



HAL
open science

Influence du déficit hydrique sur le trèfle blanc

Armand Guckert, Christophe Robin, Philippe Grieu, Francis Gras

► **To cite this version:**

Armand Guckert, Christophe Robin, Philippe Grieu, Francis Gras. Influence du déficit hydrique sur le trèfle blanc. Fourrages, 1993, 135, pp.369-381. hal-02710431v1

HAL Id: hal-02710431

<https://hal.univ-lorraine.fr/hal-02710431v1>

Submitted on 18 Oct 2023 (v1), last revised 1 Jun 2020 (v2)

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.

Influence du déficit hydrique sur le trèfle blanc

A. Guckert¹, C. Robin¹, P. Grieu¹ et F. Gras²

L' utilisation des légumineuses fourragères présente des atouts importants dans l'optique d'une gestion plus extensive des prairies :

— diminution des intrants impliquant une moindre contamination des nappes phréatiques ;

— utilisation des terres menacées par la déprise agricole.

Diverses études réalisées sur le trèfle blanc (*Trifolium repens*) nous ont permis d'appréhender le rôle des facteurs exerçant une action limitante sur l'activité fixatrice d'azote :

— des paramètres propres au végétal : taille de l'appareil photosynthétique (GUCKERT et al., 1983), transport des photo-assimilats (ROBIN et al., 1987 ; 1989a) ;

— des facteurs du milieu : température du sol et de l'air (GUCKERT et al., 1983) ;

MOTS CLÉS

Association végétale, cultivar, fixation symbiotique de l'azote, potentiel hydrique, résistance à la sécheresse, trèfle blanc.

KEY-WORDS

Cultivar, plant association, resistance to drought, symbiotic nitrogen fixation, water potential, white clover.

AUTEURS

1 : Laboratoire Agronomie et Environnement, I.N.R.A.-E.N.S.A.I.A., 2, Avenue de la Forêt de Haye, F-54500 Vandœuvre.

2 : Centre de Pédologie, C.N.R.S., rue N.D. des Pauvres, F-54500 Vandœuvre.

— des facteurs agronomiques : fertilisation azotée (SCHONTZ et al., 1989) et potassique (ROBIN et al., 1989b ; SHAMSUN-NOOR et al., 1989b), coupe (LAPERRIERE, 1984).

En revanche, on dispose d'informations relativement peu nombreuses concernant le facteur hydrique (SPRENT, 1972 ; 1976 ; ENGIN et SPRENT, 1973). Les longues périodes de sécheresse de ces dernières années ont contribué pour une large part au déficit en fourrages de nombreuses régions. De plus en plus, les sélectionneurs prennent en compte la "tolérance" à la sécheresse comme critère de sélection de nouveaux cultivars. La tolérance (ou sensibilité) des plantes à une réduction de la disponibilité en eau est une désignation "générique" qui peut recouvrir différentes acceptations en terme de croissance et de développement, de photosynthèse ou d'activité fixatrice d'azote.

Afin de préciser le comportement hydrique du trèfle blanc nous avons réalisé différentes investigations, tant au champ qu'en conditions contrôlées. Pendant 2 années consécutives (1983/1984) nous avons suivi divers paramètres à partir du printemps jusqu'à la fin de l'été sur une association ray-grass - trèfle blanc : bilan hydrique de la parcelle étudiée, potentiel hydrique du trèfle blanc.

Parallèlement, des observations plus fines ont été entreprises en conditions contrôlées afin d'estimer l'importance du cultivar face à la contrainte hydrique et de tester également d'autres aspects relatifs à la physiologie de la plante ou aux pratiques culturales (apports de potassium).

Afin de mieux comprendre les processus en cause, nous avons étudié également de manière plus approfondie les échanges gazeux foliaires et l'état hydrique des plantes de 2 cultivars ayant des comportements différents vis-à-vis de la sécheresse (Huia et Crau).

Matériel et méthodes

1. Expérimentation au champ

• Contexte climatique et pédologique

Le climat semi-continentale de la région Lorraine est caractérisé par un hiver relativement froid (1 à 5,5°C) et un été présentant des températures maximales parfois supérieures à 30°C. Les précipitations annuelles, bien réparties, sont de 728 mm (moyenne normale). Toutefois, il est fréquent d'observer des mois estivaux avec moins de 30 mm de précipitations ; la période juin-septembre 1983 s'est montrée particulièrement sèche avec 140 mm pour les 4 mois ; l'ETP étant supérieure aux

précipitations, la couverture des besoins en eau du végétal suppose une participation de la réserve du sol et pose le problème du déficit hydrique estival.

Les observations au champ ont été réalisées sur des parcelles de la station expérimentale de l'ENSAIA-Bouzule semées en ray-grass anglais - trèfle blanc. Ces parcelles sont caractérisées par des sols du type brun calcaire lessivé à pseudogley et pélosols (plateau lorrain liasique). En saisons contrastées, ces sols présentent des comportements hydriques et structuraux particuliers (gonflement en période humide et forte rétraction avec apparition de fentes en été).

