serra, V., 1994. Growth and branching of the taproot of young oak trees—a dynamic study. *J. Exp. Bot.* 45, 1327–1334.

- Pagès, L., Vercambre, G., Drouet, J.-L., Lecompte, F., Collet, C., Le Bot, J., 2004. Root Typ: a generic model to depict and analyse the root system architecture. *Plant Soil* 258, 103–119. <https://doi.org/10.1023/B:PLSO.0000016540.47134.03>
- Pagès, L., Xie, J., Serra, V., 2013. Potential and actual root growth variations in root systems: modeling them with a two-step stochastic approach. *Plant Soil* 373, 723–735. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1820-z>
- Pagès, L., Picon-Cochard, C. 2014. Modelling the root system architecture of Poaceae. Can we simulate integrated traits from morphological parameters of growth and branching? *New Phytologist* 204:149–158. <https://doi.org/10.1111/nph.12904>
- Pantazopoulou, C.K., Bongers, F.J., Küpers, J.J., Reinen, E., Das, D., Evers, J.B., Anten, N.P.R., Pierik, R., 2017. Neighbor detection at the leaf tip adaptively regulates upward leaf movement through spatial auxin dynamics. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 114, 7450–7455. <https://doi.org/10.1073/pnas.1702275114>
- Parra-Londono, S., Kavka, M., Samans, B., Snowdon, R., Wieckhorst, S., Uptmoor, R., 2018. Sorghum root-system classification in contrasting P environments reveals three main rooting types and root-architecture-related marker–trait associations. *Ann. Bot.* 121, 267–280. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx157>
- Passot, S., Gnacko, F., Moukouanga, D., Lucas, M., Guyomarc’h, S., Ortega, B.M., Atkinson, J.A., Belko, M.N., Bennett, M.J., Gantet, P., Wells, D.M., Guédon, Y., Vigouroux, Y., Verdeil, J.-L., Muller, B., Laplaze, L., 2016. Characterization of Pearl Millet Root Architecture and Anatomy Reveals Three Types of Lateral Roots. *Front. Plant Sci.* 7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00829>
- Passot, S., Moreno-Ortega, B., Moukouanga, D., Balsera, C., Guyomarc’h, S., Lucas, M., Lobet, G., Laplaze, L., Muller, B., Guédon, Y., 2018. A new phenotyping pipeline reveals three types of lateral roots and a random branching pattern in two cereals. *Plant Physiol.* 177, 896–910.
- Pavlis, J., Jeník, J., 2000. Roots of pioneer trees in the Amazonian rain forest. *Trees* 14, 442–455. <https://doi.org/10.1007/s004680000049>
- Pearcy, R.W., Muraoka, H., Valladares, F., 2005. Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and trade-offs with a three-dimensional simulation model: Research review. *New Phytol.* 166, 791–800. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01328.x>
- Pearson, R.G., Ross, B.E., 1984. Growth rate and bending properties of selected loblolly pines. *Wood Fiber Sci.* 16, 37–47.
- Peltola, H., Kellomäki, S., Hassinen, A., Granander, M., 2000. Mechanical stability of Scots pine, Norway spruce and birch: an analysis of tree-pulling experiments in Finland. *For. Ecol. Manag.* 135, 143–153.
- Petry, H.B., Mazurana, M., Marodin, G.A.B., Levien, R., Anghinoni, I., Gianello, C., Schwarz, S.F., 2016. Root Distribution of Peach Rootstocks Affected by Soil Compaction and Acidity. *Rev. Bras. Ciênc. Solo* 40. <https://doi.org/10.1590/18069657rbcs20150135>
- Plomion, C., Leprovost, G., Stokes, A., 2001. Wood Formation in Trees. *PLANT Physiol.* 127, 1513–1523. <https://doi.org/10.1104/pp.010816>
- Plourde, A., Krause, C., Lord, D., 2009. Spatial distribution, architecture, and development of the root system of *Pinus banksiana* Lamb. in natural and planted stands. *For. Ecol. Manag.* 258, 2143–2152. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.08.016>
- Pomiès, L., Decourteix, M., Franchel, J., Moulia, B., Leblanc-Fournier, N., 2017. Poplar stem transcriptome is massively remodelled in response to single or repeated mechanical stimuli. *BMC Genomics* 18. <https://doi.org/10.1186/s12864-017-3670-1>

