

Diss ETH 6075

PHOTOSYNTHESE ET FORMATION DU RENDEMENT DE CULTURES DE  
*Trifolium pratense* L. EN FONCTION DE LA STRUCTURE DU COUVERT

Thèse présentée à  
l'Ecole Polytechnique Fédérale de Zurich  
pour l'obtention  
du grade de docteur es sciences techniques  
par

DANIEL JOGGI

ingénieur agronome diplômé EPF  
né le 1er août 1949  
de Bätterkinden (BE)

acceptée sur proposition des  
Prof. Dr J. Nösberger, rapporteur  
Prof. Dr Ph. Matile, corapporteur

1977 - ZURICH

## 5. RESUME

A l'aide de deux variétés de trèfle violet (Renova CH et Molstad N), semées à 225, 400 et 625 plantes par  $m^2$ , nous avons étudié l'influence de la structure du couvert végétal (masse, surface, âge foliaire) sur la pénétration du rayonnement, la température foliaire, la vitesse de l'air, la répartition de la photosynthèse et la respiration obscure à l'intérieur de la culture. Nous avons effectué des mesures sur des couverts entiers, dans des couches de feuilles et sur des feuilles isolées.

La photosynthèse a été obtenue en mesurant, d'une part, l'échange de  $CO_2$  et, d'autre part, l'absorption de  $^{14}CO_2$ .

Les résultats principaux de cette étude sont:

- Une assimilation nette par unité de surface de sol équivalente pour les deux variétés. Renova a en général un rendement en matière sèche supérieur à Molstad, ce qui peut être attribué à la répartition des assimilats: le développement relatif des racines de Molstad est meilleur.
- Une assimilation nette par unité de surface de sol supérieure pour les densités de semis fortes, malgré une assimilation par unité de surface foliaire inférieure.
- L'existence d'un ISF optimal pour l'assimilation nette de la culture, due à la détérioration de la structure d'âge, variant selon les conditions climatiques.
- La relation étroite entre la respiration obscure, d'une part, le taux de photosynthèse brute et la masse, d'autre part, le taux photosynthétique étant prépondérant par rapport à la masse.
- La pénétration de la radiation dans le couvert suit la loi exponentielle de Beer-Lambert (coefficient de détermination de 0.98). Les coefficients d'extinction des couverts utilisés varient avec la surface spécifique moyenne de leurs feuilles.
- La forte influence de l'âge foliaire sur la photosynthèse: augmentation avec l'âge tout d'abord puis diminution marquée, le maximum se situant entre 12 et 18 jours d'âge foliaire.

- La structure d'âge diffère selon la densité du feuillage, l'âge moyen des feuilles augmentant avec la densité du semis et l'âge de la culture.
- Il y a une adaptation morphologique des feuilles aux conditions de radiation dans le couvert, consécutive aux effets de la densité de semis et de l'âge de la population, la surface spécifique étant supérieure et la taille des feuilles inférieure dans les cultures denses.
- Il y a une adaptation physiologique de la feuille, le point de compensation de la radiation s'abaissant avec l'âge de la feuille quand la culture croît et que la radiation faiblit dans le couvert.
- Seules les feuilles jeunes reçoivent des assimilats des autres organes de la plante, le parasitisme des feuilles âgées, dans les zones fortement ombrées, étant faible ou inexistant.

On a construit un modèle d'estimation de la photosynthèse brute d'une culture de trèfle violet basé sur la pénétration du rayonnement, la structure d'âge du couvert et la réaction du taux d'assimilation de la feuille à la radiation et à l'âge foliaire. Le coefficient de la régression linéaire entre les valeurs calculées avec le modèle et les mesures effectuées est de 0.92 dans un essai en serre (S2) comprenant 72 parcelles et de 0.81 dans un essai en plein air (A2) comprenant 54 parcelles. Ceci nous a permis de mettre en évidence l'importance relative des différents paramètres de la structure du couvert pour sa production photosynthétique. Il s'agit en premier lieu de l'absorption du rayonnement, sa répartition jouant un rôle moins important pour le trèfle que pour les graminées. En deuxième lieu vient la structure d'âge, elle-même déterminée par la surface foliaire et l'âge de la culture, ce qui revient à tenir compte de la vitesse de croissance moyenne.