• Protocole expérimental

En vue d'effectuer des mesures de la dynamique de l'eau du sol en place, nous avons utilisé un humidimètre à neutrons. Trois tubes d'accès en alliage d'aluminium ont été mis en place verticalement (disposés à 1 m l'un de l'autre) sur l'association ray-grass anglais (Hora) - trèfle blanc (type Ladino cv. Regal). Les déterminations ont été effectuées en moyenne toutes les semaines ou tous les 15 jours, selon la pluviométrie et l'évapotranspiration. Pour chaque tube, les mesures sont réalisées de 10 cm en 10 cm. On admet que l'essentiel des mouvements de l'eau s'effectue verticalement compte-tenu de la bonne homogénéité du milieu. L'humidimètre ne donnant pas de mesures fiables dans les premiers centimètres du profil, l'humidité volumique a été déterminée entre 10 cm et 135 cm.

Les caractéristiques hydriques des différents horizons du profil ont été déterminées au laboratoire sur des mottes de 5 à 10 cm³, selon la méthode de TESSIER et BERRIER (1979) pour les $pF < 3$, à l'extracteur à plaque poreuse ($pF = 3$ et $3,5$) et à la presse à membrane ($pF = 4,2$).

Mesure du potentiel hydrique des feuilles : l'état hydrique du trèfle blanc est apprécié par la mesure du potentiel hydrique de sève. Cette valeur est obtenue à l'aide de la méthode de la chambre à pression de SCHÖLANDER (1965). La technique consiste à mesurer la tension de sève du système vasculaire en appliquant la pression nécessaire pour faire apparaître la première goutte de sève du pétiole excisé. Il est ainsi possible de déterminer :

— le **potentiel hydrique de base**, qui correspond au potentiel mesuré en fin de nuit (4 heures T.U.) lorsque la demande climatique est nulle (AUSSENAC et GRANIER 1978). RITCHIE et HINCKLEY (1975) l'ont défini comme étant le potentiel hydrique d'équilibre entre la plante et le sol ; il reflète donc le potentiel hydrique du sol au voisinage des racines ;

— le **potentiel hydrique minimal** (mesuré à 12 h. T.U.), sous la dépendance de l'humidité du sol et de l'évapotranspiration maximale.

Nous avons suivi l'évolution de ces deux potentiels du 15 juin au 3 septembre 1984, en effectuant des mesures 1 ou 2 fois par semaine selon les conditions climatiques. Chaque mesure réalisée sur des feuilles morphologiquement identiques a fait l'objet de 10 répétitions.

Mesure de l'activité réductrice d'acétylène : la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique est couramment appréhendée par la méthode indirecte de mesure de l'activité réductrice de la nitrogénase, ou méthode ARA (KOCH et EVANS, 1966). Cette technique, adaptée aux mesures au champ (méthode des enceintes, non destructive) a été précédemment décrite (GUCKERT et al., 1983). L'ARA est mesurée de juin à septembre à partir de cylindres disposés à proximité de l'emplacement des tubes neutroniques. Une coupe a été réalisée le 13 juillet. L'ARA est exprimée en moles d'éthylène produites par heure d'incubation et par cylindre (moyenne des 4 cylindres, chacun ayant 30 cm de diamètre).

2. Expérimentations en conditions contrôlées

• Matériel végétal et conditions de culture

L'ensemble de l'expérimentation a concerné 4 variétés de trèfle blanc, correspondant à 2 types différents :

- type Hollandicum, variétés Huia et Luclair ;
- type Ladino, variétés Crau et major.

Les plantes séjournent en serre thermorégulée (28°C le jour et 20 à 22°C la nuit) ; elles subissent un arrosage quotidien maintenant la teneur en eau du sol à la capacité au champ. Pour la réalisation du déficit hydrique, les cultivars sont transférés en cellule phytotronique (thermopériode 21°C le jour, 18°C la nuit, photopériode de 14 h, intensité lumineuse de l'ordre de 400 micromol/m²/s, humidité relative 76%).

Première expérience : chaque variété a été semée en vase de végétation (hauteur de 25 cm), avec 15 plantes par pot correspondant à une densité de 450 plantes/m² sur un sol argileux (sol brun calcaire marmorisé à 40% d'argile) provenant du domaine expérimental de la Bouzule et ayant reçu une fertilisation phospho-potassique équivalente à 200-200 unités P-K/ha.

Une semaine après le transfert en cellule phytotronique, les plantes correspondant à chaque cultivar sont divisées en 2 lots (avec 4 répétitions par lot) :

- un lot témoin maintenu à la capacité au champ ;
- un lot soumis au déficit hydrique : suppression de l'alimentation en eau durant l'expérience.

Deuxième expérience : deux variétés (Huia et Crau) ont été semées en pot dans un mélange terreau-sable-vermiculite. De la même façon que pour la 1ère expérience, une semaine après le transfert en cellule phytotronique, toutes les plantes de chaque cultivar sont soumises au déficit hydrique : l'alimentation en eau durant l'expérience correspond à la moitié de la transpiration journalière.