- Porte, A., Bosc, A., Champion, I., Loustau, D., 2000. Estimating the foliage area of Maritime pine (*Pinus pinaster*) branches and crowns with application to modelling the foliage area distribution in the crown. *Ann. For. Sci.* 57, 73–86. <https://doi.org/10.1051/forest:2000110>
- Postma, J.A., Kuppe, C., Owen, M.R., Mellor, N., Griffiths, M., Bennett, M.J., Lynch, J.P., Watt, M., 2017. OPENSIMROOT: widening the scope and application of root architectural models. *New Phytol.* 215, 1274–1286. <https://doi.org/10.1111/nph.14641>
- Postma, J.A., Schurr, U., Fiorani, F., 2014. Dynamic root growth and architecture responses to limiting nutrient availability: linking physiological models and experimentation. *Biotechnol. Adv.* 32, 53–65. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2013.08.019>
- Pradal, C., Dufour-Kowalski, S., Boudon, F., Fournier, C., Godin, C., 2008. OpenAlea: a visual programming and component-based software platform for plant modelling. *Funct. Plant Biol.* 35, 751. <https://doi.org/10.1071/FP08084>
- Prusinkiewicz, P., 2004. Art and science of life: designing and growing virtual plants with L-systems. *Acta Hort.* 15–28. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2004.630.1>
- Pryor, L.D., 1937. Some observations on the roots of *Pinus radiata* in relation to wind resistance. *Aust. For.* 2, 37–40. <https://doi.org/10.1080/00049158.1937.10675706>
- Puhe, J., 2003. Growth and development of the root system of Norway spruce (*Picea abies*) in forest stands—a review. *For. Ecol. Manag.* 175, 253–273. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00134-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00134-2)
- Quine, C.P., Burnand, A.C., Coutts, M.P., Reynard, B.R., 1991. Effects of Mounds and Stumps on the Root Architecture of Sitka Spruce on a Peaty Gley Restocking Site. *Forestry* 64, 385–401. <https://doi.org/10.1093/forestry/64.4.385>
- Rahardjo, H., Harnas, F.R., Leong, E.C., Tan, P.Y., Fong, Y.K., Sim, E.K., 2009. Tree stability in an improved soil to withstand wind loading. *Urban For. Urban Green.* 8, 237–247. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2009.07.001>
- Ratkowsky, D.A., Lance, G.N., 1978. Criterion for determining the number of groups in a classification. *Aust. Comput. J.* 10, 115–117.
- 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. <https://doi.org/10.1093/forestry/71.2.169>
- Rebouillat, J., Dievart, A., Verdeil, J.L., Escoute, J., Giese, G., Breitler, J.C., Gantet, P., Espeout, S., Guiderdoni, E., Périn, C., 2009. Molecular Genetics of Rice Root Development. *Rice* 2, 15–34. <https://doi.org/10.1007/s12284-008-9016-5>
- Riedacker, A., Dexheimer, J., Tavakol, R., Alaoui, H., 1982. Modifications expérimentales de la morphogénèse et des géotropismes dans le système racinaire de jeunes chênes. *Can. J. Bot.* 60, 765–778. <https://doi.org/10.1139/b82-100>
- Robert, J.A., Lindgren, B.S., 2006. Relationships between root form and growth, stability, and mortality in planted versus naturally regenerated lodgepole pine in north-central British Columbia. *Can. J. For. Res.* 36, 2642–2653. <https://doi.org/10.1139/x06-146>
- Robinson, D., 2001. Root proliferation, nitrate inflow and their carbon costs during nitrogen capture by competing plants in patchy soil. *Plant Soil* 232, 41–50.
- Rogers, E.D., Benfey, P.N., 2015. Regulation of plant root system architecture: implications for crop advancement. *Curr. Opin. Biotechnol.* 32, 93–98. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2014.11.015>
- Roignant, J., Badel, É., Leblanc-Fournier, N., Brunel-Michac, N., Ruelle, J., Moulia, B., Decourteix, M., 2018. Feeling stretched or compressed? The multiple mechanosensitive responses of wood formation to bending. *Ann. Bot.* 121, 1151–1161. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx211>

