

THÈSE

PRESENTEE

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE ROUEN

POUR L'OBTENTION du DOCTORAT 3^{ème} CYCLE

en

BIOLOGIE VEGETALE

par

Bernard HUGUENIN

Ingénieur Agronome

Maître de Recherches de l' O. R. S. T. O. M.

sur le thème :

LES NODULES MYCORRHIZIENS DU CASUARINA DEPLANCHEANA
DE NOUVELLE-CALEDONIE.

Soutenue le 1^{er} avril 1969.

M. BOULLARD, Professeur à la Faculté des Sciences de ROUEN.	Président
M. LEMEE, Professeur à la Faculté des Sciences d'ORSAY.	
M. VIENNOT-BOURGIN, Professeur à l'Institut National Agronomique de PARIS.	Examineurs.
M. THELLIER, Maître de Conférences à la Faculté des Sciences de ROUEN.	



Ce travail a été réalisé en Nouvelle Calédonie dans le cadre des programmes de recherches du Comité Technique de Phytopathologie et de Zoologie appliquée de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre Mer .

Il a bénéficié de l'attention bienveillante de Messieurs les Professeurs Viennot Bourgin et Lemée auxquels je tiens à exprimer ici ma reconnaissance. Monsieur le Professeur Boullard s'y est intéressé et je lui suis redevable de nombreux encouragements. Je remercie également Monsieur le Professeur Thellier d'avoir bien voulu accepter de faire partie du Jury appelé à juger ce travail.

Je tiens à associer à ces remerciements le personnel technique du Centre ORSTOM de Nouméa et, en particulier, Monsieur F.Kohler dont l'aide et l'habileté ne m'ont jamais fait défaut. Ma gratitude va également à mes camarades chercheurs de l'Office qui ont bien voulu, dans la mesure de leurs possibilités, aider à la réalisation de ce travail.

AVANT PROPOS

--0--

On a souvent considéré la Nouvelle Calédonie comme un paradis pour les Botanistes du fait de l'endémisme prononcé de sa flore et des caractères souvent très originaux des végétaux qui la composent. Parmi les diverses formations végétales de l'île, celles qui peuplent les substrats hyperbasiques du sud sont peut être les plus attachantes, ce sont en tout cas certainement les plus originales. Cette originalité se marque par leur composition floristique mais aussi par la capacité de ces plantes de croître sur des sols généralement considérés comme peu propices à toute vie végétale et d'y présenter, sous un climat tropical humide, des apparences xérophytiques accentuées. L'ensemble de ces caractères : composition du cortège floristique, oligotrophie des sols, apparences xérophytiques des plantes en relation avec une économie particulière de l'eau, permettaient de présager l'intervention au niveau du système racinaire de ces associations intimes plante-mycoflore que constituent les mycorrhizes. Une première prospection a permis de mettre en évidence leur quasi généralité chez toutes ces plantes et de retenir, parmi tous les cas observés, celui du Casuarina deplancheana qui présentait un certain nombre de traits originaux par rapport à ce que l'on sait déjà des mycorrhizes.

Pendant les années 1967 et 1968, et souvent en collaboration étroite avec les Botanistes et Pédologues du Centre ORSTOM de Nouméa, les études entreprises ont permis de préciser d'une part la structure même de ces associations, d'autre part leur évolution au cours de l'année et une partie du rôle qu'elles pouvaient être amenées à jouer dans la nutrition et le dynamisme de l'arbre.

--oCo--

S O M M A I R E

Première partie

Environnement physique et biologique du Casuarina deplancheana

- 1) Régime climatique du sud de la Nouvelle Calédonie
- 2) Les sols du sud de l'île
- 3) La végétation des terrains miniers de Nouvelle Calédonie

Seconde partie

Les nodules radiculaires mycorrhiziens du Casuarina deplancheana

- A/ Morphologie et structure des nodules radiculaires
- B/ Le champignon symbiotique dans le nodule -
 - 1) l'infection mycorrhizienne des racines primaires
 - 2) infection du nodule et développement du symbiote
 - 3) digestion de l'endophyte et évolution ultérieure du nodule
- C/ Formes de vie libre et identité probable du symbiote

Troisième partie

Phénologie de l'infection mycorrhizienne du Casuarina deplancheana

- A/ Les facteurs du milieu entrant en jeu
 - 1) méthodes de mesure
 - 2) résultats des mesures
- B/ Les paramètres biologiques utilisés
 - 1) méthodes d'estimation
 - 2) résultats
- C/ Interprétation et synthèse

Quatrième partie

Rôle trophique et importance écologique de la symbiose mycorrhizienne du Casuarina deplancheana

- A/ Rôle trophique
 - 1) dans l'alimentation azotée
 - 2) dans l'alimentation phosphorée
 - 3) conclusion

Sommaire (suite)

B/ Influence écologique de l'association. Son rôle dans l'évolution des sols à *Casuarina deplancheana*

- 1) l'enrichissement organique du sol et ses conséquences
- 2) modifications consécutives à cet enrichissement des caractéristiques physiques du sol vis à vis de l'eau.

CONCLUSION

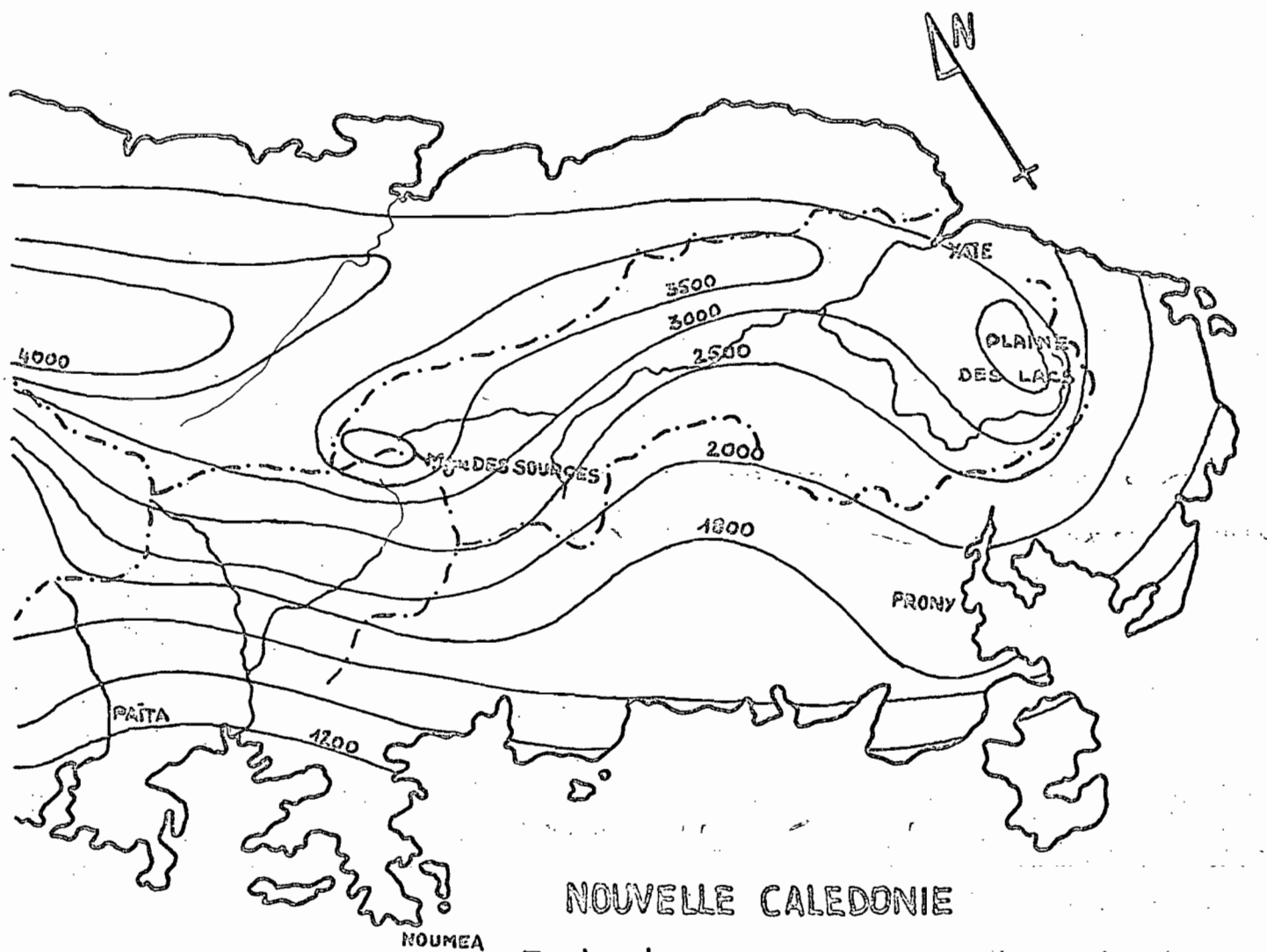
ENVIRONNEMENT PHYSIQUE ET BIOLOGIQUE DU
CASUANINA DE PLANCHERAY.

I) Régime climatique du sud de la Nouvelle Calédonie

La situation de la Nouvelle Calédonie en zone intertropicale entre les parallèles 20° et 23° Sud, lui vaut d'être sous la dépendance de deux champs de pression barométrique : la ceinture anti-cyclonique subtropicale et la zone des basses pressions intertropicales (Giovanelli 1953). Ces influences permettent d'y distinguer classiquement quatre saisons :

- de décembre à mars une période chaude et humide qui est aussi celle des cyclones tropicaux.
- d'avril à mai l'alizé est établi, une saison plus fraîche et sèche s'installe.
- de juin à août le territoire est atteint de temps en temps par les fronts froids et l'hiver austral s'accompagne de précipitations d'intensité modérée.
- de septembre à novembre, enfin, l'alizé du sud est entretient un temps sec qui n'est pas encore trop chaud.

Ce schéma général est valable pour l'ensemble de la Nouvelle Calédonie mais n'est pas toujours respecté dans le détail. En fait il est susceptible de varier dans une très large mesure d'une année à l'autre. Il en est ainsi sur les plateaux du sud de la Nouvelle Calédonie où les précipitations sont abondantes, toujours supérieures à 1800 mm et pouvant atteindre et même dépasser 4000 mm dans les massifs montagneux. La répartition des isohyètes est d'ailleurs, pour cette région, sous la dépendance des lignes générales du relief et de la direction des vents dominants (alizés de sud est). Cette double influence est bien mise en évidence sur les cartes des planches 1 et 3 relatives respectivement aux isohyètes interannuelles pour 12 ans sur tout le sud de la Grande Terre et aux isohyètes 1966-1967 pour le seul bassin versant de la Plaine des Lacs.



NOUVELLE CALEDONIE
Isohyètes interannuelles

1955 - 1967

e=1:400.000



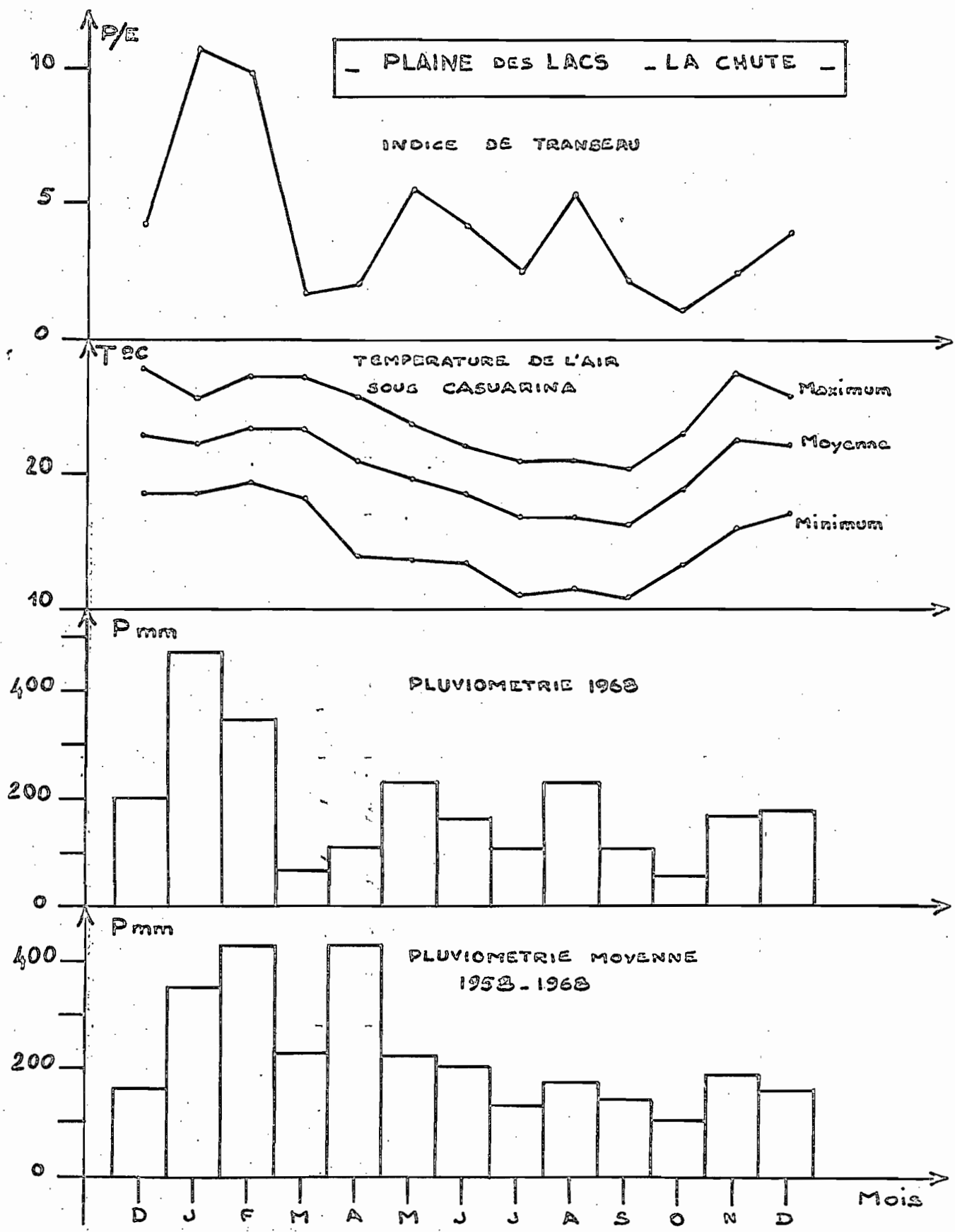
TABLERAU 1

PLAINE DES LACS - PLATEAU DE LA CHUTE
 DONNEES CLIMATIQUES 1968

Mois	Pluies 1968	Pluies Moy./10 ans	Evaporation Moy./ jour	F / E
<u>1967</u>				
Décembre	204.4	164.3	1.6	4.2
<u>1968</u>				
Janvier	471.8	357.1	1.4	10.7
Février	343.5	439.3	1.3	9.8
Mars	67.3	239.8	1.3	1.7
Avril	105.5	465.2	1.8	2.0
Mai	228.8	219.7	1.3	5.6
Juin	160.3	205.1	1.3	4.1
Juillet	97.5	138.3	1.3	2.4
Août	218.0	176.8	1.3	5.3
Septembre	99.0	148.6	1.6	2.1
Octobre	54.5	102.6	1.8	1.0
Novembre	150.0	187.3	2.2	2.4
Décembre	159.0	164.3	2.0	3.9
Total	2175.2	2044.1	--	--