• Mesures réalisées

— **Mesure de l'état hydrique des feuilles :** le potentiel hydrique des feuilles est mesuré selon le protocole décrit ci-dessus ; le contenu relatif en eau correspond au poids d'eau contenu dans les tissus foliaires au moment de la mesure, rapporté au poids d'eau maximal (à pleine turgescence) que peuvent contenir ces mêmes tissus.

— **Mesure de l'activité réductrice d'acétylène :** les déterminations sont réalisées sur les pots, selon la technique utilisée au champ. L'ARA est exprimée par g de matière sèche (MS) de parties aériennes.

— **Mesure des échanges gazeux :** l'assimilation nette de gaz carbonique ainsi que la conductance foliaire de la vapeur d'eau transpirée par les feuilles sont mesurées en utilisant un appareil portable de mesure des échanges gazeux, le Li 6200 (Li-Cor, USA). Ces mesures se font sous un éclairage de 1 000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$.

Résultats

1. Observations au champ

• Effet de la sécheresse du sol sur l'état hydrique du trèfle blanc

La figure 1 montre l'évolution de l'humidité volumique au cours du printemps et de l'été 1984 ; un profil similaire a été observé en 1983. Au cours des 2 années d'observation, la déshydratation du sol a été très importante, particulièrement en août, tombant en dessous de l'humidité du point de flétrissement (pF 4,2) pour une profondeur de sol comprise entre 0 et 75 cm. Le potentiel hydrique de la plante mesuré en fin de nuit (potentiel hydrique de base) est resté constant jusqu'à la mi-juillet (figure 2) puis a accusé une décroissance importante. Le potentiel hydrique de base étant un paramètre qui reflète le potentiel hydrique du sol rhizosphérique, nous pouvons donc affirmer que le trèfle blanc est capable d'extraire de l'eau dans les couches profondes du sol (inférieures à 75 cm dans nos expériences).

D'autre part, la différence entre le potentiel hydrique minimum et le potentiel hydrique de base (figure 2) étant le reflet du degré d'ouverture des stomates

(AUSSENAC et GRANIER, 1978), nous constatons que cette différence évolue peu au cours de l'installation de la sécheresse : la contrainte hydrique s'exerçant sur le trèfle blanc est peu intense.

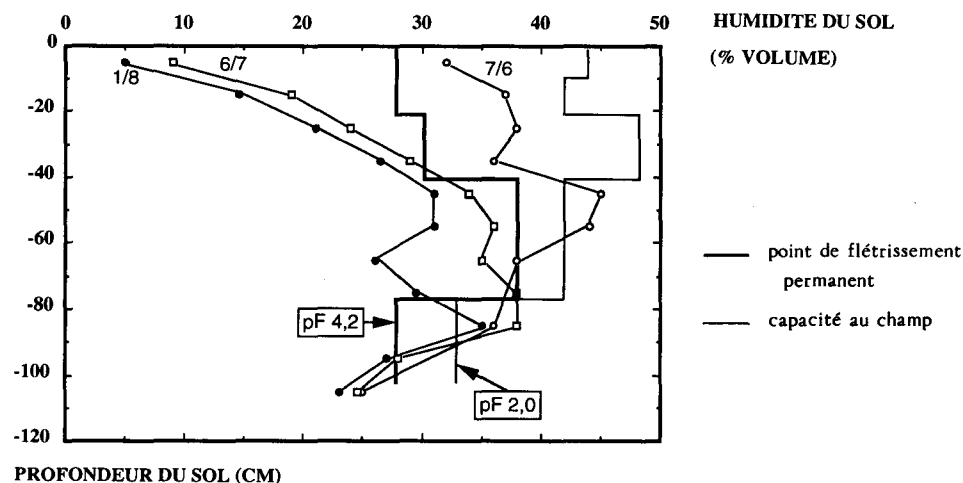


FIGURE 1 : Evolution de l'humidité volumique, mesurée à la sonde à neutrons, du 7 juin au 1^{er} août 1984 ; moyenne des 3 tubes de mesure (GUCKERT et al., 1990).

FIGURE 1 : Evolution of volumetric soil moisture content, measured with a neutron meter, from 7 June to 1 August 1984 ; means of 3 tubes (GUCKERT et al., 1990).

• Etat hydrique du trèfle blanc et activité réductrice d'acétylène

Le maximum d'ARA est obtenu le 7 juillet. La chute brutale observée ensuite correspond aux effets de la coupe des parties aériennes (figure 3). La reprise est extrêmement rapide puisque 3 jours suffisent à restaurer l'activité précédant la coupe. L'ARA diminue ensuite progressivement pour atteindre une valeur minimale début septembre. Cette décroissance de la fixation d'azote est liée au statut hydrique du trèfle blanc : la fixation est d'autant plus réduite que la valeur du potentiel de base diminue. Néanmoins, on observe que le trèfle blanc maintient une activité fixatrice notable (23% de la valeur d'ARA maximale), alors que le déficit en eau du sol est très marqué en août (dépassant largement le point de flétrissement permanent dans les 75 premiers cm de sol).