- Rosolem, C.A., Takahashi, M., 1996. Soybean root growth and nutrient uptake as affected by liming and soil strength. 5th Symp Intl Soc Root Res Clemson C.
- Rousseuw, P.J., 1987. Silhouettes: A graphical aid to the interpretation and validation of cluster analysis. *J. Comput. Appl. Math.* 20, 53–65. [https://doi.org/10.1016/0377-0427\(87\)90125-7](https://doi.org/10.1016/0377-0427(87)90125-7)
- Rowe, N., Speck, T., 2005. Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective: Research review. *New Phytol.* 166, 61–72. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01309.x>
- Rudnicki, M., Mitchell, S.J., Novak, M.D., 2004. Wind tunnel measurements of crown streamlining and drag relationships for three conifer species. *Can. J. For. Res.* 34, 666–676. <https://doi.org/10.1139/x03-233>
- Ruel, J.-C., Larouche, C., Achim, A., 2003. Changes in root morphology after precommercial thinning in balsam fir stands. *Can. J. For. Res.* 33, 2452–2459. <https://doi.org/10.1139/x03-178>
- Rune, G., Warensjö, M., 2002. Basal sweep and compression wood in young Scots pine trees. *Scand. J. For. Res.* 17, 529–537. <https://doi.org/10.1080/02827580260417189>
- Sainju, U.M., Good, R.E., 1993. Vertical root distribution in relation to soil properties in New Jersey Pinelands forests. *Plant Soil* 150, 87–97. <https://doi.org/10.1007/BF00779179>
- Saint Cast, C., Danjon, F., Meredieu, C., 2015. Variabilité génétique dans la mise en place de l'architecture racinaire et stabilité mécanique face aux tempêtes (Mémoire Master). Université de Bordeaux.
- Salas, E., Ozier-Lafontaine, H., Nygren, P., 2004. A fractal root model applied for estimating the root biomass and architecture in two tropical legume tree species. *Ann. For. Sci.* 61, 337–345.
- Savini, I., Cristofini, B., 2001. Des scénarios d'avenir pour la forêt, l'industrie du bois et leurs liaisons au territoire. *Courr. Environ. INRA* 5–14.
- Schelhaas, M.-J., Hengeveld, G., Moriondo, M., Reinds, G.J., Kundzewicz, Z.W., ter Maat, H., Bindi, M., 2010. Assessing risk and adaptation options to fires and windstorms in European forestry. *Mitig. Adapt. Strateg. Glob. Change* 15, 681–701. <https://doi.org/10.1007/s11027-010-9243-0>
- Schelhaas, M.J., Kramer, K., Peltola, H., van der Werf, D.C., Wijdeven, S.M.J., 2007. Introducing tree interactions in wind damage simulation. *Ecol. Model.* 207, 197–209. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.04.025>
- Schelhaas, M.-J., Nabuurs, G.-J., Schuck, A., 2003. Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. *Glob. Change Biol.* 9, 1620–1633.
- Schlüter, U., Crawford, R.M., 2001. Long-term anoxia tolerance in leaves of *Acorus calamus* L. and *Iris pseudacorus* L. *J. Exp. Bot.* 52, 2213–2225.
- Schnepf, A., Leitner, D., Landl, M., Lobet, G., Mai, T.H., Morandage, S., Sheng, C., Zörner, M., Vanderborght, J., Vereecken, H., 2018. CRootBox: a structural–functional modelling framework for root systems. *Ann. Bot.* 121, 1033–1053. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx221>
- Scott, A.J., Symons, M.J., 1971. Clustering Methods Based on Likelihood Ratio Criteria. *Biometrics* 27, 387. <https://doi.org/10.2307/2529003>
- Sellier, D., Brunet, Y., Fourcaud, T., 2008. A numerical model of tree aerodynamic response to a turbulent airflow. *Forestry* 81, 279–297. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpn024>
- Shinozaki, K., Yoda, K., Hozumi, K., 1964. A quantitative analysis of plant form - the pipe model theory. I. Basic analyses. *Jpn J Ecol* 97–105.
- Sievanen, R., Nikinmaa, E., Nygren, P., Ozier-Lafontaine, H., Perttunen, J., Hakula, H., 2000. Components of functional-structural tree models. *Ann. For. Sci.* 57, 399–412. <https://doi.org/10.1051/forest:2000131>