Photosynthese und Ertragsbildung von Rotkleekulturen (*Trifolium pratense* L.) in Abhängigkeit von der Bestandesstruktur

ZUSAMMENFASSUNG

Anhand von zwei Rotkleearten (Renova, CH und Molstand, N), die in Beständen mit den Saaddichten 225, 400 und 625 Pflanzen/m<sup>2</sup> herangezogen wurden, wurde der Einfluss der Bestandesstruktur auf verschiedene Grössen der Ertragsbildung untersucht. Die Strahlungsverhältnisse mit zunehmender Bestandestiefe, die Blattemperatur, die Windgeschwindigkeit, die Verteilung der Photosynthese und die Dunkelatmung wurden in ihrer Abhängigkeit vom Blattalter, von der vertikalen Verteilung der Trockenmasse sowie der Blatt- und Stengelfläche studiert. Die Messungen wurden an ganzen Beständen, an Blattschichten und an Einzelblättern während dem ersten Aufwuchs durchgeführt. Die Photosynthese wurde durch Messung des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels und der Aufnahme von <sup>14</sup>C<sub>2</sub> bestimmt. Die Bestände wurden sowohl im Freien als auch in Kisten im Gewächshaus kultiviert.

Die wichtigsten Resultate lassen sich wie folgt zusammenfassen:

- Die Nettphotosynthese pro Bodenfläche ist für beide Sorten gleichwertig. Renova erbringt meistens einen höheren Ertrag an Trockensubstanz als Molstad, was durch eine unterschiedliche Verteilung der Assimilate erklärt werden kann. Molstad zeigt ein höheres relatives Wurzelwachstum als Renova.
- Die Nettphotosynthese pro Bodenfläche ist für die hohen Saaddichten grösser, dies trotz einer kleineren Nettphotosynthese pro Blattfläche.
- Der Rückgang der Nettphotosynthese nach Überschreiten des optimalen Blattflächenindex ist auf die Verschlechterung der Altersstruktur während dem Wachstum zurückzuführen.
- Es besteht eine enge Beziehung zwischen der Dunkelatmung einerseits und der Bruttophotosynthese und der Trockenmasse andererseits, wobei der Einfluss der Photosynthese den der Trockenmasse überwiegt.
- Die Abnahme der Strahlung beim Eindringen in den Bestand folgt sehr gut dem Gesetz von Beer-Lambert (Bestimmtheitsmass: 0.98). Die Extinktionskoeffizienten der untersuchten Bestände variieren mit der mittleren spezifischen Blattfläche.

- Die Photosynthese wird vom Blattalter stark beeinflusst. Sie nimmt bis zu einem Blattalter von 12 - 18 Tagen zu und dann wieder rasch ab bis das Blatt stirbt.
- Die Altersstruktur ist von der Dichte des Blattwerkes abhängig. Das mittlere Blattalter nimmt mit dem Alter der Kultur und mit der Saatedichte zu.
- Unterschiedliche Saatedichten und zunehmendes Bestandesalter führen zu einer morphologischen Anpassung der Blätter an die Strahlungsverhältnisse. In dichten Beständen sind die Blätter kleiner, die spezifische Blattfläche ist grösser.
- Auch eine physiologische Anpassung wurde beobachtet: der Strahlungskompensationspunkt für den CO<sub>2</sub>-Gaswechsel erreicht mit zunehmendem Blattalter niedrigere Werte, wenn die Kultur wächst und die Strahlungsverhältnisse im Bestand schlechter werden.
- Nur junge Blätter können Assimilate von anderen Pflanzenorganen erhalten. "Parasitismus" von alten Blättern in den stark beschatteten Schichten des Bestandes wurde nicht beobachtet.