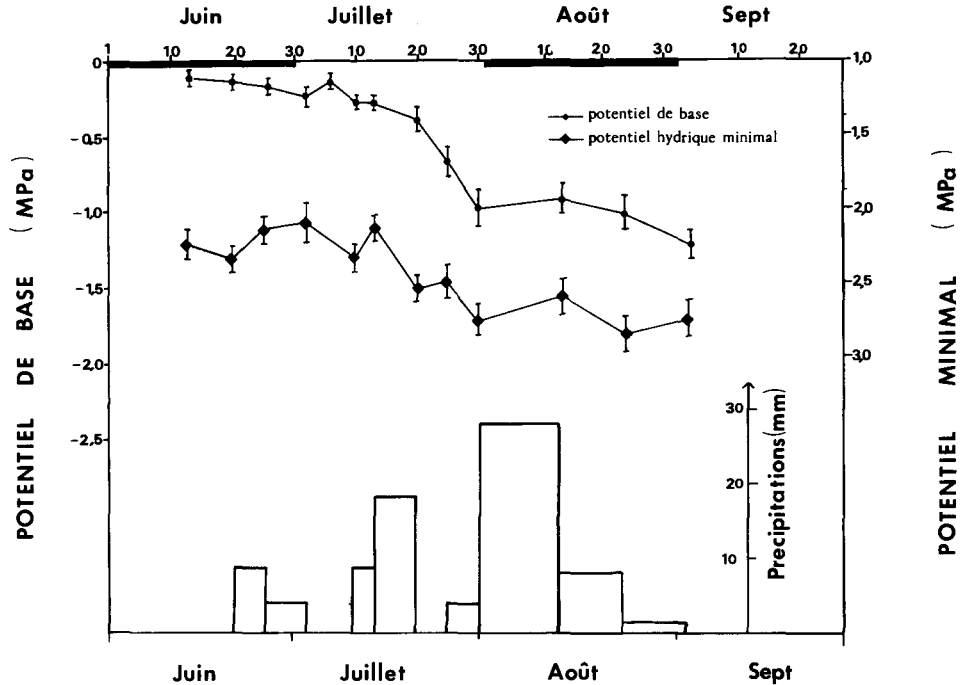


FIGURE 2 : Evolution du potentiel de base et du potentiel hydrique minimal mesurés à la bombe à pression sur les feuilles de trèfle blanc du 13 juin au 3 septembre 1984. Les valeurs constituent les moyennes de 10 répétitions ; les traits verticaux correspondent aux écarts types des mesures (GUCKERT et al., 1990).

FIGURE 2 : Evolution of basal potential and of minimal water potential, measured with a pressure bomb on white clover leaves from 13 June to 3 September 1984. Values shown are means of 10 replications ; vertical bars correspond to standard errors of measurements (GUCKERT et al., 1990).

2. Observations en conditions contrôlées : importance du cultivar

Nous avons étudié le comportement de 4 cultivars : 2 de type Hollandicum (Huia et Luclair), 2 de type Ladino (Crau et Major). Sur ces plantes soumises à une sécheresse progressive, nous avons mesuré le statut hydrique, l'assimilation nette de CO_2 ainsi que la fixation d'azote. Le déficit en eau entraîne une diminution rapide du potentiel hydrique de base et de la photosynthèse nette (non représentés) pour tous les cultivars. On note que les variétés se classent dans l'ordre suivant de tolérance décroissante : Crau > Major > Luclair > Huia. L'activité fixatrice d'azote (figure 4) présente la même évolution et le même classement variétal que