Température de l'air sous couvert de Casuarina
deplancheana

Mois	Temp. max.	Temp. min.	Temp. moy. diurne
<u>1967</u>			
Décembre	27.7	18.6	23.1
<u>1968</u>			
Janvier	25.8	18.5	22.3
Février	27.1	19.3	23.5
Mars	26.9	18.1	23.3
Avril	25.7	13.9	21.1
Mai	23.7	13.7	19.8
Juin	22.1	13.6	18.6
Juillet	21.0	11.1	17.0
Août	21.0	11.7	17.2
Septembre	20.4	11.0	16.5
Octobre	23.1	13.4	19.1
Novembre	27.5	16.1	22.7
Décembre	25.8	17.2	22.1
Moyenne	24.2	14.8	20.3



Q R S T U M

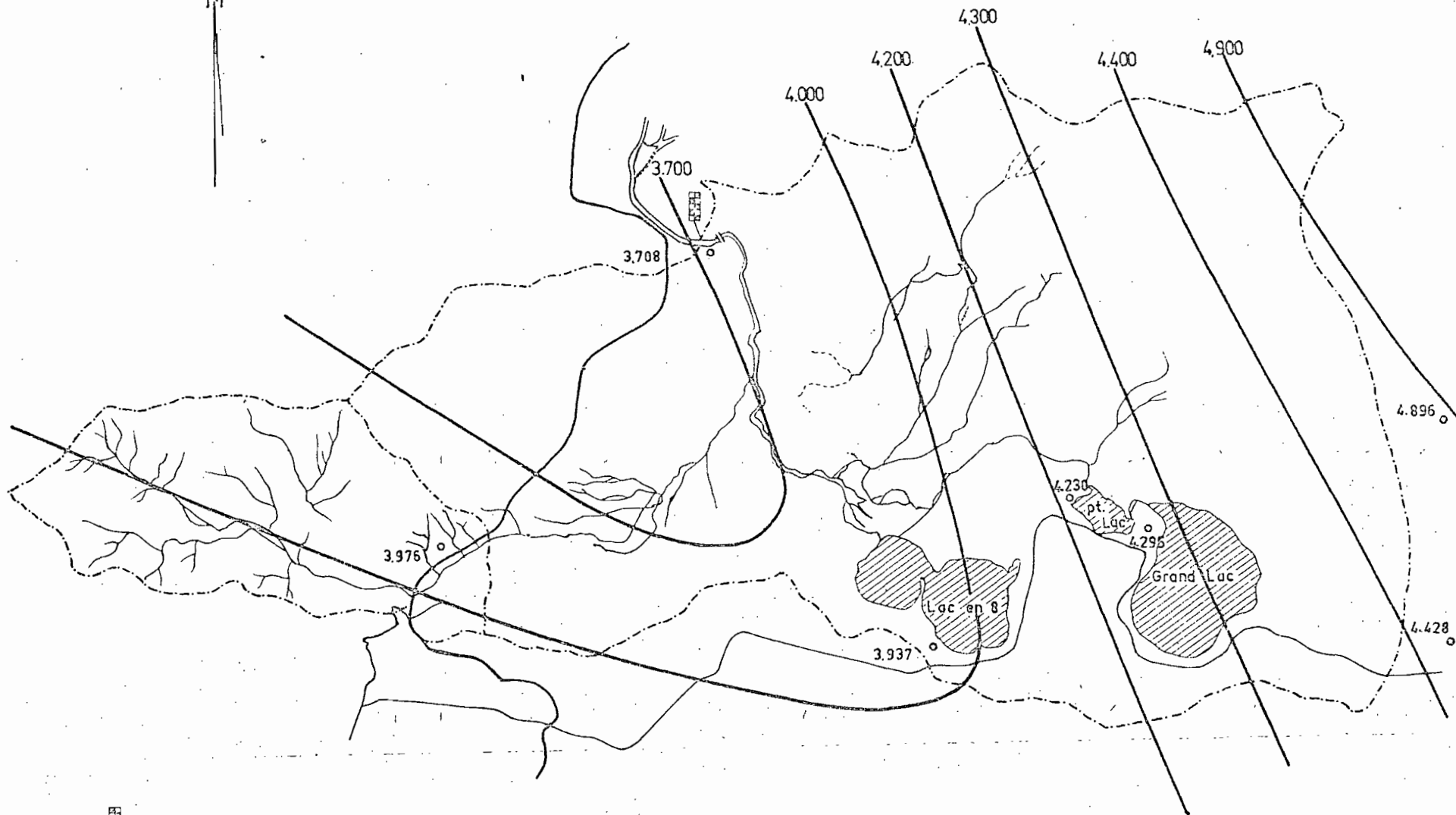
A.



DATE: FEV. 68

DESSINE: JZ.

Bassin versant de la PLAINE DES LACS

Pluviométrie 1966-67 $\bar{P} = 4.100$ mm.



 Echelle Limnimétrique
 Pluviomètre totalisateur

ECHELLE: 1 / 87.500^e



C'est dans une région située à l'entrée de cette Plaine des Lacs, vaste dépression tectonique fermée et comblée par des alluvions latéritiques à 40 km dans l'est de Nouméa (altitude moyenne 250 m), qu'ont été réalisés les enregistrements qui font l'objet du tableau I et des graphiques de la planche 2. Les données pluviométriques permettent de se rendre compte de l'irrégularité des précipitations par rapport à la moyenne, les chiffres suivants relatifs aux pluies enregistrées depuis 10 ans sur cette même station permettant d'évaluer les variations d'une année sur l'autre.

1959	3364.8 mm	1964	2979.4 mm
1960	2212.9 mm	1965	2546.4 mm
1961	3440.7 mm	1966	2139.2 mm
1962	2997.7 mm	1967	4029.7 mm
1963	2573.8 mm	1968	2175.2 mm
Moyenne sur 10 ans : 2845.9 mm			

La température moyenne annuelle, prise ici en abri placé sous un couvert de Casuarina deplancheana, est de l'ordre de 20°C avec un maximum en janvier-février-mars (maximum absolu 31°C) et un minimum en en juillet-août-septembre (minimum absolu 3°C). Les mesures d'hygrométrie effectuées montrent que l'humidité de l'air, sous abri, est toujours très forte, supérieure en valeur moyenne à 70%, les maxima étant toute l'année proches de la saturation. De plus, et surtout en période sèche, les précipitations occultes sont toujours abondantes.

On assiste donc, en ce qui concerne le régime climatique de la Plaine des Lacs et, en généralisant, celui de l'ensemble du sud de la Nouvelle Calédonie, au moins pour les altitudes moyennes, à une répartition annuelle en deux saisons, la première chaude et humide de décembre à avril, la seconde plus sèche et fraîche, de mai à novembre. Mais très souvent, et ce fut le cas en 1968, deux ou même trois petites saisons sèches peuvent s'individualiser. Pour 1968 elles sont bien mises en évidence par l'évolution du rapport P/E.

2) Les sols du sud de la Nouvelle Calédonie

Tout le massif minier du sud de la Nouvelle Calédonie apparaît a priori comme très homogène du point de vue pédologique. Les roches mères y présentent une uniformité relative et, hormis les quelques intrusions ou massifs de roches acides et basiques, seules

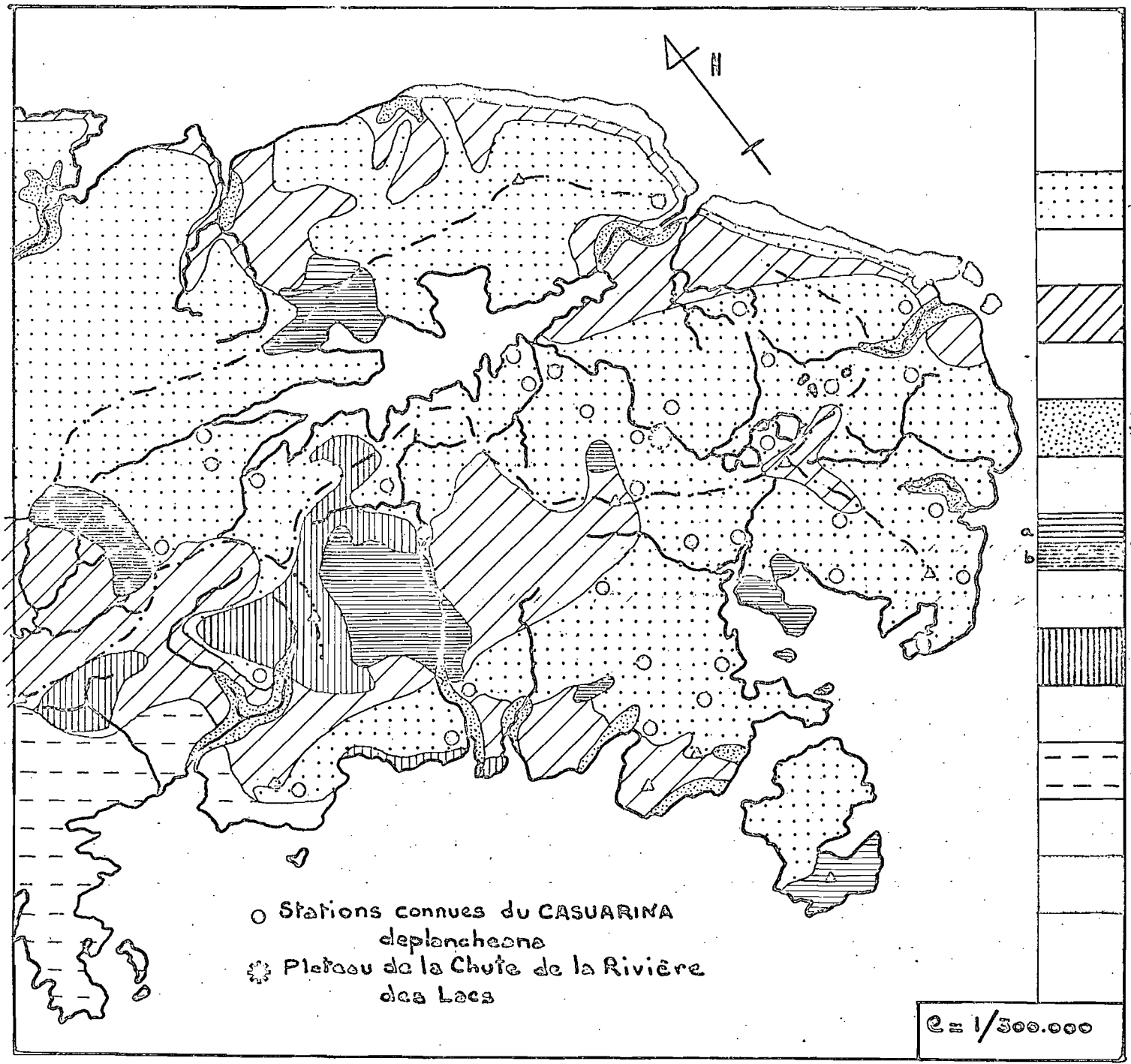
PLANCHE n° 4

Esquisse pédologique du Sud de la Nouvelle Calédonie

LEGENDE

- 1 - Sols ferrallitiques fortement évolués en place sur Périidotites : ferrallites indurées, sols de cuirasse plus ou moins démantelée, sols ferrallitiques rouge gravillonnaires, ou leurs produits d'altération : sols ferrallitiques alluviaux ou colluviaux.
- 2 - Sols moyennement évolués sur Périidotites : paravertisols lithomorphes et sols bruns eutrophes tropicaux sur pentes moyennes, sols noirs régosoliques sur pentes fortes.
- 3 - Sols à tendances vertiques accentuées (évolution vers les argiles noires tropicales) sur alluvions fluviatiles ferro-magnésiennes.
- 4 - Sols ferrallitiques jaunes peu (a) ou très (b) évolués sur Gabbros.
- 5 - Sols faiblement ferrallitiques sur roches acides : diorites et granodiorites.
- 6 - Sols des formations sédimentaires de la région de Nouméa.
- 7 - Sols corraliens de la bande littorale Ounia - Goro.

(d'après Tercinier 1962 et Trescases 1968)



les péridotites, plus ou moins serpentinisées, sont à l'origine du paysage pédologique. Ces roches, harzburgites et dunites essentiellement, ont donné naissance, selon les conditions stationnelles, soit à des ferrallites typiques très évoluées, souvent modifiées d'ailleurs par l'érosion ou des phénomènes d'apport, soit à des sols moyennement évolués, sur pentes, que les pédologues rapprochent, selon les cas, des paraventisols lithomorphes, grumosoliques, ou des sols bruns eutrophes tropicaux, peu évolués à ferruginisés. Des ferrallites typiques, plus ou moins évoluées, parfois indurées, se sont également développées sur les roches basiques feldspathiques (gabbros) ou acides (diorites et granodiorites) qui existent dans cette région. Toutefois, et la carte de la planche 4 en fait foi, le Casuarina deplancheana se cantonne sur des sols très évolués issus de l'altération des péridotites. Ce sont ces derniers que nous examinerons plus en détail.

Qu'il s'agisse de sols ferrallitiques évolués en place ou de sols d'apport à matériaux évolués, tels que ceux des terrasses alluviales anciennes de la Plaine des Lacs, les caractéristiques physico-chimiques des horizons supérieurs sont à peu près identiques. Seuls les profils diffèrent. Ceux des différents types de sols ferrallitiques développés sur péridotites ont été bien étudiés par J.J. Trescases (1968) qui distingue ainsi deux grands faciès : les sols fortement ferrallitiques indurés à cuirasse continue ou plus ou moins démantelée et les sols fortement ferrallitiques rouge gravillonnaires. Mercinier (1962) a donné le profil caractéristique d'un de ces derniers, c'est sa description qui est reproduite ci après :

Sol ferrallitique rouge gravillonnaire observé en limite de la Plaine des Lacs.