- Singh, B.P., Sainju, U.M., 1998. Soil physical and morphological properties and root growth. HortScience Publ. Am. Soc. Hortic. Sci. 33, 966–971.
- Singh, V., van Oosterom, E.J., Jordan, D.R., Messina, C.D., Cooper, M., Hammer, G.L., 2010. Morphological and architectural development of root systems in sorghum and maize. Plant Soil 333, 287–299. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0343-0>
- Soethe, N., Lehmann, J., Engels, C., 2007. Root tapering between branching points should be included in fractal root system analysis. Ecol. Model. 207, 363–366. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.05.007>
- Sorecha, E.M., Kibret, K., Hadgu, G., Lupi, A., 2017. Exploring the impacts of climate change on Chickpea (*Cicer arietinum* L.) production in central highlands of Ethiopia. Acad. Res. J. Agric. Sci. Res. 5, 140–150.
- Spatz, H.-C., Bruchert, F., Pfisterer, J., 2007. Multiple resonance damping or how do trees escape dangerously large oscillations? Am. J. Bot. 94, 1603–1611. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.10.1603>
- Spek, L.Y., van Noordwijk, M., 1994. Proximal root diameter as predictor of total root size for fractal branching models. Plant Soil 164, 119–127.
- Srikanth, S., Lum, S.K.Y., Chen, Z., 2016. Mangrove root: adaptations and ecological importance. Trees 30, 451–465. <https://doi.org/10.1007/s00468-015-1233-0>
- Stokes, A., 2000. Supporting Roots of Trees and Woody Plants: Form, Function and Physiology. Springer Netherlands, Dordrecht.
- 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., Berthier, S., Sacriste, S., Martin, F., 1998. Variations in maturation strains and root shape in root systems of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). Trees 12, 334–339. <https://doi.org/10.1007/PL00009720>
- Stokes, A., Fitter, A.H., Courts, M.P., 1995. Responses of young trees to wind and shading: effects on root architecture. J. Exp. Bot. 46, 1139–1146. <https://doi.org/10.1093/jxb/46.9.1139>
- Stokes, A., Guitard, D., 1997. Tree Root Response to Mechanical Stress, in: Altman, A., Waisel, Y. (Eds.), Biology of Root Formation and Development. Springer US, Boston, MA, pp. 227–236.
- Stokes, A., Mattheck, C., 1996. Variation of wood strength in tree roots. J. Exp. Bot. 47, 693–699.
- 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. Can. J. For. Res. 27, 1049–1057.
- Storn, R., Price, K., 1997. Differential evolution—a simple and efficient heuristic for global optimization over continuous spaces. J. Glob. Optim. 11, 341–359.
- Strong, W.L., Roi, G.H.L., 1983. Root-system morphology of common boreal forest trees in Alberta, Canada. Can. J. For. Res. 13, 1164–1173. <https://doi.org/10.1139/x83-155>
- Sundström, E., Keane, M., 2000. Root architecture, early development and basal sweep in containerized and bare-rooted Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*), in: Stokes, A. (Ed.), The Supporting Roots of Trees and Woody Plants: Form, Function and Physiology. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 83–96.
- Taeger, S., Fussi, B., Konnert, M., Menzel, A., 2013. Large-scale genetic structure and drought-induced effects on European Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings. Eur. J. For. Res. 132, 481–496. <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0689-y>
- Tai, H., Lu, X., Opitz, N., Marcon, C., Paschold, A., Lithio, A., Nettleton, D., Hochholdinger, F., 2016. Transcriptomic and anatomical complexity of primary, seminal, and crown

- roots highlight root type-specific functional diversity in maize (*Zea mays* L.). *J. Exp. Bot.* 67, 1123–1135. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv513>
- 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* 19, 374–384. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0396-x>
- Tarroux, E., DesRochers, A., 2011. Effect of natural root grafting on growth response of jack pine (*Pinus banksiana*; Pinaceae). *Am. J. Bot.* 98, 967–974. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000261>
- Telewski, F.W., 2016. Flexure Wood: Mechanical Stress Induced Secondary Xylem Formation, in: *Secondary Xylem Biology*. Elsevier, pp. 73–91.
- Telewski, F.W., 2012. Is windswept tree growth negative thigmotropism? *Plant Sci.* 184, 20–28. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2011.12.001>
- Telewski, F.W., 1995. Wind-induced physiological and developmental responses in trees, in: Coutts, M.P., Grace, J. (Eds.), *Wind and Trees*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 237–263.
- Telewski, F.W., 1989. Structure and function of flexure wood in *Abies fraseri*. *Tree Physiol.* 5, 113–121.
- Telewski, F.W., Jaffe, M.J., 1986. Thigmomorphogenesis: The role of ethylene in the response of *Pinus taeda* and *Abies fraseri* to mechanical perturbation. *Physiol. Plant.* 66, 227–233. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1986.tb02413.x>
- Telewski, F.W., Pruyn, M.L., 1998. Thigmomorphogenesis: a dose response to flexing in *Ulmus americana* seedlings. *Tree Physiol.* 18, 65–68. <https://doi.org/10.1093/treephys/18.1.65>
- Thibodeau, L., Raymond, P., Camiré, C., Munson, A.D., 2000. Impact of precommercial thinning in balsam fir stands on soil nitrogen dynamics, microbial biomass, decomposition, and foliar nutrition. *Can. J. For. Res.* 30, 229–238. <https://doi.org/10.1139/x99-202>
- Thom, D., Seidl, R., 2016. Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests: Disturbance impacts on biodiversity and services. *Biol. Rev.* 91, 760–781. <https://doi.org/10.1111/brv.12193>
- Timoshenko, S., 1940. *Strength of materials*, D. Van Nostrand Company. ed.
- Tobin, B., Čermák, J., Chiatante, D., Danjon, F., Di Iorio, A., Dupuy, L., Eshel, A., Jourdan, C., Kallikokki, T., Laiho, R., Nadezhdina, N., Nicoll, B., Pagès, L., Silva, J., Spanos, I., 2007. Towards developmental modelling of tree root systems. *Plant Biosyst. - Int. J. Deal. Asp. Plant Biol.* 141, 481–501. <https://doi.org/10.1080/11263500701626283>
- Tomlinson, P.B., 2016. *The Botany of Mangroves*, 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Toral, M., Bown, H., Manon, A., Alvarez, J., Navarro-Cerrillo, R., 2011. Wind-induced leaning (toppling) in young *Pinus radiata* plantations in Chile. *Cienc. E Investig. Agrar.* 38, 405–414.
- Tricot, F., Crozat, Y., Pellerin, S., 1997. Root system growth and nodule establishment on pea (*Pisum sativum* L.). *J. Exp. Bot.* 48, 1935–1941.
- Trupiano, D., Di Iorio, A., Montagnoli, A., Lasserre, B., Rocco, M., Grosso, A., Scaloni, A., Marra, M., Chiatante, D., Scippa, G.S., 2012. Involvement of lignin and hormones in the response of woody poplar taproots to mechanical stress. *Physiol. Plant.* 146, 39–52. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01601.x>
- Usbeck, T., Wohlgemuth, T., Dobbertin, M., Pfister, C., Bürgi, A., Rebetez, M., 2010. Increasing storm damage to forests in Switzerland from 1858 to 2007. *Agric. For. Meteorol.* 150, 47–55. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2009.08.010>