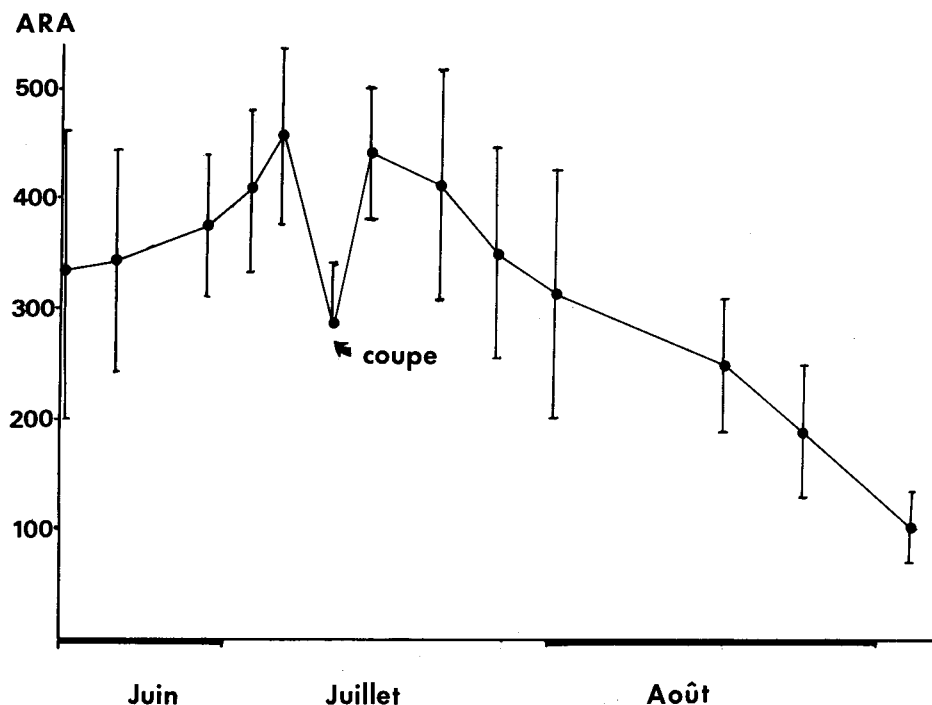


FIGURE 3 : Evolution de l'activité réductrice d'acétylène des cylindres de mesure (en $\mu\text{moles C}_2\text{H}_4/\text{h}/\text{cylindre}$ sur prairie ray-grass anglais - trèfle blanc) du 13 juin au 3 septembre 1984. Les valeurs sont les moyennes des 4 cylindres. Les traits verticaux représentent les écarts types des mesures (GUCKERT et al., 1990).

FIGURE 3 : Evolution of acetylene reduction in measuring cylinders ($\mu\text{moles C}_2\text{H}_4/\text{hour}/\text{cylinder}$ in a perennial ryegrass - white clover sward) from 13 June to 3 September 1984. Values shown are means of 4 cylinders. Vertical bars correspond to standard errors of measurements (GUCKERT et al., 1990).

précédemment. On observe un accroissement de l'ARA pendant les 3 premiers jours de sécheresse, lié à une meilleure aération du sol, puis une chute importante. Après 7 jours de contrainte hydrique l'activité fixatrice de Crau est encore égale à 50 % du témoin contre 10 % pour Huia. On montre ainsi que les variétés de type Hollandicum sont plus sensibles à un manque d'eau que les variétés de type Ladino.

Lors de la deuxième expérience, une analyse plus approfondie des échanges gazeux des feuilles et de l'état hydrique des plantes de 2 cultivars (Huia et Crau), dont les comportements vis-à-vis de la sécheresse sont opposés, a été appréhendée. Les résultats montrent que, pour une contrainte hydrique située entre $-0,5$ et $-1,5$ MPa de potentiel hydrique de base, le taux d'assimilation nette de CO_2 et le flux transpiratoire par unité de surface foliaire sont supérieurs avec le cultivar