Zone sub-horizontale ; altitude 250 m

Végétation de maquis clairsemée

Drainage externe : lent à moyen

Drainage interne : rapide

- C - 5 cm - A - Jaune rouge, limono-gravillonnaire, peu humifère.
 5 - 70 cm - B1 - Rouge brun violacé, limono-gravillonnaire, pseudo grumeleux mais battant si mis à nu par l'érosion.
 Frais dès 10 cm de profondeur.

TABLEAU 2 Résultats des analyses d'une ferrallite ferrugineuse indurée évoluée en place sur péridotites et prélevée en bordure de la Plaine des Lacs sous un couvert clairsemé de Casuarina deplancheana.

Profondeur cm		5-15	30-40	50-100	100-120
Terre fine	%	22.9	89.7	73.6	100.0
<u>ANALYSE PHYSIQUE</u>					
Argile avec dispersion	%	5.18	28.5	18.6	21.6
Limon avec dispersion	%	3.57	18.5	11.3	17.0
Sable fin avec dispersion	%	10.5	17.1	22.5	28.5
Sable gros avec dispersion	%	73.9	32.4	44.8	29.5
Humidité 105°	%	2.48	2.20	2.15	2.71
Humidité équivalente	%	21.8	26.1	19.2	35.1
Coefficient dispersion A		12.0	0.88	1.35	6.30
Coefficient dispersion A + L		12.7	9.57	6.02	20.4
Coefficient agrégation		63.9	60.0	66.2	49.4
<u>ANALYSE CHIMIQUE</u>					
Carbone	o/oo	25.0	7.05	3.28	3.52
Azote total	o/oo	0.99	0.18	0.07	0.07
Matière organique	o/oo	43.2	12.2	5.65	6.07
C/N		25.3	39.2	47.0	50.0
Humus (Ac. humiques	o/oo	1.20	0.00	0.00	0.18
(Ac. fulvique	o/oo	2.01	0.63	0.00	0.53
pH (eau)		4.1	4.8	5.4	5.3
CaO échangeable	meq. %	0.16	0.025	0.05	0.025
MgO échangeable	meq. %	0.79	0.00	0.00	0.00
K ₂ O échangeable	meq. %	0.102	0.074	0.01	0.00
Valeur S	meq. %	1.05	0.10	0.06	0.04
Valeur T	meq. %	8.8	0.20	0.70	0.20
Coefficient saturation V	%	11.9	-	-	-
P205 Truog	ppm	13	3	3	0
P205 réserve	o/oo	0.18	0.12	0.17	0.13
K ₂ O réserve	o/oo	0.14	0.065	0.025	0.020
MgO réserve	o/oo	0.47	-	-	-
CaO réserve	o/oo	-	-	-	-
<u>ATTAQUE TOTALE (NO₃H + ClO₄H)</u>					
Résidu inattaqué	%	0.90	1.12	0.56	0.32
Silice combinée	%	0.70	0.93	0.82	1.31
Perte au feu	%	16.4	15.6	15.5	16.0
Fe ₂ O ₃	%	70.7	71.3	74.1	72.1
Al ₂ O ₃	%	6.6	6.7	5.55	7.0
SiO ₂ /Al ₂ O ₃		0.18	0.24	0.25	0.52
SiO ₂ /Al ₂ O ₃ + Fe ₂ O ₃		0.023	0.030	0.026	0.042
TiO ₂	%	0.43	0.46	0.34	0.21
NiO	%	0.34	0.56	0.41	0.63
Cr ₂ O ₃	%	3.68	3.07	2.29	2.16

- 70 - 200 cm - B2 - Brun jaune rouge, apparemment argilo-limoneux, non gravillonnaire, humide et collant en place. Structure pseudoprismatique (finement poudreuse par dessèchement du front de taille.
- 200 - 500 cm - B3 - Jaunâtre (brun blcuâtre si humide), apparemment limoneux, meuble et poreux mais durcissant si mis à nu par l'érosion. Structure microsableuse instable, taches et trainées noirâtres mal délimitées (concentration de cobalt sous forme d'asbolane).
- 500 - 505 cm - C - zone de départ jaune verdâtre très réduite au dessous de 505 cm: roche mère : péridotite serpentinisée peu altérée.

Les sols à cuirasse ne diffèrent guère du profil précédent que par leur horizon supérieur induré, sur une profondeur variable mais généralement de l'ordre du mètre, en une cuirasse ferrugineuse très dense souvent fragmentée en blocs de taille décimétrique emballés dans une masse de gravillons plus ou moins cimentés. La cuirasse est cependant parfois très massive et cohérente, pouvant même atteindre une épaisseur de plusieurs mètres.

Les sols développés sur les terrasses alluviales anciennes à partir de dépôts fluviatiles de matériaux très évolués ne diffèrent guère en surface des sols gravillonnaires déjà décrits. Ils sont caractérisés, dans l'épaisseur du profil, par des dépôts fins, stratifiés, ferrugineux, souvent à structure prismatique large et présentent de nombreuses concrétions ferrugineuses alvéolaires ou tubulaires.

Du point de vue physico-chimique ces divers sols ont des caractéristiques communes liées à leur origine, leur faible capacité d'échange et à leur désaturation à peu près totale. Un exemple en est donné dans le tableau 2 relatif à un sol ferrallitique induré prélevé en bordure de la Plaine des Lacs. Ces chiffres, résultats d'analyses faites par le laboratoire de Pédologie du Centre OUSTON de Nouméa, autorisent quelques remarques.

La fraction humique superficielle, avec un C/N de 25 et un rapport acide fulvique/ acides humiques de 1,6, apparaît comme intermédiaire dans ses caractères entre un Moder acide et un Hor. En tout état de cause elle est peu liée à la fraction minérale et cons-

-titue le seul composant susceptible de donner au sol une certaine capacité d'échange. Sous Casuarina deplancheana cet humus peut atteindre une épaisseur importante et se forme essentiellement aux dépens non pas de la litière aérienne (qui y participe cependant dans une certaine mesure) mais surtout du paillason racinaire compact présent entre 0 et 15 cm de profondeur. La matière organique morte de cet horizon dérive presque uniquement des nodules exfoliés des racines du Casuarina et en voie de lente décomposition.

TABLÉAU 3

Teneurs en phosphore auto-diffusible et de réserve de quelques sols néocalédoniens dérivés de péridotites.

Type de sol	P205 Truog ppm		P205 réserve o/oo	
	0-10 cm	20-30 cm	0-10 cm	20-30 cm
Ferrallite jeune non lessivée sur péridotite.	10	5	0.60	0.49
Ferrallite colluviale de bas de pente.	9	4	0.32	0.31
Ferrallite indurée en démantèlement	13	3	0.18	0.12
Ferrallite rouge graveillonnaire	8	3	0.27	0.15
Ferrallite alluviale à épisode tourbeux (alluvions lacustres)	3	3	0.11	0.10

Les chiffres des valeurs S, T et V manifestent d'autre part la pauvreté potentielle de ces sols dont la vocation, dans la mesure où ils sont utilisables, est uniquement forestière. Les teneurs sont également très basses en phosphore, aussi bien directement assimilable que de réserve, en raison de la pauvreté de la roche mère en cet élément. De plus les quelques réserves existantes sont fortement occluses sur les oxydes métalliques ou liées à la matière organique et, de ce fait, non directement utilisables par les végétaux supérieurs. On comprend que, comme l'a montré Baylis (1967) en Nouvelle Zélande, la flore autochtone de ces sols soit sous la dépendance de ses associés mycorrhiziens en ce qui concerne sa

nutrition phosphorée, seuls les champignons étant capables de tirer parti, en en faisant bénéficier leur associé supérieur, des composés phosphorés complexes liés à la matière organique.

La pauvreté en potasse est une autre caractéristique de ces sols. Elle est due en partie à la pauvreté de la roche mère en feldspaths alcalins mais aussi au lessivage du profil qui accompagne la ferrallitisation. Une partie des besoins des plantes apparaît comme couvert par les apports de potassium météorique mais des mesures faites sur une année complète dans la Plaine des Lacs ont montré que cet apport reste insuffisant. En revanche ceux de sodium, en raison de la proximité des masses océaniques, sont importants et il est possible qu'ils puissent, dans une certaine mesure, suppléer le potassium déficient.

Une des caractéristiques essentielles de ces sols est enfin leur teneur élevée en oxydes minéraux lourds. C'est à leur présence, et à la formation en conditions réductrices occasionnées par exemple par une remontée de nappe phréatique, d'oxydes de rang inférieur solubles et éminemment toxiques qu'il faut référer la mauvaise exploitation par les racines des végétaux de l'ensemble du profil. Les racines, en effet, ne s'aventurent pas dans la zone réductrice en permanence du fait de conditions d'hydromorphie profonde et seules quelques plantes pénètrent la zone de balancement de nappe où ces conditions ne sont que saisonnières. Ce fait permet de mieux comprendre les conditions de peuplement des différents types de substrats, les sols de cuirasse démantelée ou ceux dont la texture fortement gravillonnaire autorise un drainage interne rapide et profond accueillant des formations franchement forestières alors que sur les sols fortement limoneux, à drainage interne médiocre, seul le maquis sous arbustif avec des espèces plus tolérantes à de fortes teneurs en sels réduits est susceptible de s'installer et de croître, le plus souvent d'ailleurs dans de mauvaises conditions.

3) La végétation des terrains miniers du sud de la Nouvelle Calédonie.

a- les principaux paysages végétaux

Si on se maintient en dessous de 800-1000 mètres au delà desquels commencent les formations orophiles, le sud de la Nouvelle

Calédonie présente, sur les produits de dégradation des péridotites, plusieurs types de paysages végétaux. C'est d'abord sur les pentes et dans les thalwegs une forêt vallicole mesophile, domaine du Kaori (Agathis lanceolata), du Koup (Montrouziera cauliflora), des palmiers et des fougères arborescentes. Un second type forestier est représenté par les groupements photophiles des altitudes moyennes et basses. En altitude moyenne c'est le domaine de l'Agathis ovata et de la variété genuina du Casuarina deplancheana dont les peuplements frangent ordinairement la partie supérieure ou les flancs des vallées occupées par la forêt vallicole mésophile. Aux altitudes plus basses c'est le groupement forestier à Chêne Gomme (Spermolepis gummifera), de type xerophile, qui domine sur les ferrallites anfractueuses dérivées de péridotites. Géographiquement cantonné dans le tiers méridional de l'île, entre 0 et 500 mètres d'altitude, le Chêne Gomme constitue ordinairement la totalité de la strate arborescente. Cette formation a malheureusement été très éprouvée par une exploitation forestière abusive et les feux de brousse qui continuent à entraîner une régression constante du Chêne Gomme au profit du Casuarina deplancheana et des espèces des maquis voisins. Très sensibles au feu, les peuplements de Spermolepis sont ainsi peu à peu remplacés par une forêt sèche à Casuarina deplancheana qui reste dominée par les squelettes blanchis, imputrescibles, des grands Chênes Gommés restés en place après le passage du feu.

Sans simplifier abusivement on peut dire que le reste de la végétation est constitué par une formation frutescente à suffrutescente caractérisée par la dominance de nanophytes ou de microphanérophytes rameux, parfois lianiformes ou sarmenteux, à feuilles coriaces, luisantes, vernissées ou diversement velues. La strate herbacée en est très pauvre, voire inexistante, et ces formations se présentent comme une juxtaposition plus ou moins serrée d'espèces ligneuses, à couverture variable, laissant entre elles un sol nu peu protégé par les petites fougères ou les orchidées qui y croissent. La composition floristique en est extrêmement variable selon la localisation géographique et accuse d'autre part de notables modifications dues à la nature du substratum.

Enfin, dans la portion méridionale de l'île, on trouve de rares ensembles paludicoles également constitués d'endémiques. Bien

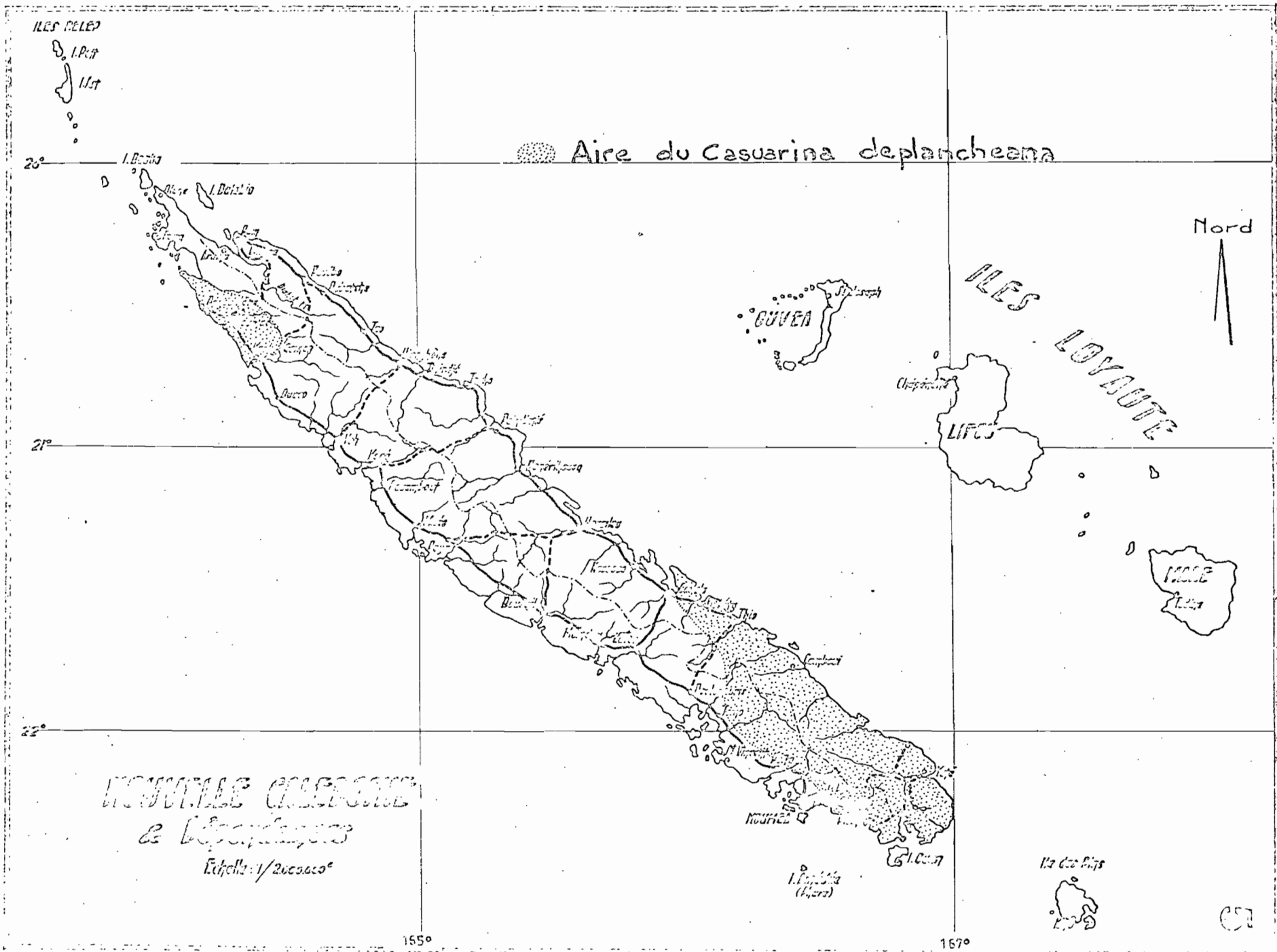
représenté au centre de la vaste cuvette de la Plaine des Lacs, cet ensemble colonise la zone de balancement des eaux sur des substrats homogènes très fins. Il se compose d'un tapis très serré de jonci-
-formes : Cypéracées et Xyridacées, parmi lesquels surgissent, épars, de rares nanophytes et en particulier, la base de leur tronc en bou-
-teille baignant dans l'eau, des individus nains de Podocarpus minor.

b - place du Casuarina deplancheana dans ces ensembles - Les autres Casuarinacées Gymnostomées de Nouvelle Calédonie.