- van Dusschoten, D., Metzner, R., Kochs, J., Postma, J.A., Pflugfelder, D., Buehler, J., Schurr, U., Jahnke, S., 2016. Quantitative 3D Analysis of Plant Roots growing in Soil using Magnetic Resonance Imaging. *Plant Physiol.* pp.01388.2015. <https://doi.org/10.1104/pp.15.01388>
- Van Noordwijk, M., Purnomosidhi, P., 1995. Root architecture in relation to tree-soil-crop interactions and shoot pruning in agroforestry. *Agrofor. Syst.* 30, 161–173. <https://doi.org/10.1007/BF00708919>
- Vartapetian, B.B., Jackson, M.B., 1997. Plant Adaptations to Anaerobic Stress. *Ann. Bot.* 79, 3–20. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a010303>
- Vercambre, G., Pagès, L., Doussan, C., Habib, R., 2003. Architectural analysis and synthesis of the plum tree root system in an orchard using a quantitative modelling approach. *Plant Soil* 251, 1–11.
- Vetterlein, D., Doussan, C., 2016. Root age distribution: how does it matter in plant processes? A focus on water uptake. *Plant Soil* 407, 145–160. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-2849-6>
- Vidoz, M.L., Mignolli, F., Aispuru, H.T., Mroginski, L.A., 2016. Rapid formation of adventitious roots and partial ethylene sensitivity result in faster adaptation to flooding in the aerial roots (aer) mutant of tomato. *Sci. Hortic.* 201, 130–139. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.01.032>
- Vogel, S., 2009. Leaves in the lowest and highest winds: temperature, force and shape. *New Phytol.* 183, 13–26. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02854.x>
- Vollsinger, S., Mitchell, S.J., Byrne, K.E., Novak, M.D., Rudnicki, M., 2005. Wind tunnel measurements of crown streamlining and drag relationships for several hardwood species. *Can. J. For. Res.* 35, 1238–1249. <https://doi.org/10.1139/x05-051>
- Vos, J., Evers, J.B., Buck-Sorlin, G.H., Andrieu, B., Chelle, M., de Visser, P.H.B., 2010. Functional–structural plant modelling: a new versatile tool in crop science. *J. Exp. Bot.* 61, 2101–2115. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp345>
- Wade, J.E., Hewson, E.W., 1979. Trees as a Local Climatic Wind Indicator. *J. Appl. Meteorol.* 18, 1182–1187. [https://doi.org/10.1175/1520-0450\(1979\)018<1182:TAALCW>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0450(1979)018<1182:TAALCW>2.0.CO;2)
- Wang, M., Abrams, Z.B., Kornblau, S.M., Coombes, K.R., 2018. Thresher: determining the number of clusters while removing outliers. *BMC Bioinformatics* 19. <https://doi.org/10.1186/s12859-017-1998-9>
- Watson, A., 2000. Wind-induced forces in the near-surface lateral roots of radiata pine. *For. Ecol. Manag.* 135, 133–142.
- Watson, A.J., 1995. Measurement of wind-induced tree-root stresses in New Zealand, in: Coutts, M.P., Grace, J. (Eds.), *Wind and Trees*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 220–226.
- Watt, M., Magee, L.J., McCully, M.E., 2008. Types, structure and potential for axial water flow in the deepest roots of field-grown cereals. *New Phytol.* 178, 135–146. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02358.x>
- Weber, K., Mattheck, C., 2005. Die Doppelnatur der Wurzelplatte. *Allg. Forst- Jagdztg.* 176, 77–85.
- Wells, C.E., 1999. *Advances in the root demography of woody species*. The Pennsylvania State University, USA.
- Wells, C.E., Eissenstat, D.M., 2003. Beyond the Roots of Young Seedlings: The Influence of Age and Order on Fine Root Physiology. *J. Plant Growth Regul.* 21, 324–334. <https://doi.org/10.1007/s00344-003-0011-1>

