

QUELQUES ASPECTS DE LA BIOLOGIE ET DE LA PHYSIOLOGIE DU TRÈFLE BLANC

LA PÉRENNITÉ DU TRÈFLE BLANC EST VARIABLE ET SOUVENT IMPRÉVISIBLE. LA PRODUCTIVITÉ DE CETTE LÉGUMINEUSE DÉPEND DU SOL, DU CLIMAT ET DU mode d'exploitation (y compris de l'apport en éléments fertilisants). Une stratégie d'exploitation bien définie est nécessaire pour assurer la réussite des mélanges graminées-trèfle blanc. La mise au point d'une telle stratégie doit tenir compte des propriétés biologiques du trèfle blanc, sinon les chances de succès deviennent faibles. Des connaissances approfondies sur la biologie de cette espèce fournissent à l'agriculteur et au sélectionneur des renseignements sur son potentiel de rendement et sur les principaux facteurs limitant sa productivité.

Morphologie de la plante

Chez le trèfle blanc, contrairement aux autres légumineuses fourragères et aux graminées, seuls les pétioles et les limbes des feuilles sont utilisables comme fourrage. Ces organes contiennent peu de tissus lignifiés,

sont riches en protéines et sont volontiers consommés par le bétail. Le rendement du trèfle blanc est toutefois inférieur à celui des autres légumineuses dont la tige est également utilisable.

Chez le trèfle blanc, la tige (stolon) est rampante. Elle joue un rôle important :

- dans la formation de nouvelles feuilles,
- dans la colonisation de nouvelles surfaces,
- comme organe contenant des substances de réserve.

La réussite variable du trèfle blanc dans les mélanges est principalement due aux facteurs variables suivants : croissance en longueur, ramification et taux de survie des stolons.

Les racines adventives du trèfle blanc lui permettent de coloniser uniquement les couches supérieures du sol. Sa croissance diminue ainsi très rapidement lorsque les conditions d'approvisionnement en eau dans le sol se dégradent. Lorsque la quantité d'eau disponible dans le sol est faible, le trèfle blanc réduit sa transpiration en diminuant sa surface foliaire, et non pas en fermant ses stomates, comme chez la plupart des autres plantes (BUCHER, 1981).

Croissance et développement

Photosynthèse

Le trèfle blanc présente une capacité photosynthétique relativement élevée. MÄCHLER (1976) a obtenu pour des feuilles isolées des valeurs proches de celles connues pour des plantes de type C4. Différentes réactions à la température, fixées génétiquement, ont été observées chez des écotypes provenant de prairies naturelles (tableau I).

A basse température, les écotypes provenant des régions d'altitude élevée ont conservé une activité photosynthétique relativement bonne. A haute température, aucune influence significative de la provenance sur le taux de photosynthèse n'a pu être mise en évidence.

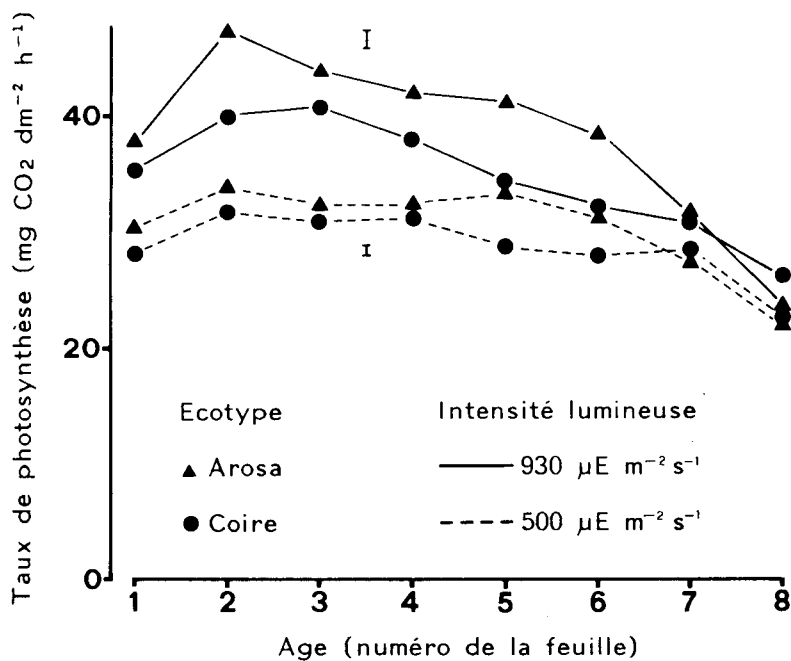
TABLEAU I
TAUX DE PHOTOSYNTHÈSE CHEZ DIFFÉRENTS ÉCOTYPES
DE TRÈFLE BLANC POUR DEUX TEMPÉRATURES
(en mg CO₂/dm²-h)
(d'après MÄCHLER et NÖSBERGER, 1977)