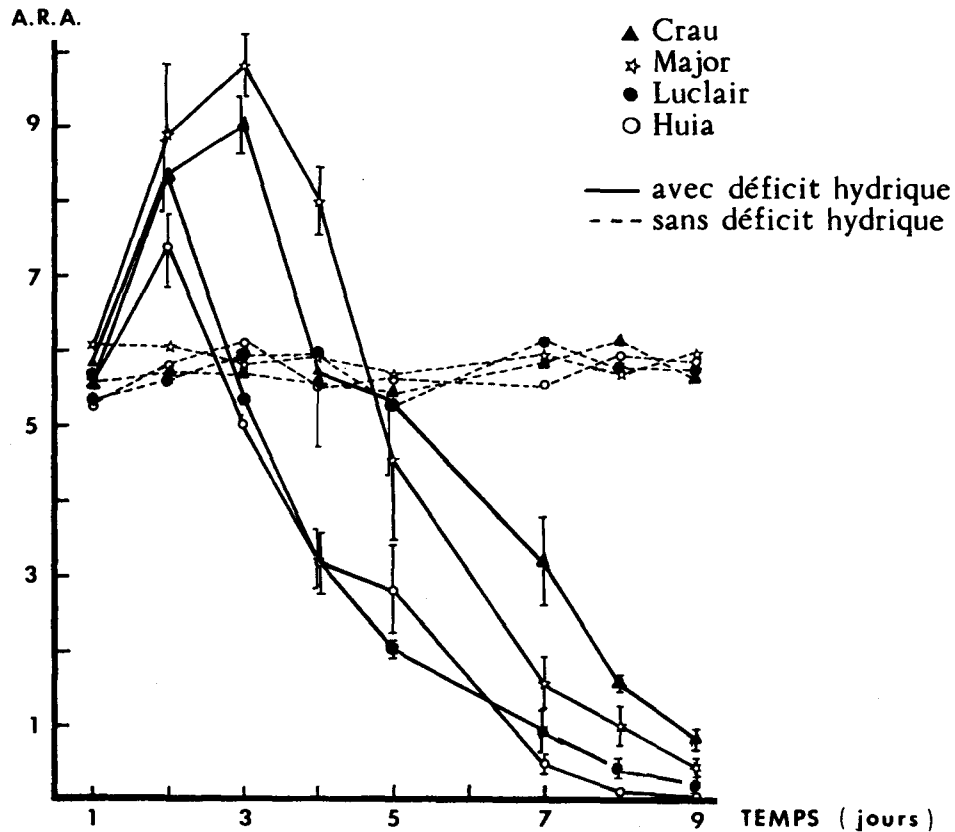


FIGURE 4 : Evolution de l'activité réductrice d'acétylène (en $\mu\text{moles C}_2\text{H}_4/\text{h/g MS}$ de parties aériennes) en fonction du temps pour 4 cultivars de trèfle blanc, subissant ou non un déficit hydrique. La première mesure a été effectuée 8 heures après le dernier arrosage des pots soumis au déficit. Les traits verticaux correspondent à l'écart type des mesures (SHAMSUN-NOOR et al., 1989a).

FIGURE 4 : Evolution with time of acetylene reduction ($\mu\text{moles C}_2\text{H}_4/\text{hour/g DM}$ of above ground parts) for 4 white clover cultivars, with or without water stress. First measurement was made 8 hours after last watering of water-stressed pots. Vertical bars correspond to standard errors of measurements (SHAMSUN-NOOR et al., 1989a).

Huia (figure 5). Au delà de ces valeurs, les différences s'annulent. Le cultivar Crau minimise ainsi ses pertes en eau par transpiration mais, en contrepartie, assimile moins de carbone, contribuant ainsi à la diminution de biomasse de cette variété en fin de sécheresse. Cette diminution de biomasse sèche a également été observée par SHAMSUN-NOOR et al. (1989a).

TRANSPIRATION

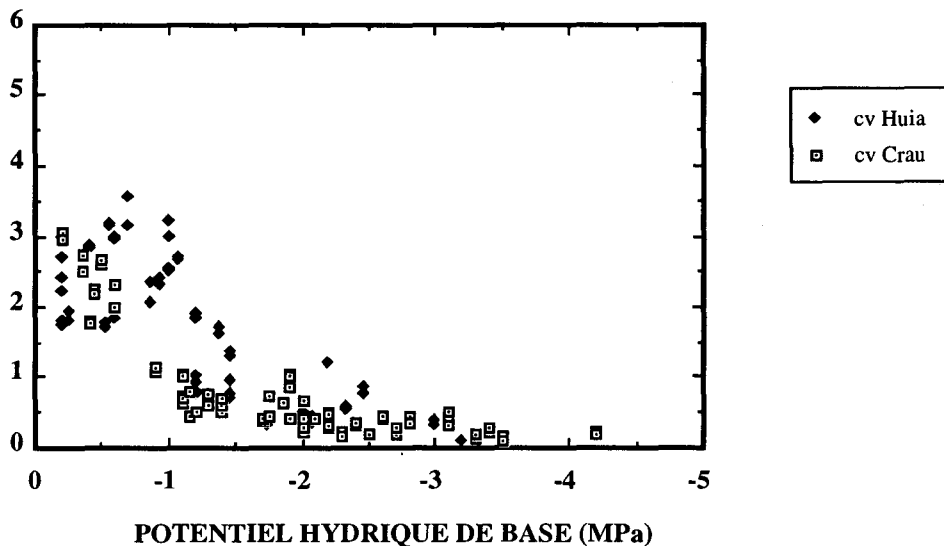


FIGURE 5 : Relation entre le taux de transpiration foliaire ($\text{mmol/m}^2/\text{s}$) et le potentiel hydrique de base de Huia et Crau. Chaque point représente une mesure effectuée sur une plante.

FIGURE 5 : Relationship between leaf transpiration rate ($\text{mmol/m}^2/\text{s}$) and basal water potential of cultivars Huia and Crau. Each point represents one measurement made on a single plant.

D'autre part, le contenu en eau des tissus foliaires s'avère plus important pour la variété Crau que pour la variété Huia (figure 6). Lorsque le déficit hydrique devient important, le potentiel hydrique de base atteignant -3 MPa, Crau a perdu environ 30% de son contenu en eau, alors que Huia en a perdu plus de 50%. En situation de sécheresse, le maintien d'un contenu en eau élevé des tissus foliaires permet à la plante d'éviter une importante déshydratation qui pourrait compromettre sa survie.