- Wells, C.E., Glenn, D.M., Eissenstat, D.M., 2002. Changes in the risk of fine-root mortality with age: a case study in peach, *Prunus persica* (Rosaceae). *Am. J. Bot.* 89, 79–87. <https://doi.org/10.3732/ajb.89.1.79>
- Wilson, B.F., 1975. Distribution of secondary thickening in tree root systems. In *The development and function of roots*. Acad. Press Inc Lond. 197–219.
- Wu, L., McGechan, M.B., McRoberts, N., Baddeley, J.A., Watson, C.A., 2007. SPACSYS: Integration of a 3D root architecture component to carbon, nitrogen and water cycling—Model description. *Ecol. Model.* 200, 343–359. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.08.010>
- Wu, Q., Pagès, L., Wu, J., 2016. Relationships between root diameter, root length and root branching along lateral roots in adult, field-grown maize. *Ann. Bot.* 117, 379–390. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv185>
- Xu, Y.-J., Röhrig, E., Fölster, H., 1997. Reaction of root systems of grand fir (*Abies grandis* Lindl.) and Norway spruce (*Picea abies* Karst.) to seasonal waterlogging. *For. Ecol. Manag.* 93, 9–19. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03951-5](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03951-5)
- Yang, M., Défossez, P., Danjon, F., Dupont, S., Fourcaud, T., 2017. Which root architectural elements contribute the best to anchorage of *Pinus* species? Insights from in silico experiments. *Plant Soil*. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-2992-0>
- Yang, M., Défossez, P., Danjon, F., Fourcaud, T., 2018. Analyzing key factors of roots and soil contributing to tree anchorage of *Pinus* species. *Trees* 32, 703–712. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1665-4>
- Yang, M., Défossez, P., Danjon, F., Fourcaud, T., 2014. Tree stability under wind: simulating uprooting with root breakage using a finite element method. *Ann. Bot.* 114, 695–709. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu122>
- Yauschew-Raguenes, N., 2012. Dynamique saisonnière de la végétation forestière (arbres et sous-bois) dans le massif des Landes : application de la télédétection optique au suivi des hétérogénéités à l'échelle régionale. Université de Bordeaux I Ecole Doctorale Sciences et Environnement.
- York, L.M., Galindo-Castaneda, T., Schussler, J.R., Lynch, J.P., 2015. Evolution of US maize (*Zea mays* L.) root architectural and anatomical phenes over the past 100 years corresponds to increased tolerance of nitrogen stress. *J. Exp. Bot.* 66, 2347–2358. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv074>
- Yu, P., Wang, C., Baldauf, J.A., Tai, H., Gutjahr, C., Hochholdinger, F., Li, C., 2018. Root type and soil phosphate determine the taxonomic landscape of colonizing fungi and the transcriptome of field-grown maize roots. *New Phytol.* 217, 1240–1253. <https://doi.org/10.1111/nph.14893>
- Zanetti, C., Vennetier, M., Mériaux, P., Provansal, M., 2015. Plasticity of tree root system structure in contrasting soil materials and environmental conditions. *Plant Soil* 387, 21–35. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2253-z>
- Zeng, F., Shabala, L., Zhou, M., Zhang, G., Shabala, S., 2013. Barley responses to combined waterlogging and salinity stress: separating effects of oxygen deprivation and elemental toxicity. *Front. Plant Sci.* 4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00313>
- Zhang, Y., Zhou, Z., Yang, Q., 2013. Genetic variations in root morphology and phosphorus efficiency of *Pinus massoniana* under heterogeneous and homogeneous low phosphorus conditions. *Plant Soil* 364, 93–104. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1352-y>
- Zhao, J., Bodner, G., Rewald, B., Leitner, D., Nagel, K.A., Nakhforoosh, A., 2017. Root architecture simulation improves the inference from seedling root phenotyping towards mature root systems. *J. Exp. Bot.* 68, 965–982. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw494>

- Zhou, Y., Zhang, L., Liu, J., Wu, G., Savolainen, O., 2014. Climatic adaptation and ecological divergence between two closely related pine species in Southeast China. *Mol. Ecol.* 23, 3504–3522. <https://doi.org/10.1111/mec.12830>
- Zhu, J., Brown, K.M., Lynch, J.P., 2010. Root cortical aerenchyma improves the drought tolerance of maize (*Zea mays* L.). *Plant Cell Environ.* <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02099.x>
- Zobel, B.J., Sprague, J.R., 1998. *Juvenile Wood in Forest Trees*, Springer Series in Wood Science. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Zobel, R.W., Waisel, Y. 2010. A plant root system architectural taxonomy: A framework for root nomenclature. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* 144:507–512. <https://doi.org/10.1080/11263501003764483>
- Zobel, R.W., 2011. A Developmental Genetic Basis for Defining Root Classes. *Crop Sci.* 51, 1410. <https://doi.org/10.2135/cropsci2010.11.0652>