<u>Ecotype</u>	<u>Altitude</u>	<u>24°C</u>	<u>3°C</u>
Coire	600 m	31.2	5.8
Calfreisen	1260 m	33.3	5.8
Maran	1860 m	33.3	7.7
Tschuggen	2045 m	32.7	8.4
Erreur type		1.1	0.6

Selon les observations de SCHEIDEGGER (1983), l'âge de la feuille a peu d'influence sur l'activité photosynthétique (figure 1). Les mesures ont été effectuées sous deux intensités lumineuses (500 et 930 $\mu\text{E}/\text{m}^2\text{s}$). Ce comportement inattendu, spécialement marqué pour une intensité lumineuse moyenne (500 $\mu\text{E}/\text{m}^2\text{s}$), se distingue nettement de celui des graminées : le taux de photosynthèse d'une feuille de graminée commence à diminuer lorsque la feuille a atteint sa grandeur définitive (JEWISS et WOLEDGE, 1967).

Cette faible influence de l'âge de la feuille sur la photosynthèse a une conséquence importante. La capacité photosynthétique des nouvelles feuilles apparaissant après une utilisation et exposées à une intensité lumineuse moyenne reste à peu près constante tout au long du cycle, jusqu'à la prochaine coupe ou pâture. Grâce à cette caractéristique, la fixation du CO₂ par le trèfle blanc, donc sa productivité ne fléchit pas trop rapidement dans un vieux couvert.

FIGURE 1
INFLUENCE DE L'ÂGE DE LA FEUILLE SUR LA
PHOTOSYNTHÈSE CHEZ DEUX ÉCOTYPES DE TRÈFLE BLANC
(d'après SCHEIDEGGER, 1983)



Du point de vue de la sélection, il est important de connaître la réaction du trèfle blanc lorsque la quantité d'assimilats augmente. Les plantes vont-elles, par exemple, produire davantage de feuilles ?

En exposant les plantes à différentes concentrations en CO₂, nous avons fait varier la quantité d'assimilats (tableau II). Dans cet essai, le poids sec augmenta avec la concentration en CO₂ pendant le premier cycle, le

TABLEAU II
INFLUENCE DE LA CONCENTRATION EN CO₂ SUR
LA CROISSANCE ET LE DÉVELOPPEMENT DU TRÈFLE BLANC
(d'après SCHEIDEGGER, 1983)

	1er cycle		18 jours après la coupe	
ppm CO ₂	200	1000	200	1000
mg MS par plante	1372	2200	4468	7484
$\frac{\text{mg MS feuille}}{\text{cm}^2 \text{ feuille}}$	2.71	4.30	3.07	4.09
nombre de feuilles	35	34	133	131
cm ² /feuille	4.29	4.23	3.60	4.79
$\frac{\text{mg TNC}}{\text{cm stolon}}$	0.59	2.01	0.85	1.72

nombre et la grandeur des feuilles restant pratiquement constants. Le poids sec le plus élevé fut obtenu grâce à une mise en réserve plus importante d'assimilats dans les feuilles et les stolons. Après la coupe, les différences entre procédés diminuèrent. La grandeur moyenne des feuilles fut toutefois inférieure dans le procédé à faible concentration en CO₂. Nous déduisons de ce comportement que le développement morphologique du trèfle blanc n'est pas lié à l'offre en assimilats, lorsque les conditions de croissance sont