Pratiquement le Casuarina deplancheana n'est absent que de la forêt vallicole mésophile et des formations paludicoles. Sa localisation vallicole souvent préférentielle provient de conditions stationnelles, l'abri du vent en particulier. Mais sur les plateaux un peu abrités qui terminent au sud la Grande Terre, il s'intègre communément à plusieurs ensembles différents soit à l'état d'individus isolés soit, au contraire, de peuplements presque purs. Il reste généralement dans ces conditions de petite taille (3 à 4 mètres en moyenne) et n'acquiert une haute stature qu'à la faveur d'accidents du relief ; il peut atteindre alors 8 à 10 mètres et c'est un peuplement de ce type qui a servi de base à la présente étude. Peu exigeant quant à la nature physique du sol il se contente de substrats divers : dépôts alluviaux et sols limono-gravillonnaires plus ou moins compacts, cuirasses disloquées et anfractueuses, marquant cependant une certaine préférence pour des sols moyennement rocheux. Sa tendance à une hygrophilie relative est attestée par sa présence assez fréquente sur les rives des cours d'eau.

On trouve ainsi le Casuarina deplancheana d'une part dans tout le massif hyperbasique du sud de la Nouvelle Calédonie, d'autre part sur un petit massif du nord de l'île (Kaala Gomen et Paagounene) alors qu'il est absent, entre ces deux zones, des petits massifs de péridotites qui jalonnent la côte ouest du Territoire. Cette dis-
-jonction d'aire est encore accentuée par son absence des annexes hyperbasiques du sud de la Grande Terre : île Ouen et île des Pins (cf. la carte de la planche 5).

D'autres espèces de Casuarina sont également présentes en Nouvelle Calédonie. Exception faite du Casuarina equisetifolia présent sur les sables côtiers et du Casuarina cunninghamiana qui



colonise préférentiellement les sols d'argiles noires tropicales, elles appartiennent toutes à la section *Gymnostoma* du genre qui regroupe, par opposition aux *Casuarina* Cryptostomés, les espèces à rameaux quadrangulaires présentant des stomates non cryptiques. Ces arbres représentent la souche néocalédonienne du genre, avec seulement deux espèces extérieures à l'île, par opposition aux autres *Casuarina* qui sont tous d'origine australienne.

Dans toute l'aire de répartition en Nouvelle Calédonie du *Casuarina deplancheana*, ce dernier voisine plus ou moins avec ces autres espèces Gymnostomées qui colonisent certains substrats dont il est régulièrement absent. Le tableau suivant permet de se faire une idée des exigences édaphiques et écologiques de ces diverses plantes. (Les noms employés ici sont ceux utilisés par Johnson dans sa monographie du genre en cours d'achèvement avec entre parenthèses la correspondance avec les espèces de Poisson).

Gymnostoma nodiflorum (*Casuarina angulata*) :

Sols parfois plus ou moins podzolisés sur roches métamorphiques (Grauwackes et micaschistes). Espèce ripicole.

Gymnostoma webbianum (*Casuarina nodiflora*) :

Sols ferrallitiques sur gabbros, ferrallites jeunes sur diorites ou granodiorites. Espèce ripicole.

Gymnostoma chamaecyparis (*Casuarina tenella*, *G. chamaecyparis*) :

Paravertisols lithomorphes sur péridotites. Espèce subhygrophile.

Gymnostoma poissonianum (*Casuarina deplancheana* var. *debilis*) :

Sols bruns eutrophes tropicaux plus ou moins ferruginisés sur péridotites. Espèce à tendances mésophiles, connue comme forme de forêt du *Casuarina deplancheana*.

Gymnostoma leucodon (*Casuarina leucodon*) :

Sols d'apport à matériaux très évolués récents d'origine hypermagnésienne (limons ferrugineux). Espèce strictement ripicole.

Gymnostoma deplancheanum (*Casuarina deplancheana*) :

Ferrallites d'origine hypermagnésienne indurées ou non. Sols d'apport à matériaux très évolués d'origine péridotitique (terrasses alluviales anciennes). Espèce subhygrophile.

Quatre de ces espèces sont strictement inféodées aux péri-

-dotites ou à leurs produits d'altération (deux autres espèces se retrouvent également sur substrats hyperbasiques mais plus rares et d'exigences mal connues n'ont pas été mentionnées. Il s'agit des Gymnostoma intermedium et glaucescens). Sur leur racines on peut trouver, dans les quatre cas, les nodules mycorrhiziens objet de cette étude. Les Gymnostoma nodiflorum et webbianum ne présentent, quant à eux, que les nodosités à actinomycète classiques des Casuarinacées. Ces nodosités sont d'ailleurs également présentes, à côté des nodules mycorrhiziens, chez les autres espèces sauf le Gymnostoma leucodon où elles n'ont pu être mises en évidence, cette absence étant probablement en relation avec la nature des substrats colonisés par la plante et son écologie particulière.

LES NODULES RADICULAIRES MYCORRHIZIENS DU CASUARINA
DE PLANCHERINA

Classiquement les Casuarinacées sont caractérisées par la présence sur leur système racinaire de nodosités, encore appelées rhizothamnia par Niche (1918), semblables à celles que l'on observe chez les Aulnes ou d'autres plantes (Planche 6, B & C). Ces nodosités bien étudiées chez le Casuarina equisetifolia par divers auteurs depuis leur découverte, existent également chez les Casuarinacées Gymnostomées de Nouvelle Calédonie, au moins chez la plupart d'entre elles. Mais, à côté de ces rhizothamnia, on trouve chez celles de ces plantes qui colonisent les substrats d'origine péridotitique, des nodules racinaires, différents en morphologie et en structure, qui hébergent un champignon endophyte à arbuscules et vésicules très éloigné de l'actinomycète responsable probable de la formation des nodosités. De telles formations avaient déjà été signalées, sous le nom de mamelons, par Janse (1897) chez le Casuarina quadrivalvis (= Casuarina stricta) de Java et les illustrations qu'il en donne ne laissent aucun doute quant à leur identité, malgré quelques différences sur lesquelles nous reviendrons, avec les formations observées en Nouvelle Calédonie. Ces nodules semblent cependant assez rares hors de la Grande Terre, où ils constituent l'apanage de certains Gymnostoma, et n'ont pu par exemple être mis en évidence chez le Casuarina (Gymnostoma) papuana de Nouvelle Guinée. Notre collègue Miss Shaw nous a signalé d'autre part n'avoir jamais rencontré de formations similaires chez les Casuarina australiens.

Ces nodules apparaissent donc comme des formations originales liées probablement à la fois au type de substrat colonisé par la plante et à la réalisation d'une infection mycorrhizienne endotrophe. Nous verrons d'ailleurs que, au moins pendant une partie de la vie de la plante, les nodules ne sont pas nécessaires à l'établissement de la symbiose. Étant apparus, à travers les différentes espèces,

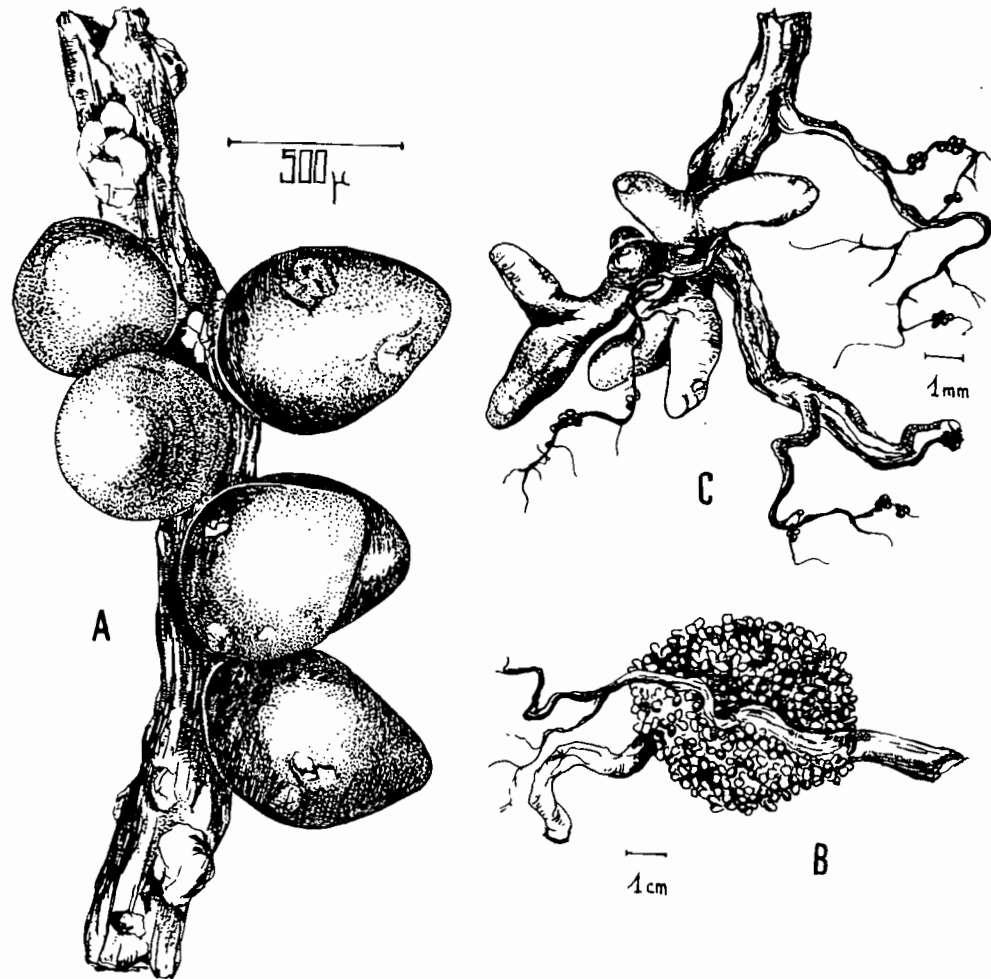


PLANCHE I -

- A - Portion de radicelle de Casuarina deplancheana présentant des nodules mycorrhiziens.
- B - Nodosité radicale à Actinomycète de Casuarina deplancheana
- C - Portion de système racinaire de Casuarina deplancheana présentant un début de développement de nodosité à Actinomycète et, sur les racines les plus fines, des nodules mycorrhiziens.

d'une grande homogénéité structurale, les nodules qui ont servi de base à la présente étude sont ceux du Casuarina deplancheana.

A - Morphologie et structure des nodules mycorrhiziens

Ces nodules (Planche 6, A & C, photographies IA et IB) se présentent sur les racines fines comme de petites protubérances sphériques ou pyriformes, de dimensions 400-600 x 270-460 μ et en nombre variable selon l'âge de l'organe. On en compte généralement de 0 à 20 par centimètre sur une radicelle en voie de croissance mais par la suite ce nombre peut atteindre, pour des racines n'ayant encore que 300 μ de diamètre, 120 nodules au centimètre. Ce chiffre semble être d'ailleurs un maximum car, à ce stade, les nodules occupent toute la surface disponible de la racine, leur production est fortement ralentie et la plupart sont déjà anciens et en voie plus ou moins avancée de dégénérescence. L'ensemble de ces formations représente une part considérable du système racinaire de l'arbre puisque, pour des racines de diamètre inférieur au millimètre, les nodules entrent pour 48% du poids total de l'organe. Cette masse importante finit d'ailleurs par se détacher de la racine, sous le jeu des phénomènes de secondarisation, et s'incorpore à la couche superficielle du sol où elle forme, à la longue, un véritable horizon holorganique d'origine racinaire. Cette matière organique brute n'étant que très lentement transformée, en raison de la faible activité biologique de ces sols, conserve très longtemps sa structure initiale et l'influence de cet apport sur certaines caractéristiques du substrat est fondamentale dans le rôle écologique que jouent les peuplements de Casuarina deplancheana.

La structure anatomique des nodules, telle qu'on peut l'observer en coupe longitudinale ou transversale est la suivante (Planche 7, A, B & C, planche 8, photographies IC, ID, 2A & 2B).