Discussion - conclusion

Les différents résultats issus d'expérimentations au champ et en conditions contrôlées se complètent et permettent de définir précisément le comportement du trèfle blanc soumis à des contraintes hydriques plus ou moins prononcées. Contrairement à une opinion très répandue, le premier point important est la capacité que possèdent ces plantes d'extraire l'eau des couches profondes du sol (au-delà de 80 cm), ce qui leur confère un caractère de tolérance à la sécheresse, c'est-à-dire la capa-

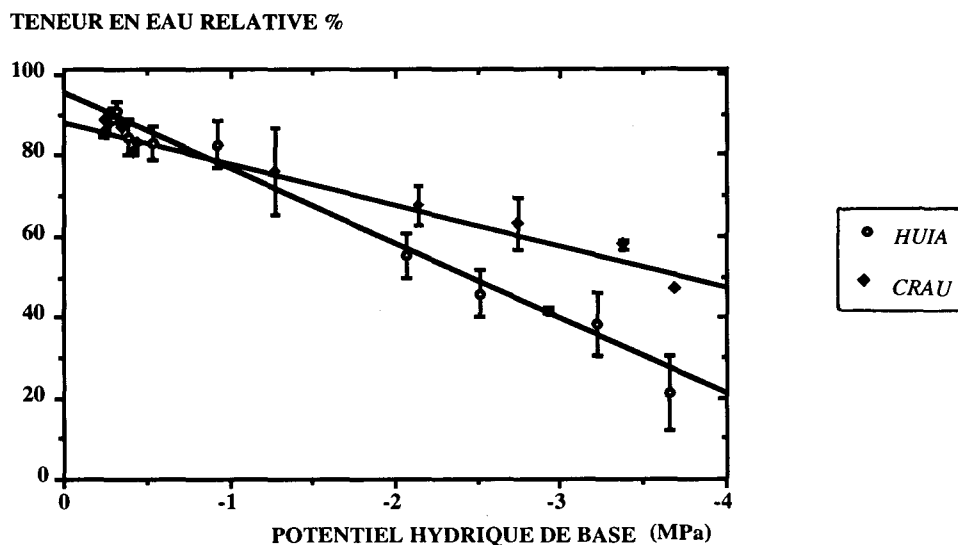


FIGURE 6 : Relation entre le contenu relatif en eau et le potentiel hydrique de base de Huia et Crau. Chaque point correspond à la moyenne de 4 répétitions associée à l'écart type.

FIGURE 6 : Relationship between relative water content and basal water potential of cultivars Huia and Crau. Each point corresponds to the mean of 4 replications with its standard error.

citée de maintenir une croissance et une activité physiologique à des niveaux de contrainte élevée. Ce type de comportement a déjà été montré sur d'autres espèces (GRIEU et AUSSENAC, 1988). Le deuxième point concerne les différences de comportement entre cultivars. Nous avons mis en évidence un caractère de tolérance à la sécheresse du cultivar Crau qui possède un contenu en eau supérieur à celui de Huia ; cela lui permet de maintenir une turgescence élevée, assurant ainsi un meilleur fonctionnement du métabolisme des tissus (GRIEU et al., 1988) comme par exemple la fixation d'azote. D'autre part, Crau a également la faculté d'éviter des pertes en eau importantes lors d'un déficit hydrique modéré (entre $-0,5$ et $-1,5$ MPa de potentiel hydrique de base), en limitant sa transpiration par fermeture des stomates. Ce caractère peut être défini par le terme d'évitement. Ces 2 composantes de la résistance à la sécheresse, tolérance et évitement, permettent d'expliquer la réponse du trèfle blanc à la contrainte hydrique et de comparer des cultivars entre eux. Les outils méthodologiques utilisés pour l'étude du comportement du trèfle blanc vis-à-vis de la sécheresse peuvent permettre d'orienter le sélectionneur dans le choix de nouvelles variétés plus résistantes.