TABLEAU III
SURFACE DES FEUILLES ET LONGUEUR DES INTERNŒUDS
DES STOLONS CHEZ DEUX ÉCOTYPES DE TRÈFLE BLANC
POUR DIFFÉRENTES TEMPÉRATURES ET PHOTOPÉRIODES
(d'après BOLLER et NÖSBERGER, 1983)

Jour/Nuit	Photo- période	Ecotype	surface de la feuille	$\frac{\text{MS feuille}}{\text{MS totale}}$	longueur de l'inter- noeud
°C	h		cm ²	g.g ⁻¹	cm
18/3	16	Coire	4.70	0.30	2.7
		Arosa	2.27	0.28	2.4
10/7	16	Coire	4.68	0.28	2.6
		Arosa	2.35	0.25	3.1
10/7	12	Coire	3.65	0.25	1.2
		Arosa	1.52	0.22	1.5

favorables. Le taux de formation des feuilles semble être limité par d'autres facteurs.

Surface des feuilles et longueur des internœuds des stolons

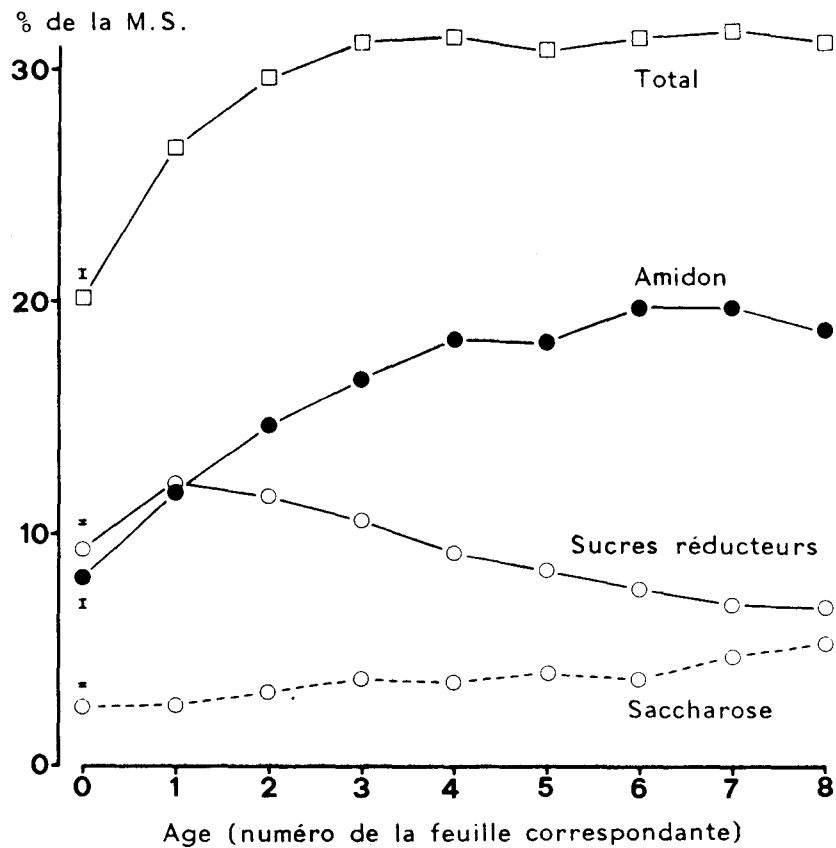
La photopériode influence la grandeur des feuilles et la longueur des internœuds des stolons.

Des jours courts ont provoqué une réduction de la surface des feuilles et de la longueur des internœuds (tableau III). C'est pourquoi la forme de croissance du trèfle blanc en automne n'est pas identique à celle observée en été.