De l'extérieur vers l'intérieur vient d'abord une zone de cellules mortes, subérifiées, fortement chargées en tannins, d'importance variable selon l'âge du nodule, mais généralement formée de trois ou quatre assises de cellules comprimées d'une épaisseur totale de 40 à 50 μ . Cette région est probablement assimilable à la coiffe d'une racine normale. En dessous se situe une couche de petites cellules allongées, équivalentes à celles du subéroïde d'une radicelle normale, et présentant fréquemment des dépôts cellulosesques

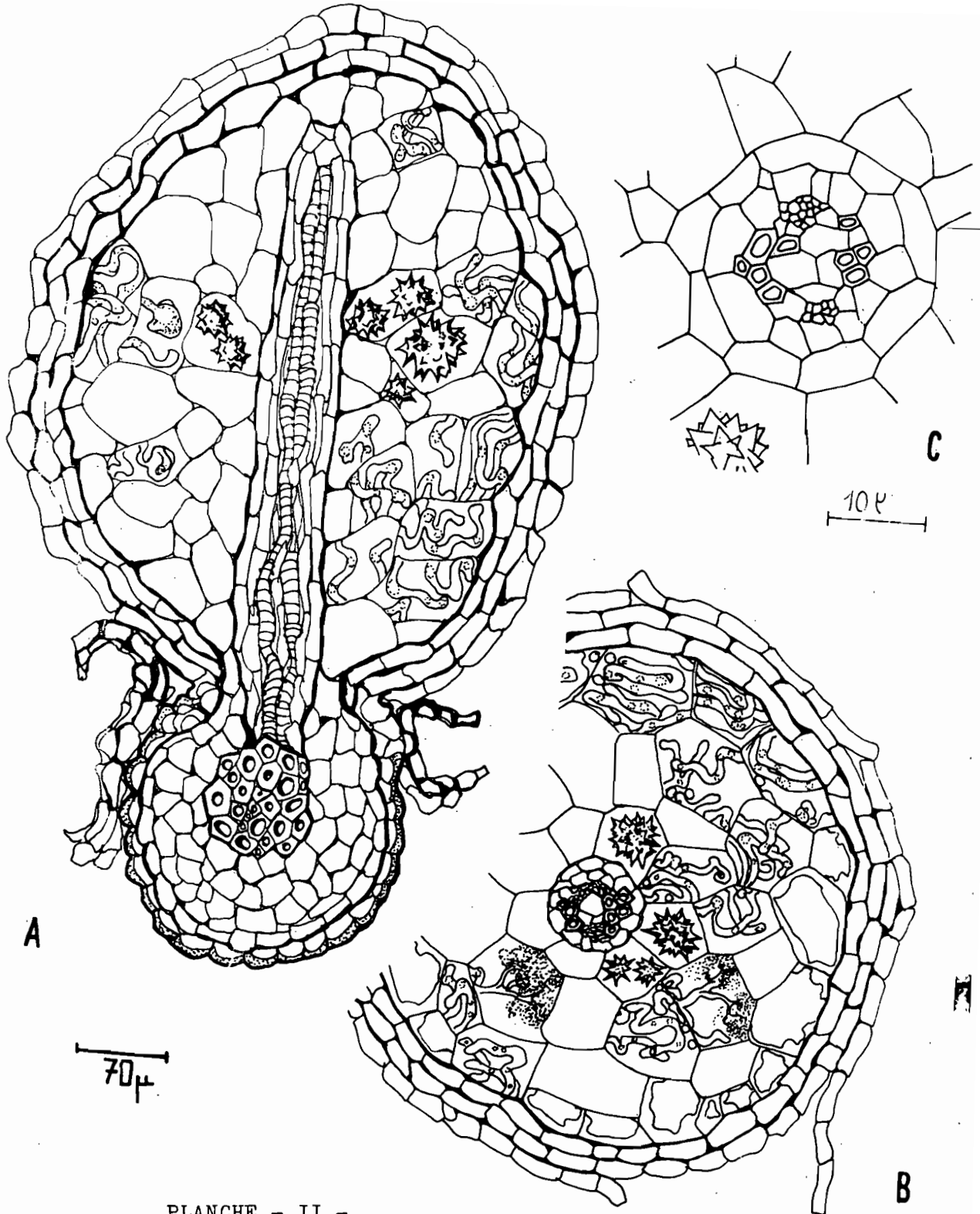


PLANCHE - II -

- A - Coupe longitudinale d'un nodule mycorrhizien de Casuarina deplanchei.
- B - Coupe transversale d'un autre nodule. Le mycelium de l'endophyte a formé deux arbuscules dans les cellules parenchymatiques du nodule.
- C - Coupe transversale du cylindre central du nodule montrant la stèle diarche réduite à quelques vaisseaux de protoxylème.

sur leur paroi proximale. Ce caractère avait déjà été noté par Janse chez les mamelons du Casuarina stricta et il signalait à ce propos une différence avec les nodules des Podocarpaceés pour lesquels cet épaississement se manifeste sur la paroi distale des cellules. Vient ensuite un tissu parenchymatique constitué de trois ou quatre couches de grandes cellules isodiamétriques, manifestement hypertrophiques et atteignant en moyenne 50 μ de diamètre. C'est dans cette zone que s'installe le symbiote et on y trouve aussi, dans les assises les plus profondes, des cristaux maclés d'oxalate de calcium. A signaler enfin que l'on ne trouve jamais dans ces cellules de réserves amylacées. Au niveau du cylindre central la dernière couche se différencie en un endoderme dont les parois radiales ne manifestent aucune trace (ou des traces infimes) de subérisation.

Le cylindre central du nodule (planche 7, C, photographie 2A) est constitué d'un péricycle, alternant avec l'endoderme, et de quelques cellules médullaires accompagnant deux faisceaux de protoxylème alternant avec deux faisceaux libériens tout aussi rudimentaires. Les vaisseaux du bois sont uniquement de type annelé ou spiralé et la stèle, contrairement à ce qui se passe chez les Podocarpaceés, parcourt la presque totalité de la longueur du nodule, seules quelques petites cellules séparant son extrémité de la zone subérifiée. Chez les Podocarpaceés au contraire la stèle n'atteint au plus que la moitié de la hauteur du nodule.

Le rattachement à la racine mère se fait par un isthme où les tissus homologues se raccordent entre eux (photographie 2B). Ce raccordement apparaît comme identique à celui des tissus d'une radicelle sur la racine qui lui a donné naissance; l'origine et les premiers stades de développement du nodule sont également identiques à ceux d'une radicelle, la seule différence portant sur un arrêt précoce du fonctionnement méristématique apical, l'hypertrophie cellulaire du parenchyme et l'absence de poils absorbants. Ce dernier caractère est probablement en liaison avec la nature climacorrhize des racines du Casuarina deplancheana et l'important développement de la coiffe au niveau du nodule. Toujours comme dans le cas des radicelles normales la formation des nodules intervient en face d'un pôle ligneux primaire de la racine. Celle ci étant chez le Casuarina de structure triarche (photographie 3A) les nodules s'alignent selon trois génératrices, à 120° l'une de l'autre, au moins

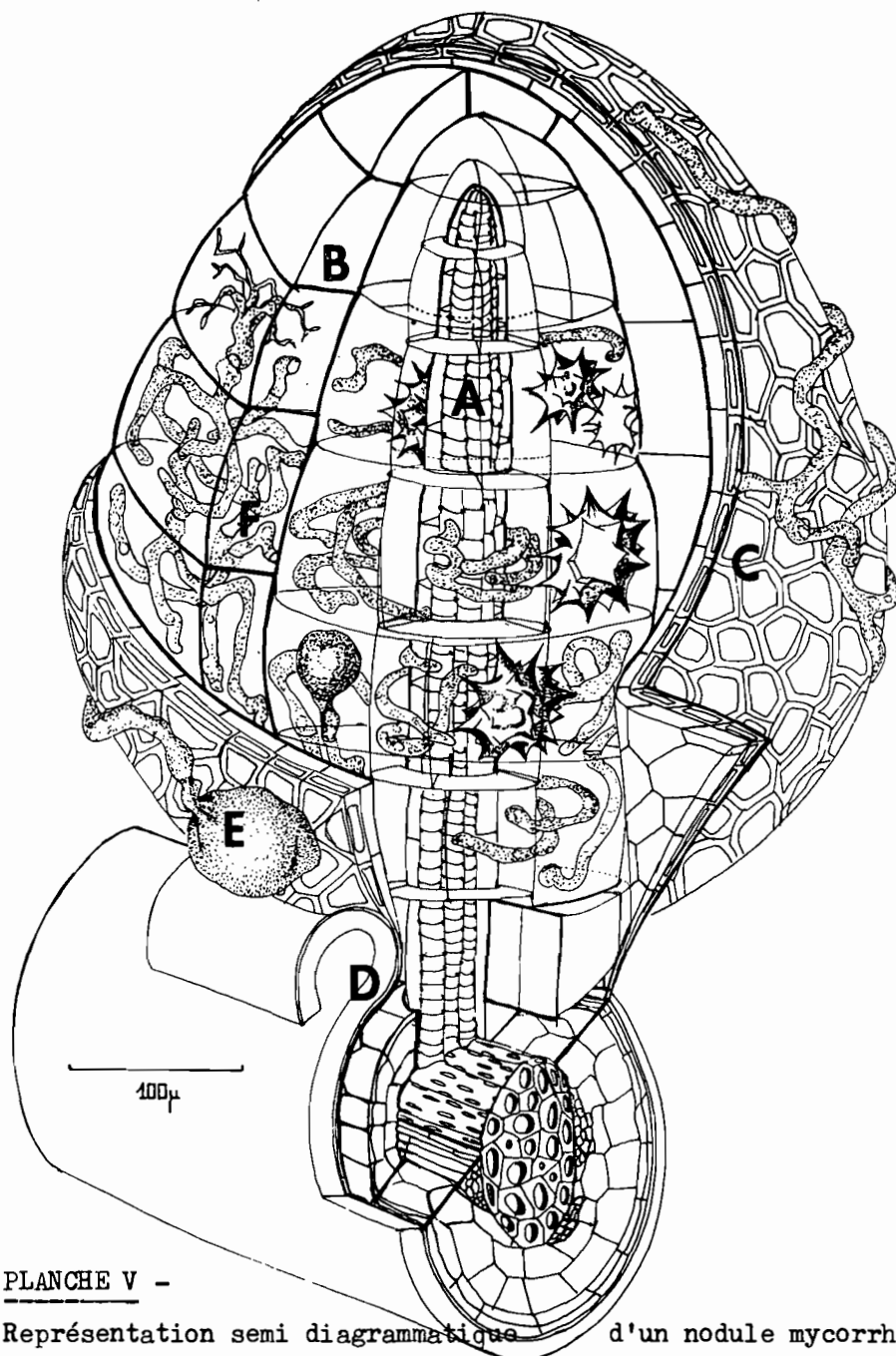


PLANCHE V -

Représentation semi diagrammatique d'un nodule mycorrhizien de Casuarina deplancheana.

A - Stèle du nodule courant sur toute la longueur de celui ci. B - Cellules parenchymatiques hébergeant l'endophyte, certaines occupées par des cristaux maclés d'Oxalate de calcium. C - Cortex subérifié du nodule. D - Tissus primaires du cortex de la racine exfoliés sous la poussée des formations secondaires. E - Mycelium et vésicule extramatriciels. F - Mycelium intracellulaire et ses formations caractéristiques : vésicules et arbuscules.

dans les premiers stades de développement. Mais par la suite, avec la secondarisation avancée des tissus racinaires et la présence des nodules préalablement formés, cet ordre n'est plus respecté et la racine apparaît alors comme recouverte d'un manchon apparemment inordonné de nodules.

TABLEAU 4 Caractères différentiels des structures noduleuses des Podocarpaceés et du *Casuarina deplanchiana*.

CARACTÈRES	PODOCARPACÉES	CASUARINA DEPLANCHIANA	
	Nodules	Nodosités	Nodules
Structure primaire de la racine	diarcho	triarcho	triarcho
Stèle nodulaire	diarcho	triarcho	diarcho
Poils absorbants	présents	présents	absents
Méristème	présent (péricyclique)	présent (terminal)	absent (ou non fonctionnel)
Durée de vie	pérennes par renouvellement méristématique	pérennes par croissance et ramification	quelques mois
Nature du symbiote	Phycomycétoïde	Actinomycète	Phycomycétoïde

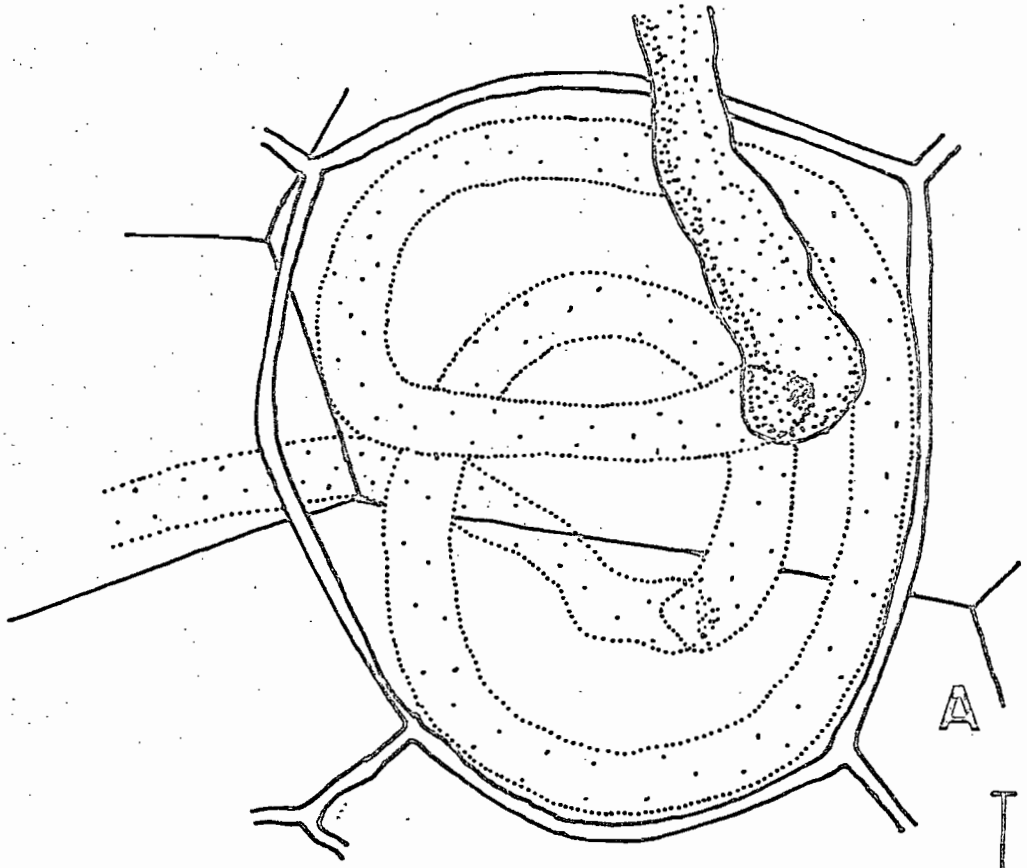
Le tableau 4 permet de se rendre compte que deux caractères importants sont absents chez les nodules mycorrhiziens du *Casuarina* alors qu'ils sont présents chez les nodosités à Actinomycète de la même espèce ainsi que chez les nodules des Podocarpaceés. Un de ces caractères a déjà été signalé et est en relation avec la nature même des racines du *Casuarina*, il s'agit de l'absence de poils absorbants. Le second est plus important, c'est l'absence de tout fonctionnement méristématique, péricyclique ou apical, absence qui conditionne le maintien même de la continuité mycorrhizienne puisqu'elle oblige le champignon à infecter séparément, à partir du sol, chaque nodule néoformé. Il est probable que cette perte d'activité méristématique est en relation avec les conditions écologiques où se complait le *Casuarina deplanchiana*, en particulier les conditions édaphiques, ainsi qu'avec certains des composants biochimiques de l'arbre, cette espèce étant tout particulièrement riche en tannins.