Travail présenté aux Journées d'information de l'A.F.P.F.,
"Les légumineuses : nouvelle P.A.C., nouvelles chances ?",
les 30 et 31 mars 1993.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUSSENAC G., GRANIER A. (1978) : "Quelques résultats de cinétique journalière du potentiel de sève chez les arbres forestiers", *Ann. Sc. Forest.*, 35 (1), 19-32.
- ENGIN M., SPRENT J.I. (1973) : "Effects of water stress on growth and nitrogen fixing activity of *Trifolium repens*", *New Phytol.*, 72, 117-126.
- GRIEU P., AUSEENAC G. (1988) : "Croissance et développement du système racinaire de semis de trois espèces de conifères : *Pseudotsuga menziesii*, *Pseudotsuga macrocarpa* et *Cedrus atlantica*", *Ann. Sci. For.*, 1988, 45 (2), 117-124.
- GRIEU P., AUSEENAC G., LARHER F. (1988) : "Sécheresse édaphique et concentrations en solutés organiques des tissus foliaire et racinaire de trois espèces de conifères", *Ann. Sci. For.*, 45 (4), 311-322.
- GUCKERT A., DAMAY J., TREILLET L., BALANDREAU J., BARDIN R., CHALAMET A. (1983) : "Etude au champ de la fixation d'azote par le trèfle blanc", *Fourrages*, n°94-95, 61-86.
- GUCKERT A., CAPITAINÉ L., GRAS F., ROBIN C. (1990) : "Effects of soil water status on nitrogen fixation of white clover (*Trifolium repens* L.)", *13th Gen. Meet. European Grassl. Fed.*, Banska Bystrica, Tchécoslovaquie, 47-50.
- KOCH B., EVANS H.J. (1986) : "Reduction of acetylene to ethylene by soybean root nodules", *Plant Physiol.*, 47, 453-456.
- LAPERRIERE C. (1984) : *Etude de la fixation de l'azote par le trèfle blanc. Aspects biologiques et agronomiques*, thèse I.N.P.L., ENSAIA. Nancy, 99 p.
- ROBIN C., CHONE T., GUCKERT A. (1987) : "Rôle de la position de la feuille dans l'assimilation et le transport du carbone chez le trèfle blanc (*Trifolium repens* L.)", *Agronomie*, 7 (8), 599-605.
- ROBIN C., GUERIN V., GUCKERT A. (1989a) : "Etude de l'influence de la ramification sur la distribution des assimilats chez le trèfle blanc (*Trifolium repens* L.)", *Agronomie*, 9, 849-857.
- ROBIN C., SHAMSUN-NOOR L., GUCKERT A. (1989b) : "Effect of potassium on the tolerance to PEG-induced water stress of two white clover varieties (*Trifolium repens* L.)", *Plant and Soil*, 120, 153-158.
- RITCHIE G.A., HINCKLEY T.M. (1975) : "The pressure chamber as an instrument for ecological research", *J. Exp. bot.*, 26, 287-304.
- SCHÖLANDER P.F., HAMMEL H.T., BRADSTREET E.D., HEMMINGSEN E.A. (1965) : "Sap pressure in vascular plants", *Science*, 148, 339-346.
- SCHONTZ D., ROBIN C., GUCKERT A. (1989) : "Etude des deux voies de la nutrition azotée du trèfle blanc (*Trifolium repens* L.) : activité de la nitrogénase et de la nitrate réductase", *XVIème Coll. Int. des Herbages*, Nice, oct. 1989, 491-492.
- SHAMSUN-NOOR L., ROBIN C., SCHONTZ D., HEULIN T., GUCKERT A. (1989a) : "Effet d'un déficit hydrique sur le trèfle blanc. I. Importance du cultivar", *Agronomie*, 9, 251-257.
- SHAMSUN-NOOR L., ROBIN C., GUCKERT A. (1989b) : "Effet d'un déficit hydrique sur le trèfle blanc. II. Rôle d'un apport de potassium", *Agronomie*, 10, 9-14.

- SPRENT J.I. (1972) : "The effects of water stress on nitrogen fixing root root nodules. II. Effects on the fine structure of detached soybean nodules", *New Phytol.*, 70, 9-17.
- SPRENT J.I. (1976) : "Water deficit and nitrogen-fixing root nodules", *Water deficit an Plant Growth*, Academic Press, New York, pp. 291-315.
- TESSIER D. BERRIER J. (1979) : "Utilisation de la microscopie électronique à balayage dans l'étude des sols. Observation de sols humides soumis à différents pF", *Science du sol*, 1, 67-81.

RÉSUMÉ

Un suivi au champ (station expérimentale de la Bouzule, Meurthe-et-Moselle) du profil hydrique du sol à l'aide d'une sonde à neutrons, réalisé pendant deux années consécutives (1983 et 1984) sous une association ray-grass anglais - trèfle blanc, fait apparaître un déficit en eau marqué en juillet-août. Chez le trèfle blanc, il en résulte une diminution progressive du potentiel hydrique, se répercutant sur l'activité fixatrice d'azote. Néanmoins, le trèfle blanc est susceptible de prélever l'eau du sol alors même que les 75 premiers cm du sol ont atteint le point de flétrissement permanent (pF 4,2) et de maintenir une activité fixatrice d'azote, correspondant dans le cas présent à 23 % de la valeur initiale.

Des essais réalisés en conditions contrôlées confirment ces données et montrent une différence de comportement entre cultivars : Crau présente le meilleur comportement en situation de déficit hydrique et manifeste à la fois un caractère de tolérance à la sécheresse (maintien d'un contenu en eau supérieur) et une faculté d'évitement des pertes en eau (limitation de la transpiration par fermeture des stomates).

SUMMARY

Influence of water shortage on white clover

The effects on white clover of stress due to water shortage were studied in the field and under controlled conditions, for the determination of characteristics to drought tolerance. The volumetric soil moisture content under a mixed ryegrass-white clover sward was measured regularly during 2 consecutive years by using a neutron moisture meter. A marked water shortage was observed (soil moisture content), which depressed both leaf water potential and nitrogen fixation. Nevertheless, white clover proved able to extract water from the soil, even when the top 75 cm layer had reached the permanent wilting point (pF 4.2) ; nitrogen fixation was shown to reach 23% of its initial value in mid-summer.

Different cultivars, in a study under controlled conditions, exhibited varying responses to water stress. Cultivar Crau showed the best tolerance, with the relative water content of the tissues being maintained, and a "water loss avoidance" strategy (reduction of transpiration by stomatal closure). This suggests the existence of genetic variability, which might be of use for breeding new white clover cultivars with improved drought tolerance.