Annexe

Annexe 1a

Species	Tree age (years)	Number of trees	Height (m)	Diameter at breast height (cm)	Vertical roots	Taproot	Sinker roots(m)	Horizontal roots (m)	Reference
<i>Thuja plicata</i>	37	1	24.00	48	>120	>120	>0.30	9.50	Eis 1974
<i>Tsuga heterophylla</i>	38	1	24.00	31	>120	>120	>0.30	10.50	Eis 1974
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	35	1	26.00	35	>120	>120	>0.30	11.00	Eis 1974
<i>Picea abies</i>	22; 37	1; 1	1.07; 3.75	NA; 4.90	0.50 [22]	-	-	13.50 [37]	Laitakari 1929
<i>Picea abies</i>	Review	Review	Review	Review	2.50	-	-	-	Puhe 2003
<i>Picea glauca</i>	58	1	28.00	-	1.00	-	-	7.00	Strong and La Roi 1983
<i>Picea sitchensis</i>	8	4	2.80	-	-	-	-	5.00	Coutts 1983
<i>Pinus strobus</i>	60-100	-	-	-	4.60	-	-	18.00	Brown and Lacate 1961
<i>Pinus elliotii</i>	11; 12	13	12.80	23.00	3.10	3.10	3.10	-	Schultz 1972
<i>Pinus palustris</i>	250	1	16.50	43.20	-	4.30	1.70	23.00	Heyward 1933
<i>Pinus radiata</i>	33	1	36.60	48.26	3.00-4.60	-	-	-	Pereira and Hosegood 1962
<i>Pinus rigida</i>	30	1	6.75	8.9	-	2.80	2.10	9.61	McQuilkin 1935
<i>Pinus ponderosa</i>	60	1	20.40	40.6	-	0.90	>0.90	19.2	Curtis 1964
<i>Pinus banksiana</i>	57	1	18.00	22.0	-	2.00	2.00	14.00	Strong and La Roi 1983
<i>Pinus banksiana</i>	-	1	13.70	25.40	1.70	-	-	8.50	Cheyney 1932
<i>Pinus contorta</i>	29; 33; 80	1; 1; 1	6.10; 7.33; 16.20	-	-	2.75; 3.30; 3.50	2.75; 3.30; 3.50	7.50	Horton 1958
<i>Pinus pinaster</i>	4	-	1.20	-	-	3.04	-	6.40	Burbidge 1936
<i>Pinus pinaster</i>	5	12	2.41	3.4	-	-	-	6.0	Danquechin Dorval 2015
<i>Pinus resinosa</i>	30	4	15.50	-	-	2.80	2.00	11.00	Fayle 1974
<i>Pinus resinosa</i>	60-100	-	-	-	4.60	-	-	12.00	Brown and Lacate 1961
<i>Pinus resinosa</i>	12; 13; 14	5	2.30	-	1.90	1.00	1.90	5.60	Day 1941
<i>Pinus sylvestris</i>	135; 149	1; 1	15.00; 17.50	36.80; 25.40	3.15 [149]	3.15 [149]	-	23.50 [135]	Laitakari 1929
Min-Max parameter					1.00-4.60	1.00-4.30	0.30-3.50	5.00-23.50	