Elle apparaît même comme un trait original des Casuarinacées néo-calédoniennes puisqu'elle n'existe pas chez le Casuarina stricta étudié par Janse à Java. Chez cette espèce en effet existe un méristème péricyclique fonctionnel qui, comme c'est le cas pour les Podocarpacees, assure à chaque saison végétative le renouvellement des tissus du nodule. Mais alors que dans le cas des Podocarpus on assiste à un rejet des tissus de l'ancien nodule, en raison d'ailleurs de la position profonde du péricycle, chez le Casuarina stricta le fonctionnement du méristème aboutit à la constitution de racines sympodiales, en collier de perles, identiques à celles que l'on observe chez l'Erable par exemple. Ici encore d'ailleurs, le symbiote est tenu d'infecter séparément chaque article du sympode.

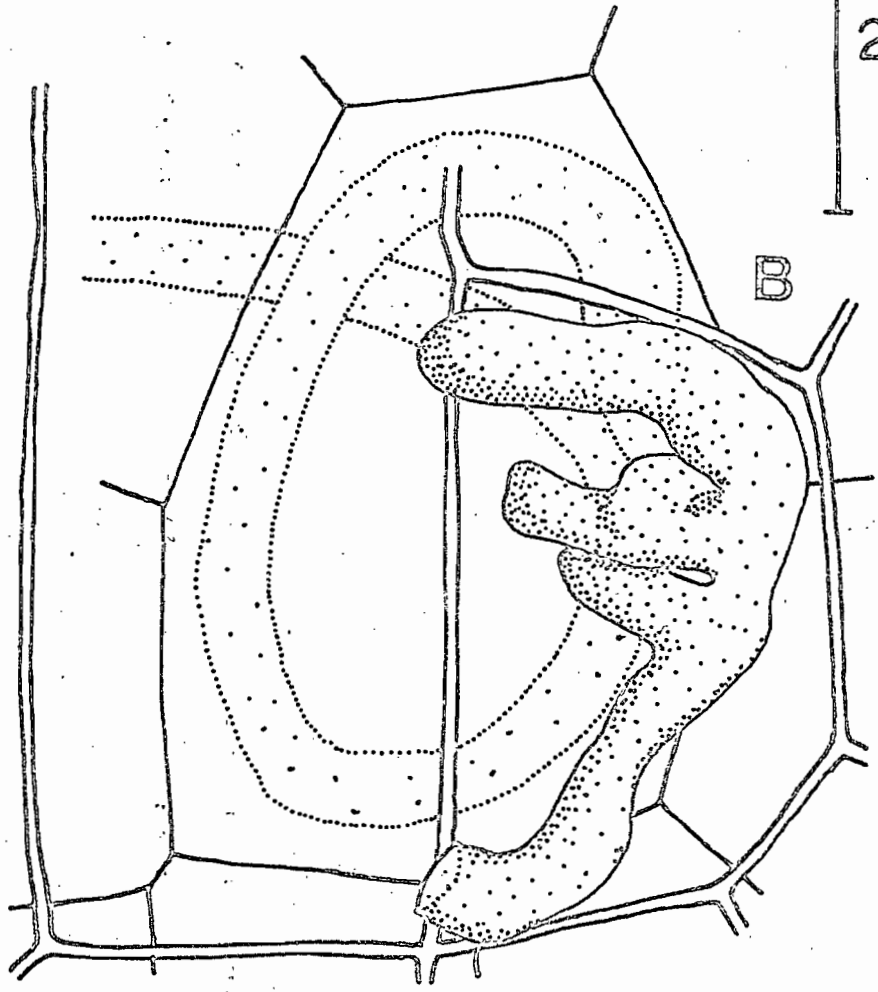
Une autre différence importante entre le Casuarina et les Podocarpacees est le fait que ces dernières, en culture stérile, sont susceptibles de former normalement des nodules au même titre que des racines latérales. Ce fait, avancé par Baylis et ses collaborateurs (1963) pour le Podocarpus dacrydioides de Nouvelle Zélande, a été confirmé en Nouvelle Calédonie pour le Dacrydium araucarioides et le Podocarpus minor. En revanche, chez le Casuarina deplancheana les jeunes plantules, élevées stérilement, ne forment pas de nodules, leur apparition étant probablement sous la double dépendance d'un stimulus symbiotique et d'un second d'origine édaphique. Il est probable que le second stimulus est important car, si seule une faible part des nodules ne présente aucune trace d'infection endophytique, contrairement à ce qui se passe chez les Podocarpacees où les nodules asymbiotiques sont nombreux, en revanche, chez ces derniers, la formation est indépendante du substrat alors que, dans le cas des Casuarinacées Gymnostomées de Nouvelle Calédonie, on ne les observe et ils n'atteignent leur plein développement que chez les espèces inféodées aux sols ferrallitiques dérivés de péridotites.

B - Le champignon symbiotique dans le nodule

Le complexe mycorrhizien endotrophe est constitué à partir du moment où le mycelium du champignon a pu pénétrer dans le nodule, s'y développer et y former ses organites caractéristiques: vésicules et arbuscules. Mais il faut souligner que, si dès que la secondarisation des tissus intervient dans la racine on n'y observe plus



20P



d'éléments fongiques référables au symbiote, il n'en est pas de même pour la racine primaire, celle issue de la germination d'une graine, qui est susceptible de contracter des alliances mycorrhiziennes endotrophes au même titre que les nodules. C'est d'ailleurs dans ce cas que l'on peut observer le plus facilement les modalités de pénétration du champignon symbiotique.

1) L'infection mycorrhizienne des racines primaires

Cette infection s'établit chez les plantules du *Casuarina* avant le développement de nodules. Dans la nature elle est probablement très fugace, la secondarisation des tissus intervenant très rapidement et l'infection au niveau des nodules en prenant très vite le relais. Au laboratoire elle a pu être maintenue plus longtemps sur des plants élevés préalablement sur vermiculite en l'absence de symbiote et transférés sur un sol naturel prélevé sous un *Casuarina*. Les jeunes plants présentaient à ce stade un système racinaire très développé, sans nodules et très peu secondarisé. Après huit mois de culture, avec arrosage régulier par une solution nutritive, les plants ne présentaient toujours aucun nodule bien que de nombreuses radicules se soient formées sans évoluer au delà du stade initial. Mais l'absence d'hypertrophie cellulaire ne permettait pas de les assimiler aux nodules véritables bien que de nombreux cas d'infection mycorrhizienne ait pu y être relevés. L'alimentation abondante des jeunes plants ainsi que l'importance relative des tissus primaires sont probablement à l'origine de ce retard de formation des nodules. Les infections endotrophes étaient cependant nombreuses et un développement important de mycelium, référable à l'endophyte, a pu être observé autour des racines (photographie 4A). Ce mycelium est suffisamment typique pour être aisément reconnu et, dans nombre de cas, des vésicules extramatrixelles ont été observées en relation avec les hyphes (photographies 4A et 4B).

La pénétration du champignon dans les tissus racinaires se fait directement à travers la paroi externe d'une cellule, le plus souvent d'une de ces cellules particulières justement dénommées "cellules de passage", bien distinctes des cellules épidermiques normales de la racine par son aspect isodiamétrique (planche 9, A et B, photographies 4C et 4D). La pénétration intervient au

niveau d'un appressorium qui peut être simple et mal différencié (photographie 4C, planche 9A) ou parfois fortement lobé. (planche 9B, photographie 4B). Les hyphes infectieuses sont semblables à celles du mycelium externe mais hyalines, à paroi plus mince, non cloisonnées et de diamètre plus faible. Le symbiote forme dans la première cellule infectée une ou deux boucles puis s'enfonce en spirale dans les couches cellulaires sous jacentes avant de courir longitudinalement, toujours par voie intracellulaire, dans le cortex racinaire.

Dans ces cas d'infection de jeunes racines, les arbuscules n'ont pas été vus mais la formation de nombreuses vésicules intracellulaires semble manifester une infection ancienne, les arbuscules ayant déjà été digérés au moment du prélèvement des plants. Quatre de ces vésicules sont bien visibles sur la photographie 4A.

Si, dans les conditions naturelles, cette infection mycorrhizienne de la radicelle primaire semble n'avoir qu'une importance quantitative réduite, on est cependant en droit de se demander si ce n'est pas à son niveau qu'il faut rechercher l'origine première du stimulus de nodulisation qui permet à la plante, en offrant à son associé des tissus conservant longtemps leur structure primaire, ceux des nodules, de maintenir tout au long de sa vie la continuité de l'association mycorrhizienne. Ce stimulus pourrait être recherché dans une action à distance du champignon, vraisemblablement de nature humorale.

2) infection du nodule et développement du symbiote

La pénétration du champignon dans le nodule semble pouvoir se faire en un point quelconque de sa surface et à tout moment de la période d'activité nodulaire. Elle s'effectue par cheminement intercellulaire des hyphes dans l'assise subérifiée externe et le mycelium est fréquemment alors en relation avec des vésicules extramatrixelles (photographie 5B). Il semble cependant que la base des nodules soit un lieu privilégié de pénétration, l'accumulation en cet endroit des résidus d'exfoliation de la racine y amenant la constitution d'une microniche écologique favorable à la vie libre du symbiote.

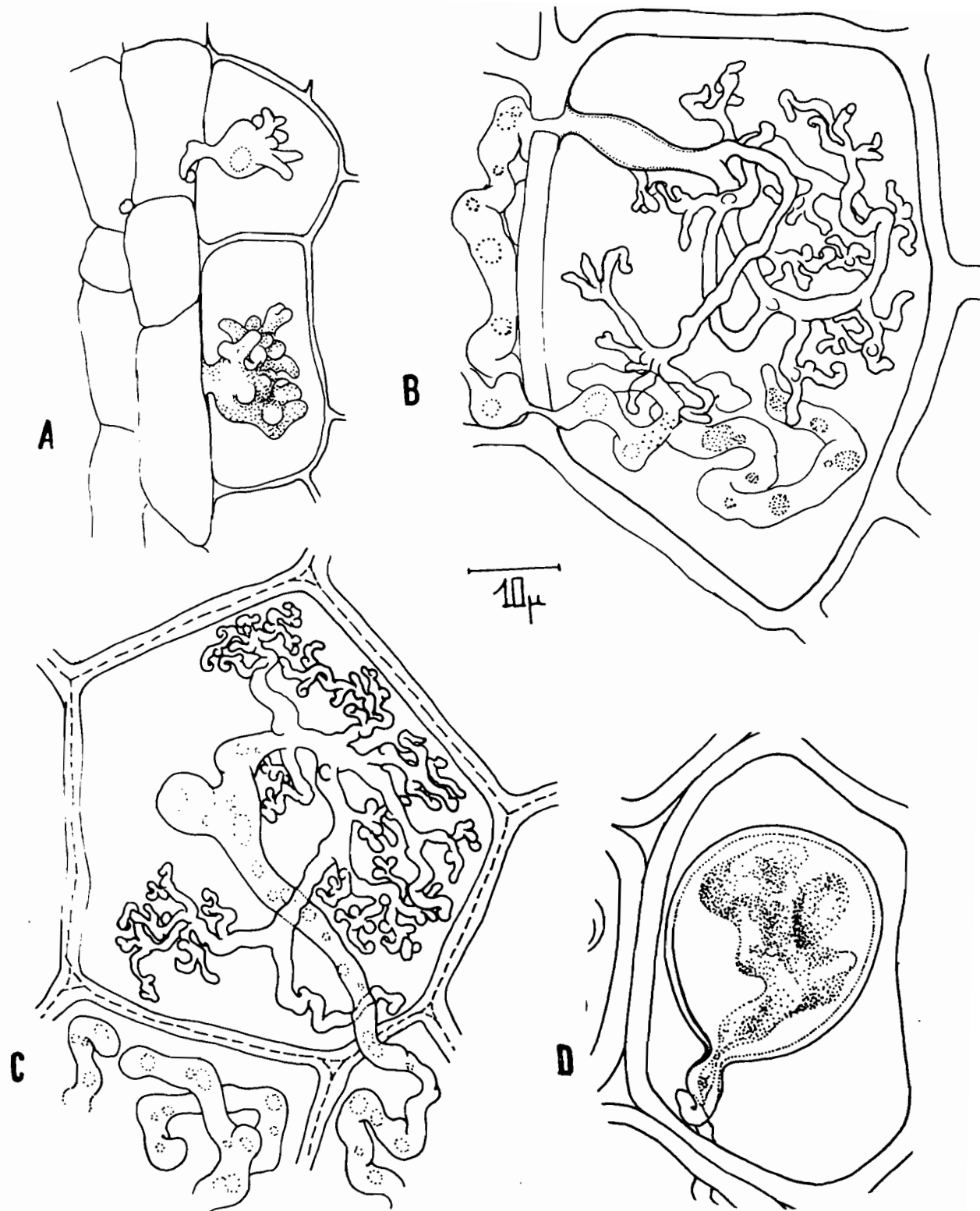


PLANCHE III -

A - Mode particulier de pénétration du mycelium infectant observé sur un nodule mycorrhizien de Casuarina deplancheana.

B & C - Premiers stades de développement d'un arbuscule.

D - Vésicule formée par le symbiote dans une cellule du nodule.

L'infection proprement dite intervient quand le mycelium pénètre dans la première cellule vivante rencontrée en traversant, apparemment sans aucune difficulté, la paroi cellulaire. L'hyphe poursuit ensuite son chemin vers l'intérieur du nodule en s'enroulant en spirale dans les diverses cellules rencontrées (photographies 20 et 30). Dans quelques cas une modalité différente a été observée. Dans ce cas il y a, dans la première cellule rencontrée soit une de l'assise de subéroïde, inoculation de la masse cytoplasmique du champignon sous forme d'un globule sur lequel se différencient bientôt des digitations qui donneront naissance à des filaments mycéliens dont la progression se fera désormais par voie intracellulaire (planche IOA). Il est probable que ce mode corresponde en réalité à un début de formation d'arbuscules, ceux ci ne se développant pas normalement du fait de l'exiguïté de la cellule et également de son caractère semi moribond dû à son rôle protecteur (accumulation de dépôts celluloses). L'avortement de l'arbuscule entraînerait alors une reprise de la croissance mycélienne, ce qui permettrait d'expliquer les figures observées. Il faut remarquer également l'absence chez le *Casuarina deplanchozna* de formations du type des boutons réactionnels, si courants au moment de l'infection chez les Podocarpacees, Araucariacées et d'autres plantes.