Substances de réserve dans les stolons

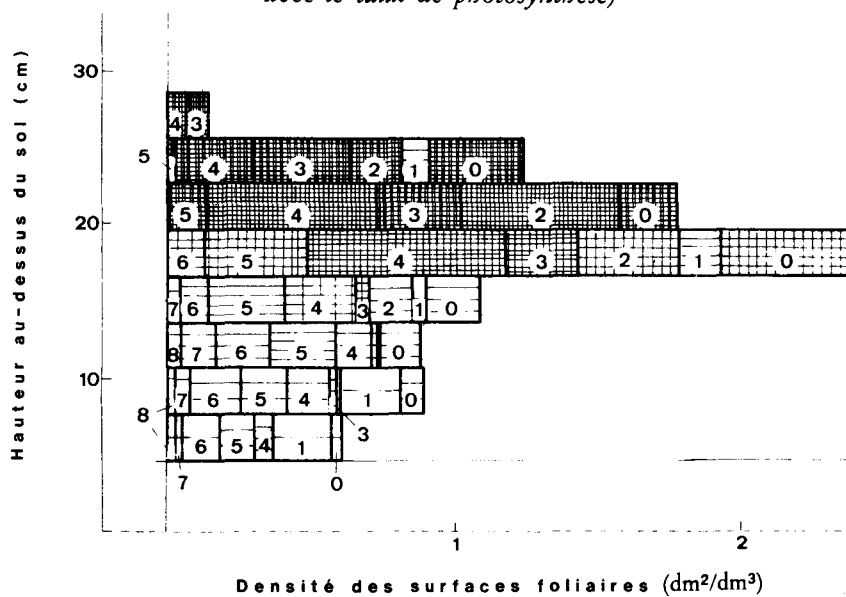
Le métabolisme des réserves influence la réaction du trèfle blanc à la fréquence d'utilisation. Après la coupe, la teneur en substances de réserve

FIGURE 2
INFLUENCE DE L'ÂGE DE LA FEUILLE SUR LA TENEUR EN
HYDRATES DE CARBONE DE RÉSERVE DANS LES STOLONS
(d'après SCHEIDEGGER, 1983)



(amidon et sucres) dans les stolons a atteint rapidement une valeur à peu près constante. Le trèfle blanc est capable de remplacer rapidement les substances de réserve consommées. Il peut ainsi supporter une utilisation fréquente (figure 2).

FIGURE 3
DISTRIBUTION VERTICALE DE LA SURFACE FOLIAIRE
ET DES CLASSES D'ÂGE DES FEUILLES D'UN COUVERT
DE TRÈFLE BLANC
(18° C, âge : 63 jours ; la densité du quadrillage augmente
avec le taux de photosynthèse)



Classes d'âge des feuilles : Nombre de jours depuis le déploiement :

0	non identifiable
1	pas encore déployées
2	2
3	7
4	12
5	16
6	21
7	26
8	30

Formation du rendement en couvert pur

Le rendement fourrager d'un couvert dépend, comme celui d'une plante individuelle, de sa performance photosynthétique et de la distribution des nouveaux assimilats. La photosynthèse du couvert dépend elle-même de la surface foliaire et de la répartition de la lumière dans le couvert. La répartition des produits de la photosynthèse dans les différentes couches d'un couvert pur a été observée à l'aide de $^{14}\text{CO}_2$. Environ 2/3 des assimilats marqués au $^{14}\text{CO}_2$ ont été rencontrés dans les couches supérieures du couvert, celles-ci ne disposant que de 44 % environ de la surface foliaire totale (figure 3). Le taux de photosynthèse des couches inférieures du couvert fut plus faible que celui des couches supérieures en raison de l'ombrage. Au sein d'une même couche du couvert, le taux de photosynthèse diminua avec l'âge des feuilles, contrairement à ce que nous avons observé pour des plantes individuelles (Scheidegger, 1983). Cette influence de l'âge de la feuille, particulièrement marquée dans la partie inférieure du couvert, disparut presque totalement dans les couches supérieures. Ces dernières, les mieux exposées à la lumière, étaient principalement composées de feuilles jeunes.