[]= Year stage used to estimated the variable

Annexe 1b

Species	Tree age (years)	Number of trees	Height (m)	Diameter at breast height (cm)	Vertical and sinker roots	Taproot	Horizontal roots	Estimation method	Reference
<i>Abies grandis</i>	15	1	-	-	-	-	0.1	GRA	Reynolds, 1983
<i>Tsuga heterophylla</i>	15	1	-	-	-	-	0.05	GRA	Reynolds, 1983
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	12; 17; 27; 33 and 37	21	5.70; 6.90; 14.90; 16.80; 19.80	7.00; 15.00; 15.60; 19.10; 24.50	-	-	0.03-0.11 ^R	GRA	Kuper and Coutts, 1983
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	14.5	2	-	-	0.03-0.07	-	0.1-0.17	GRA	Reynolds, 1983
<i>Picea ombrifera</i>	15	1	-	-	-	-	0.08	GRA	Reynolds, 1983
<i>Picea abies</i>	14.5	1	-	-	-	-	0.13-0.17	GRA	Reynolds, 1983
<i>Picea abies</i>	40	5	14.00	18.00	0.007-0.03	-	0.03	GRA	Drexhage and Gruber, 1997
<i>Picea abies</i>	Review	Review	Review	Review	-	-	0.05-0.11	-	Puhe, 2003
<i>Picea sitchensis</i>	15	1	-	-	0.07	-	0.08-0.14	GRA	Reynolds, 1983
<i>Picea sitchensis</i>	8	4	2	-	-	-	0.12-0.21	GRA	Coutts, 1983
<i>Pinus rigida</i>	1; 4; 9; 11; 14	NA; NA; NA; 1; 1	NA; 0.28; 0.6; 1.2; 2.25	NA; NA; NA; 1.90 ^{pl} ; 3.80 ^{pl}	0.01-0.03 ^R	0.02-0.08 ^R	0.02-0.12 ^R	LS	McQuilkin, 1935
<i>Pinus banksiana</i>	3; 9	2	0.23; 3.70	NA; 3.00	0.03-0.04 ^R	-	0.07-0.09 ^R	LS	Strong and La Roi, 1983
<i>Pinus pinaster</i>	1; 2; 3 and 4	-	0.15; 0.36; 0.86; 1.20	-	-	0.17-0.23 ^R	0.13-0.20 ^R	LS	Burbridge, 1936
<i>Pinus nigra</i>	5	8	-	-	0.03-0.3	-	-	OB	Arbez, 1971
<i>Pinus nigra</i>	15	1	-	-	-	-	0.07-0.17	GRA	Reynolds, 1983
<i>Pinus resinosa</i>	2	-	-	-	-	0.70	0.40	OB	Wilcox, 1964
<i>Pinus resinosa</i>	30	4	-	-	0.15-0.37	-	0.13-0.19	GRA	Fayle, 1974
<i>Pinus sylvestris</i>	13; 16	1; 1	2.40; 5.70	2.80; 7.70	0.01-0.02 ^R	-	0.06-0.09 ^R	LS	Lattakari, 1929
Min-Max parameter					0.007-0.37	0.02-0.70	0.02-0.40		

GRA= growth ring analysis

LS= root length/root age

OB= observation box

R= Range of the observed variable among all stages

pl= Diameter at the ground line

Annexe 2

Age (year)		4	6	13	
Stump	Radius 1	1.72	4.50	10.6	
	Radius 2	1.02	3.60	7.50	
	Depth	-20	-20	-25	
Taproot	Radius 1	0.59	2.40	5.60	
	Radius 2	0.27	1.40	4.40	
	Radius 3	0.12	0.90	3.60	
	Radius 4	0.04	0.30	2.22	
	Depth	-82	-82	-82	
Leeward	Number of shallow roots	4	4	4	
	Insertion depth	-8	-11	-12	
	Radius 1	0.28	0.67	2.31	
	Radius 2	0.18	0.49	1.89	
	Radius 3	0.12	0.26	0.84	
	Segment lengths	[0-15][15-30][30-150]	[0-18][18-35][35-200]	[0-18][18-35][35-200]	
	Number of sinkers in ZRT	2	2	2	
	Radius 1	0.06	0.19	2.35	
	Radius 2	0.04	0.17	0.84	
	Segment lengths	[0-10][10-70]	[0-10][10-70]	[0-10][10-70]	
	Number of sinkers beyond ZRT	3	3	3	
	Radius 1	0.03	0.14	0.62	
	Segment lengths	[0-10][10-70]	[0-10][10-70]	[0-10][10-70]	
	Windward	Number of shallow roots	5	5	5
		Radius 1	0.27	0.68	1.77
Radius 2		0.18	0.46	1.42	
Radius 3		0.10	0.22	0.80	
Segment lengths		[0-15][15-30][30-150]	[0-18][18-35][35-200]	[0-18][18-35][35-200]	
Number of sinkers in ZRT		1	1	1	
Radius 1		0.06	0.25	1.61	
Radius 2		0.03	0.20	1.10	
Segment lengths		[0-10][10-70]	[0-10][10-70]	[0-10][10-70]	
Number of sinkers beyond ZRT		2	2	2	
Radius 1		0.03	0.14	0.61	
Segment lengths		[0-10][10-70]	[0-10][10-70]	[0-10][10-70]	
Perpendicular		Number of shallow roots	8	8	8
		Radius 1	0.27	0.70	1.89
		Radius 2	0.18	0.52	1.55
	Radius 3	0.11	0.27	0.82	
	Segment lengths	[0-15][15-30][30-150]	[0-18][18-35][35-200]	[0-18][18-35][35-200]	
	Number of sinkers in ZRT	2	2	2	
	Radius 1	0.06	0.25	1.45	
	Radius 2	0.03	0.18	0.60	
	Segment lengths	[0-10][10-70]	[0-10][10-70]	[0-10][10-70]	
	Number of sinkers beyond ZRT	4	4	4	
	Radius 1	0.03	0.14	0.60	
	Segment lengths	[0-10][10-70]	[0-10][10-70]	[0-10][10-70]	
	Stem	Height	133.00	330.00	920.00
		Radius 1	1.50	3.40	8.70
		Radius 2	1.20	3.00	8.00
Radius 3		1.00	2.70	6.90	
Radius 4		0.80	2.20	5.60	
Radius 5		0.60	1.60	3.60	