Le mycélium, après sa pénétration dans les cellules du parenchyme nodulaire, est composé de filaments de type phycomycétoïde c'est à dire sans cloisons ou avec, tardivement, quelques fausses cloisons. De diamètre 2,5-7,7 μ ils présentent un cytoplasme dense, fortement colorable au bleu Coton lorsqu'ils sont jeunes, chargé de petites vacuoles et de globules lipidiques souvent de grande taille (photographie 50). Ces hyphes s'enfoncent dans les tissus du nodule par une série d'enroulements spirales dans les cellules d'une même file suivi de l'envahissement de celles d'un même niveau où, très précocement après l'infection, sont formés les premiers arbuscules (photographies 20, 30 et 51).

ces arbuscules sont formés par divisions dichotomes répétées d'un tronc mycélien de 3 à 4 μ de diamètre et, à plein développement, occupent la quasi totalité de la cavité cellulaire. Leurs dernières ramifications, souvent à peine visibles tant elles sont tenues, se

terminent par des corpuscules arrondis (les sporangioles de Janse), de 1 à 2,5 μ de diamètre, au niveau desquels commence la digestion de l'endophyte par la plante (planche 10; B & C, photographies 5A et 5B). Dans les cas les plus favorables le mycelium, provenant souvent également d'infections multiples, peut envahir la totalité des tissus à l'exception des cellules à macule d'oxalate de calcium, de celles de l'endoderme et du cylindre central, y formant des arbuscules en grand nombre. Celui-ci est difficile à estimer, pour un nodule complet, mais sur une coupe axiale on peut compter jusqu'à 7 arbuscules en activité (le nodule de la photographie 5D en présentent 4).

Bien que l'on puisse quelquefois en observer dès l'infection les vésicules sont généralement formées plus tardivement dans la vie du symbiote. Elles semblent de toute manière en relation avec un début de désactivation du nodule. Ces vésicules, formées dans les lumières cellulaires sur des ramifications du mycelium (elles sont toujours terminales) sont généralement sphériques à ovoïdes (planche 100, photographies 20, 50 & 5D) mais peuvent aussi épouser, vraisemblablement en fin de croissance, la forme de la cellule qui les héberge (photographies 6A & 7A). Elles mesurent 23-40 x 23-29 μ . Dans un premier temps elles ne sont pas séparées du mycelium par une cloison (celle-ci n'apparaissant qu'en cas de digestion de la vésicule - photographie 6B) et leur paroi a une épaisseur moyenne de 1,5 à 2 μ , susceptible de s'accroître par dépôt de nouvelles couches sur sa face interne, couches bien visibles sur la vésicule de la photographie 7A. Leur cytoplasme est en général très vacuolisé au bout d'un certain temps mais toujours fortement chargé en lipides, sous la forme d'un volumineux globule lipidique (photographie 50). Contrairement à ce qui se passe pour les arbuscules leur nombre, sur une même coupe, reste toujours très faible (de 1 à 3 dans les meilleurs cas) et il est quelquefois nécessaire d'effectuer un grand nombre de sections avant de pouvoir les mettre en évidence. Elles sont de plus totalement absentes pendant une grande partie de l'année alors que la production des arbuscules se poursuit régulièrement avec bien sûr des variations saisonnières, durant toute la vie du nodule et au fur et à mesure de leur digestion, comme en fait foi

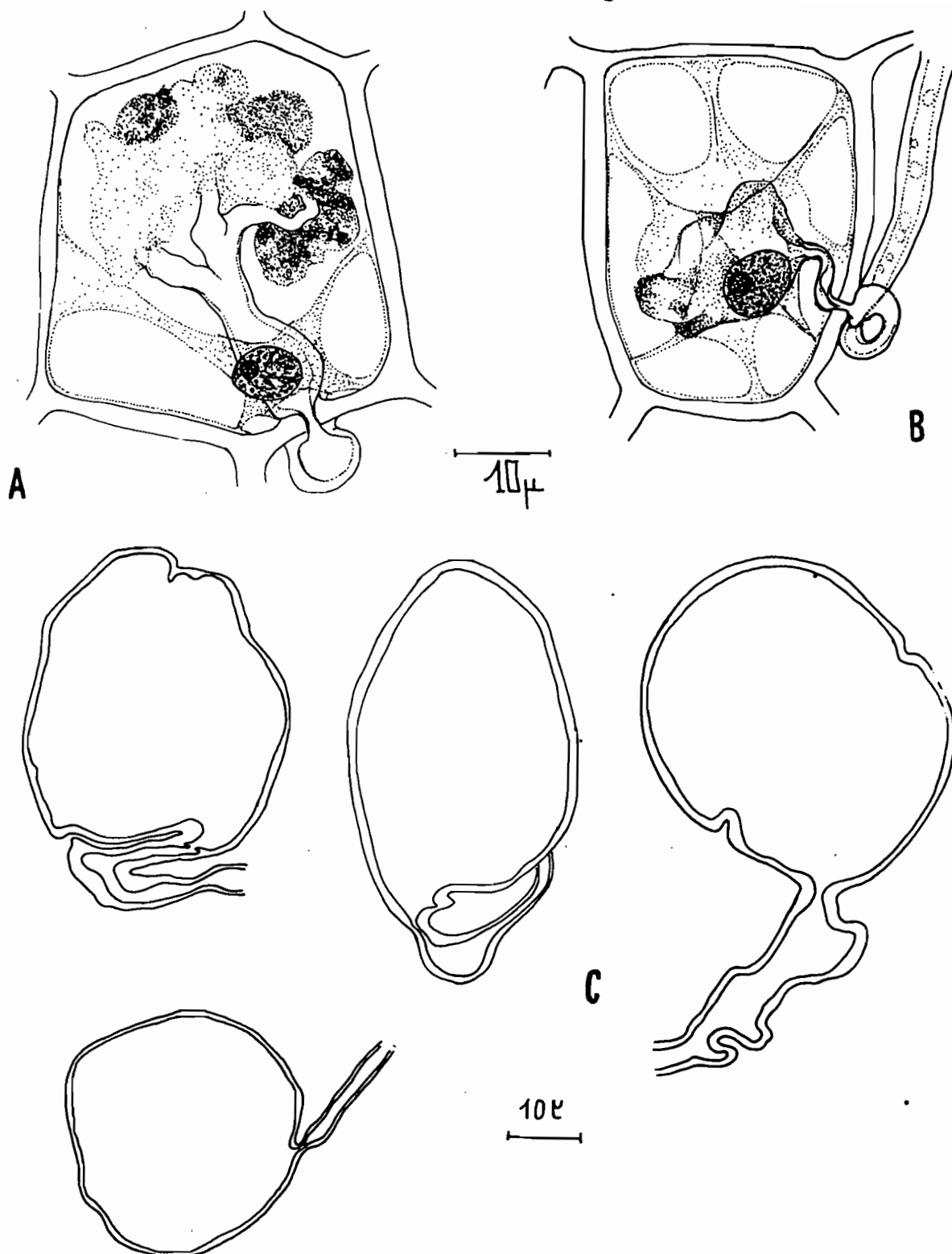


PLANCHE IV -

- A - Arbuscule en voie de digestion dans une cellule du nodule. Le noyau de la cellule hôte est légèrement hypertrophié - Fixation Helly, coloration Bleu Coton - Erythrosine.
- B - Vésicule en voie de digestion.
- C - Vésicules extramatricielles observées sur les parois externes des nodules ou extraites du sol par centrifugation fractionnée.

l'abondance des résidus de phagocytose dans les cellules des vieux nodules.

3) digestion de l'endophyte et évolution ultérieure du nodule

La digestion des arbuscules débute au niveau de leurs extrémités les plus ténues et aboutit à la présence dans la cellule d'un produit granuleux, non organisé, englobant les dernières branches de l'organite et au milieu duquel on peut encore percevoir les ramifications les plus importantes du mycelium (planche IIA). A un stade ultérieur intervient une contraction de cet ensemble qui n'apparaît plus, dans un vieux nodule, que comme une masse amorphe, brunâtre, imprégnée de tannins et reliée à l'extérieur de la cellule par le tronc mycélien persistant mais fortement rotatiné (photographie 6C). Ce sont ces résidus de phagocytose qui sont désignés désormais sous le nom de ptyosomes, terme créé par Burgeff pour remplacer les sporangiales de Janso qui pouvaient prêter à confusion. Du point de vue cytologique ce processus de digestion ne se traduit sur la cellule que par une modification de taille du noyau qui augmente de volume mais retrouve, une fois la digestion achevée, sa taille normale.

Les mêmes phénomènes peuvent intervenir au niveau des vésicules. Leur digestion se traduit par un collapsus de la membrane accompagné le plus souvent de la formation d'une cloison dans leur pédicelle (photographie 5B, planche IIB). Le stade final de cette digestion n'est guère différent de celui des arbuscules. Mais il arrive assez fréquemment que, dans des nodules anciens et déjà désactivés, on trouve des vésicules encore vivantes. Il est possible que, dans ce cas, elles puissent jouer, en plus du rôle d'éléments de réserve qui leur est généralement assigné, une fonction active dans une propagation ultérieure du symbiote après la désagrégation dans le sol des tissus du nodule. Rappelons qu'un tel rôle a déjà été envisagé à maintes reprises, en particulier par H.J.Kessler (1966) à propos du symbiote des Erables à sucre d'Amérique du nord.

Ces processus de digestion se poursuivent durant toute la vie active du nodule, de nouveaux arbuscules étant formés par le symbiote tant que l'ensemble du parenchyme n'a pas été envahi ou que la dégénérescence du nodule n'a pas atteint un stade suffisant

pour inhiber tout développement du champignon. Cette dégénérescence intervient quelque temps après la formation du nodule, lentement d'abord puis de plus en plus rapidement, la durée d'activité totale ne dépassant pas ainsi quelques mois. Cette perte d'activité se manifeste par une accumulation de tannins dans les cellules parenchymatiques, à la fois par incrustation des membranes et précipitation dans les lumières cellulaires, accumulation qui gagne ensuite l'endoderme et en dernier lieu le cylindre central. (photographie 10, nodule du haut, 5B à 6D) Ces tannins qui réagissent en noir bleu au perchlorure de fer, appartiennent au groupe des tannins catéchiques.

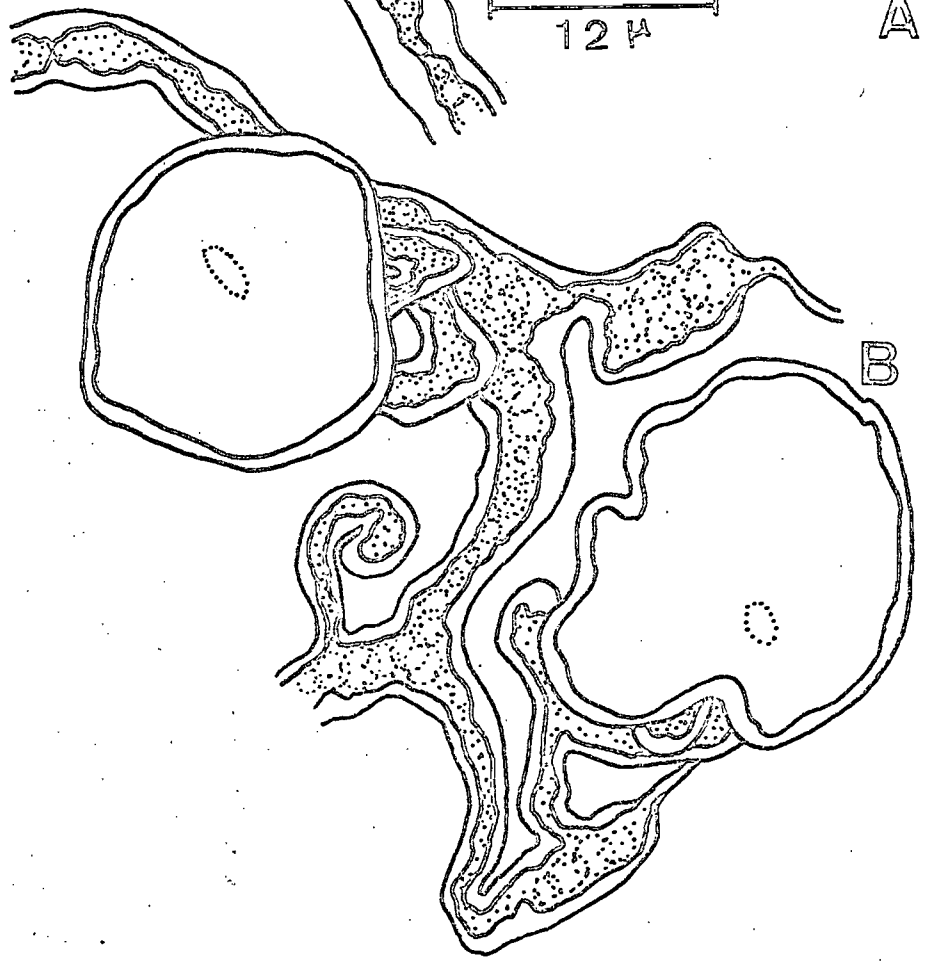
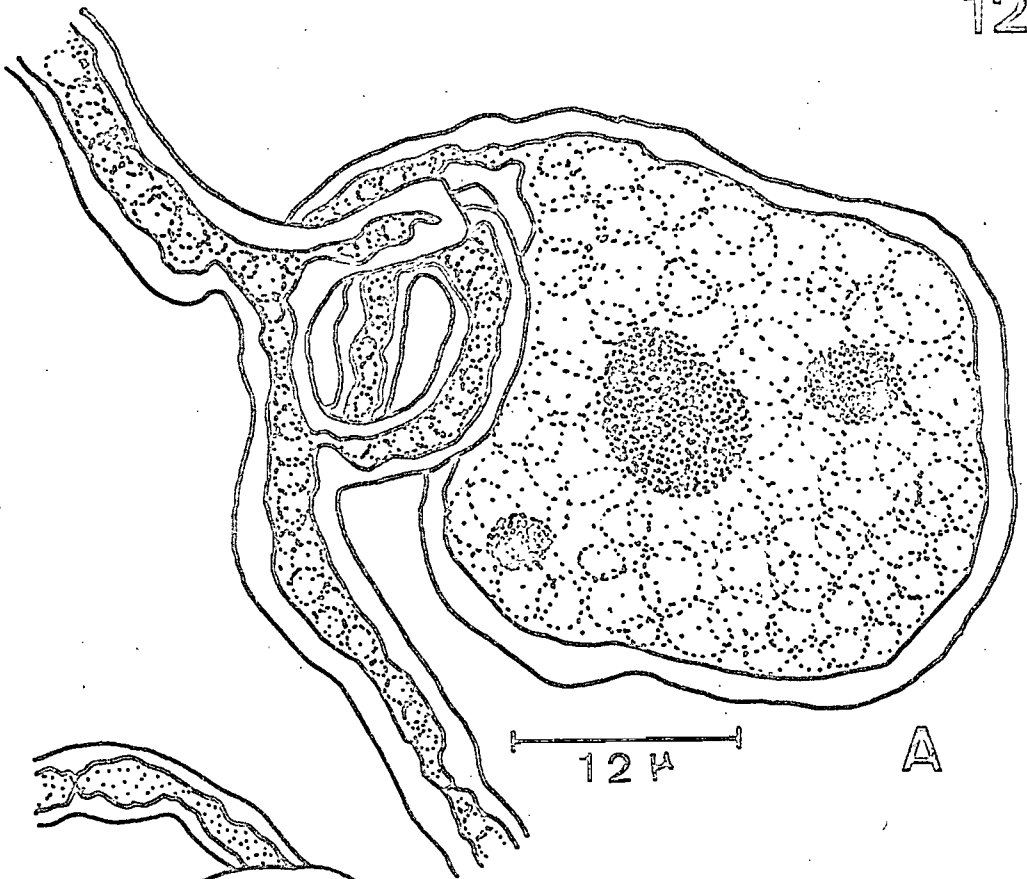
On assiste alors, après la mort des cellules, à une véritable momification des tissus sous l'influence de ces dépôts tanniques : le parenchyme, jusqu'alors blanc et turgescent sous la loupe, devient brun foncé et sec, bien que les tissus aient parfaitement conservé leur structure aisément reconnaissable en coupe microscopique. A ce stade le symbiote a lui même été complètement digéré seuls en subsistant les ptyosomes imprégnés de tannins et le mycelium qui a le plus fréquemment subi un enkystement cellulosique avec également tannification. Ces deux caractères, enkystement cellulosique et dépôts tanniques, sont deux traits classiques de réaction des tissus végétaux à un envahissement fongique parasitaire. Tout se passe donc comme si, après une période où le champignon est bien toléré par la plante, celle-ci, en ayant obtenu par phagocytose les éléments nutritifs qui lui étaient nécessaires, cherchait à se débarrasser de son symbiote comme s'il s'agissait d'un parasite banal. Cette évolution met parfaitement en évidence l'équilibre précaire de la symbiose. A cet égard l'association mycorrhizienne endotrophe du Casuarina deplancheana apparaît comme moins évoluée, ou évoluée différemment, que la symbiose similaire réalisée chez les Podocarpacees et d'autres plantes où les réactions de l'hôte semblent limitées à la digestion de l'endophyte et, éventuellement, à un renouvellement des tissus destinés à l'héberger.