Die Einflüsse der Strahlungsverhältnisse im Bestand und der Altersstruktur auf die Bruttphotosynthese eines Rotkleebestandes wurden in einem Modell zusammengefasst, das der Beziehung zwischen der Photosyntheserate eines Blattes und seinem Alter und der Lichtintensität Rechnung trägt. Das Bestimmtheitsmass der linearen Regression zwischen berechneten und gemessenen Photosynthesewerten beträgt 0.92 in einem Gewächshausversuch mit 72 Parzellen und 0.81 in einem Freilandversuch mit 54 Parzellen. Das Modell erlaubt daher eine genaue Einschätzung dessen, wie wichtig die einzelnen Parameter der Struktur eines Bestandes für seine photosynthetische Leistung sind. Der wichtigste Faktor ist die absorbierte Strahlung, das Strahlungsprofil spielt bei Rotklee eine kleinere Rolle als beispielsweise bei Gräsern. An zweiter Stelle steht die Alterstruktur, die ihrerseits durch Blattfläche und Bestandesalter bestimmt wird. Dadurch kommt indirekt auch das mittlere Blattflächenwachstum zum Ausdruck.

Photosynthesis and yield development of *Trifolium pratense*  
L. in relation to canopy structure

SUMMARY

The influence of canopy structure (vertical dry matter distribution, leaf and stem area, leaf age) on radiation penetration, leaf temperature, air velocity, repartition of photosynthates and dark respiration was studied on micro-swards of two cultivars of *Trifolium pratense* L. (Renova, CH, Molstad, N) sown at three densities (225, 400, 625 plants per m<sup>2</sup>). Those micro-swards were established both in the field and in boxes in the glasshouse. Measurements were taken from whole canopies, leaf layers and isolated leaves of these canopies, beginning 28 days after sowing up to the first cut at the flowering stage of Renova. Photosynthesis was determined by measuring the CO<sub>2</sub> exchange and <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> uptake.

The main results are summarized as follows:

- Net photosynthetic rates per unit soil area are equivalent for both varieties. Renova usually has a higher dry matter yield than Molstad. This can be explained by different photosynthate distribution patterns, Molstad showing a great relative root development.
- Net photosynthetic rates per unit soil area are greater in the high density plots in spite of a lower net photosynthetic rate per unit leaf area.
- An optimal leaf area index for the net photosynthetic rate of a canopy exists due to the deterioration of the leaf age structure.
- A strong relation between dark respiration and gross photosynthesis and weight respectively, was determined, the photosynthetic rate being dominant.
- The radiation (PAR) penetration into the canopy fits well to the law of Beer-Lambert (regression accounts for 98% of the variation). The extinction coefficients of the micro-swards were mainly dependent on the mean specific leaf area.
- Individual leaf photosynthesis is strongly influenced by leaf age, increasing to a maximum between 12 and 18 days after unfolding and declining markedly thereafter.

- The mean leaf age of a canopy varied with foliage density which itself increased with crop age and sowing density.
- The leaves adapted their morphology to the radiation conditions in the canopy in relation to sowing density and crop age. The specific leaf area is greater and leaf size smaller in the high density plots.
- The leaves adapted themselves physiologically too: the necessary radiation for the compensation point for CO<sub>2</sub> exchange decreases with increasing leaf age and with radiation decline in the growing canopy.
- Only young leaves received photosynthates from other parts of the plant. Parasitism of older leaves even in the shaded layers of the canopy was non-existent or very low.

A model was constructed to calculate gross photosynthesis of a red clover canopy based on radiation penetration, age structure of the canopy and response of the photosynthetic rate to radiation intensity and leaf age. The linear regression between calculated values and measured photosynthetic rates accounted for 92% of the variation in greenhouse experiments (72 plots) and for 81% in the outdoor experiments (54 plots). This close fit allows for an evaluation of the relative importance of the different canopy structure parameters used in determining the photosynthetic production of the red clover swards. The amount of absorbed radiation was of primary importance, its distribution being less important in red clover than in grasses for example. Age structure of the canopy ranks second, being determined by leaf area and crop age thereby taking into account growth rate of the leaf area.