La distribution des assimilats est influencée par les conditions de croissance antérieures et présentes. A basse température, la diminution du taux d'apparition des feuilles est le facteur principal limitant le rendement fourrager (tableau IV). Lorsque la température et la photopériode diminuèrent, une proportion plus importante des assimilats a été mise en réserve dans les stolons et les racines. La part de la masse végétale totale utilisable comme fourrage (feuilles et pétioles) a donc diminué. Ce phénomène fut particulièrement marqué chez un écotype provenant des Alpes (Arosa).

Formation du rendement en couvert mixte

La croissance des stolons, la formation des feuilles et la photosynthèse en couvert mixte du trèfle blanc sont des processus encore mal connus pour que nous puissions préciser quels sont les facteurs importants qui déterminent la productivité du trèfle blanc dans un tel couvert. Dans une prairie naturelle, nous avons comparé l'activité photosynthétique du trèfle blanc à celle du reste de la végétation dans les différentes couches du couvert, à

TABLEAU IV
PART DE LA MASSE VÉGÉTALE TOTALE UTILISABLE COMME
FOURRAGE (FEUILLES ET PÉTIOLLES) CHEZ DEUX ÉCOTYPES
POUR DIFFÉRENTES TEMPÉRATURES ET PHOTOPÉRIODES
(d'après BOLLER et NÖSBERGER, 1983)

jour/nuit		18/13°C	10/7°C	10/7°C
photopériode		16 h	16 h	12 h
		rendement fourrager (%)		
écotype	Coire	48.2	42.9	37.1
	Arosa	42.6	37.6	31.8

l'aide de $^{14}\text{CO}_2$. La quantité de CO_2 fixée par le trèfle blanc fut supérieure à celle fixée par le reste de la végétation, compte tenu des surfaces foliaires respectives (Schwank et Winkler, en préparation).

Ce phénomène est probablement dû à un comportement phototropique des pétioles et les limbes des feuilles. Dans un couvert, les feuilles du trèfle blanc semblent être en mesure de coloniser rapidement les espaces où l'intensité lumineuse est élevée.

Conclusion

La valeur fourragère du trèfle blanc est élevée. Pour pouvoir recommander une stratégie d'exploitation fondée scientifiquement, une meilleure connaissance des relations causales à chaque niveau hiérarchique (feuille, plante individuelle et couvert) est indispensable. Comparativement aux graminées, le trèfle blanc présente quelques avantages physiologiques importants (comportement photosynthétique, fixation de l'azote). Toutefois,

la distribution des assimilats dans la plante ne conduit pas à un rendement élevé. D'autre part, une température basse réduit de façon trop importante la vitesse d'apparition des feuilles. En exploitant judicieusement, en choisissant ou favorisant des partenaires adéquats, il faut chercher à obtenir une structure du couvert favorable au trèfle blanc.

J. NÖSBERGER (1),
*Institut de production végétale, École polytechnique fédérale,
Zürich (Suisse)*

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BUCHER H.P. (1981) : *Einfluss des Wasserhaushaltes auf das Wachstum von Trifolium repens L.*, travail de diplôme, EPF Zürich (non publié).
- MÄCHLER F. (1976) : *Oekologische Aspekte der Photosynthese bei Oekotypen verschiedener Höhenlagen von Trifolium repens L.*, thèse Ecole Polytechnique Zürich, No. 5745.
- MÄCHLER F. et NÖSBERGER J. (1977) : « Effect of light intensity and temperature on apparent photosynthesis of altitudinal ecotypes of *Trifolium repens L.* », *Oecologia* (Berlin), 31, 73-78.
- SCHEIDEGGER U.C. (1983) : *Bildung und Verwendung der Photosyntheseprodukte bei Oekotypen von Weissklee (Trifolium repens L.)*, Thèse Ecole Polytechnique Zürich, No. 7226.
- BOLLER B.C. et NÖSBERGER J. (1983) : « Effects of temperature and photoperiod on stolon characteristics, dry matter partitioning and non-structural carbohydrate concentration of two white clover ecotypes », *Crop Science* (in press).
- JEWISS O.R. et WOLEDGE Jane (1967) : « The effect of age on the rate of apparent photosynthesis in leaves of tall fescue (*Festuca arundinacea Schreb.*), *Annals of Botany*, 31, 661-667.