Quel est le devenir du nodule après son inactivation par les processus qui ont été décrits ? Il reste tout d'abord fixé très longtemps à la racine mère, d'où les nombres considérables observés et constitués de nodules inactifs. Il est d'ailleurs possible que, compte tenu de sa structure, le nodule puisse alors jouer un rôle

important dans l'alimentation en eau de la plante, tenant lieu en quelque sorte d'organe de réserve. Après un certain temps, la poussée des formations secondaires sèvre le nodule de sa racine mère et il est alors incorporé au sol. Mais sa désintégration et l'humification de sa matière organique n'interviennent que très lentement en raison de l'activité biologique relativement peu intense du sol. A ce moment, par leur structure alvéolaire, leur extraordinaire accumulation dans les horizons superficiels du sol (le taux de matière organique peut y atteindre et même dépasser 25% dans les premiers quinze centimètres), où se constitue un véritable paillason de racines. Tous ces nodules exfoliés forment alors une véritable éponge organique dont l'influence est considérable sur des sols souvent très perméables et à faible capacité hydrique. L'humidité équivalente, prise au pf 3, peut ainsi passer des 7% d'un sol nu gravillonnaire aux 196% observé chez le même type de sol mais fortement enrichi en nodules. Nous reviendrons par la suite sur cet important phénomène, mais, dès à présent, on peut remarquer que cette notable amélioration, tout en permettant à l'arbre d'assurer une partie de son approvisionnement en eau sans avoir à pénétrer dans les couches profondes du sol où les remontées de nappe phréatique entraînent la mise en solution d'éléments toxiques sous forme réduite, fournit également à la microflore et à la microfaune tellurique une niche écologique importante dans une région où les sols nus, presque abiotiques au moins en ce qui concerne la microfaune, dominant. C'est en particulier dans ces zones qu'il est le plus facile d'observer les formes de vie libre du symbiote et, partant, de porter un jugement sur son identité probable.

C - Formes de vie libre et identité probable du symbiote

Une conséquence importante du mode d'évolution des nodules qui a été exposé est la nécessité d'une présence constante de l'endophyte au niveau des racines pour assurer, au cours de la vie de la plante, un potentiel infectieux suffisant. Ceci explique la présence toujours quantitativement importante de mycelium libre du champignon au niveau du rhizoplan. Mais le fait que de jeunes plants de Casuarina puissent s'implanter et prospérer sur des terrains nus, souvent éloignés de tout peuplement (l'anémophilie des semences



intervient à ce niveau), moyennant certaines conditions soit climatiques : pluviométric favorable durant les premières semaines de vie, soit stationnelles : présence de blocs de cuirasse sous lesquels les jeunes racines peuvent s'abriter d'une desiccation trop rapide, indique que le symbiote est suffisamment répandu dans ces sols du sud néocalédonien pour assurer un niveau infectieux normal. Le problème de sa présence pourrait cependant se poser dans le cas d'une utilisation du Casuarina deplancheana pour la régénération et la fixation de certains substrats stériles comme les déblais miniers.

Il faut en effet faire table rase, dans le cas du Casuarina deplancheana, de l'hypothèse d'une transmission du symbiote racinaire par la graine. Cette hypothèse suggérée par les travaux de Gelt'ser (1965) est, pour les Casuarina, fondée sur l'existence de champignons symbiotiques, des parties aériennes: essentiellement, connus sous les noms de Phomopsis casuarinae (Bosc - 1947) ou de Phoma casuarinae (Wilson - 1952) et que l'on retrouve effectivement dans le tégument de la graine. Ce champignon existe chez le Casuarina deplancheana mais n'infecte jamais les racines, tout au moins selon un mode symbiotique. Sur les quelques centaines de plants qui ont pu être élevés au laboratoire, aussi bien sur milieu gélosé que sur des substrats plus naturels, aucune infection de type mycorrhizien dont ce champignon aurait pu être responsable n'a été relevée. En revanche, et dans de nombreux cas, sa présence, en culture sur milieu gélosé, a bel et bien abouti à la mort du plant par destruction parasitaire du système racinaire. Si on tient compte, en plus, de l'absence totale dans les tissus secondaires des racines de tout élément fongique référable à des mycorrhizes et de l'absence tout aussi totale d'infections nodulaires d'origine radiculaire, cette hypothèse de transmission séminale du symbiote apparaît, dans le cas des Casuarina tout au moins, comme fortement improbable. L'identité elle même du champignon symbiotique, nous allons le voir, s'oppose aussi à cette manière de voir.

L'observation des formes de vie libre du champignon est relativement aisée au niveau de la rhizosphère du Casuarina. Elles ne diffèrent fondamentalement pas des structures décrites par Butler (1939) et de nombreux chercheurs qui ont associé au mycelium

endophytique un mycelium libre et porteur d'organites semblables aux vésicules formées dans les tissus de la racine, ou assimilables à des éléments de reproduction sexuée (zygospores) ou de résistance (chlamydospores). Chez le *Januarina deplancheana* il a été possible, dans les meilleurs cas, de relier ce mycelium aux hyphes infectantes qui traversent les couches subérifiées du nodule mais surtout à celles responsables de l'infection de la racine primaire (photographies 4A, 4B et 4C). De calibre très irrégulier (entre 4 et 7,8 μ de diamètre) ce mycelium, de couleur brun jaune clair, présente les projections latérales décrites comme caractéristiques de ce type d'hyphes (photographies 7C et 7D). On relie le plus fréquemment ces projections latérales à des hyphes plus ténues, fortement ramifiées, à vie assez brève et de longueur réduite. De telles hyphes sont visibles sur la photographie 4A. Les parois des filaments principaux sont très épaissies, oblitérant parfois presque tout la lumière de l'hyphe, et cet épaississement, en coupe optique, apparaît le plus souvent comme unilatéral. Les cloisons existent mais restent rares. En association avec ce mycelium qui, nous l'avons vu, se développe souvent de façon importante au niveau du rhizoplan, on trouve fréquemment des vésicules de couleur brun jaune clair, mesurant 20-43 x 21-34 μ , et caractérisées par leur mode d'insertion sur les hyphes (photographies 4B, 7B, 7C, planche I2, A & B). Sphériques, ovoïdes ou même de forme franchement irrégulière, elles sont portées par une courte ramification du mycelium pratiquement toujours enroulée sur elle-même. Cette structure est susceptible de variations dans le détail mais, bien visible, semble caractéristique de ces formations. On trouve généralement ces vésicules soit entièrement libres dans le sol avec le mycelium qui les porte (photographies 4A, 7B et 7C), soit plus ou moins apprimées ou même incrustées dans la couche subérifiée des nodules (photographie 3B).

L'extraction du sol de ces vésicules, ainsi que d'une partie du mycelium, a pu être réalisée en employant la technique mise au point par Ohms (1957) puis par Paden (1967) de centrifugation sur un gradient de densité (gradient réalisé avec des solutions de saccharose) pour séparer des spores fongiques de la fraction minérale fine des sols. Le sédiment final comporte, avec une partie de

cette fraction minérale, la majorité des spores de champignons présentes à l'état libre dans le sol et en particulier ces vésicules extramatricielles reconnaissables à leur structure et aux fragments de mycelium qui leur restent fréquemment attachés. Cette méthode, qui permet de concentrer sous un faible volume des structures éparpillées à travers le sol, peut se montrer intéressante pour la préparation d'un inoculum naturel en vue de l'étude des conditions de mycorrhization en présence de facteurs édaphiques divers.

Un fait qui semble remarquable est l'absence, dans le cas du symbiote du Casuarina deplancheana, des spores de grande taille décrites par Gardemann (1955, 1961) et Gardemann et Nicolson (1963) et qui ont servi de base à ces auteurs pour la définition des diverses espèces qu'ils associent aux infections mycorrhiziennes vésiculo-arbusculaires. La recherche de ces spores dans les sols à Casuarina, faite par la méthode de décantation et tamisage humide de Gardemann (1955) est en effet restée constamment négative. La confirmation de cette absence permettrait de considérer l'endophyte du Casuarina deplancheana comme une espèce particulière chez qui dominerait la phase mycélienne saprophytique au détriment des formes de reproduction ou de conservation.

Les diverses structures qui viennent d'être décrites permettent de formuler quelques hypothèses sur l'identité probable du symbiote. En effet les divers caractères morphologiques assignés précédemment au champignon : mycelium phycomycétoïde, formation de vésicules et arbuscules dans les racines, nature et morphologie des éléments libres dans le sol, permettent de le rattacher au groupe des Rhizophagus considérés généralement, depuis les travaux de Peyronel (1923, 1937) et de Butler (1959) comme des formes d'endogonacés bien qu'au moins une espèce de Pythium ait pu être incriminée (L.E.Hawker - 1962). Le tableau 5 réunit les caractères assignés aux deux types d'endophyte en comparaison avec ceux reconnus au symbiote du Casuarina deplancheana. Il montre bien que ces caractères sont en concordance avec ceux des infections à Endogone. La flore des Endogonacés de Nouvelle Calédonie est encore très mal connue et aucune espèce n'en a été récoltée dans les litières de Casuarina malgré la recherche qui en a été faite. On peut cependant rapprocher l'espèce qui nous intéresse de celle décrite par Nicolson

et Gerdemann (1968) sous le nom de Endogone calospora, les deux espèces présentant le caractère commun d'avoir des vésicules extra-matriciellles portées par une ramification mycélienne bouclée sur elle même. C'est la seule conclusion que l'on puisse tirer à l'heure actuelle quant à l'identité du symbiote, dans l'ignorance où nous sommes des formes de reproduction ou de conservation du champignon.

TABLEAU 5

Comparaison des caractères de divers types d'infection mycorrhizienne endotrophe avec ceux de l'infection du Casuarina deplancheana.

Caractères différentiels	Type PYTHIUM	Type ENDOGONE	CASUARINA
Mycélium extra-matriciell	typique de Pythium	morphologie caractéristique	mycélium de type Endogone
Mycélium endophytique	large, parois minces	parois parfois très épaisses	parois épaisses.
Vésicules extra-matricielles	parois minces	paroi épaisse	paroi épaisse
Vésicules internes	irrégulières paroi mince	globuleuses paroi épaisse	globuleuses paroi épaisse
Formation des arbuscules	tardive, après les vésicules	précoce, avant les vésicules	précoce, avant les vésicules

PHENOLOGIE DE L'INFECTION MYCORRHIZIENNE DU
CASUARINA DEPLANCHEANA

L'infection mycorrhizienne du Casuarina deplancheana n'a, pour l'instant, été envisagée que par ses manifestations morphologiques sur l'hôte ou sur le champignon. Mais le point intéressant serait de définir l'influence de cette association sur la plante elle-même, en particulier dans le rôle de pionnier qu'elle est appelée à jouer dans le sud néocalédonien. Il était nécessaire pour pouvoir aborder avec fruit une telle étude de connaître auparavant les conditions exactes de développement et d'évolution au cours de l'année de la symbiose mycorrhizienne en fonction des variations des facteurs écologiques susceptibles de l'influencer. Classiquement ces facteurs ont été reconnus au nombre de trois : la lumière dont le rôle ne sera pas abordé ici, l'humidité et la température du sol.

A - Les facteurs du milieu entrant en jeu

La lumière est, de ces trois facteurs, celui dont probablement le rôle est le plus faible. En effet que ce soit sous un couvert déjà établi de Casuarina ou en sol nu, les jeunes plants prospèrent tout autant et leur mycorrhization ne subit apparemment aucune avance ou retard que l'on pourrait rapporter à cette influence. Il est vrai que les couverts de Casuarina sont suffisamment ouverts, en raison de la nature du feuillage, pour laisser passer une partie importante du rayonnement solaire et c'est probablement ce facteur qui devient limitant, autant d'ailleurs pour l'arbre que pour le champignon, sous un couvert plus intense, expliquant ainsi l'absence du Casuarina deplancheana, espèce photophile, des formations forestières denses de la région.

En revanche les deux autres facteurs semblent jouer un rôle important et leurs variations se relient bien à celles du complexe mycorrhizien.

I) méthodes de mesure

La température du sol a été enregistrée, dans la Plaine des Lacs, sous un peuplement de Casuarina établi au Plateau de la Chute sur un sol ferrallitique rouge gravillonnaire d'origine vraisemblablement colluviale. L'enregistreur utilisé, de marque Thies, comportait deux sondes reliées aux tambours de commande des styles par des capillaires en plomb, garnis de mercure, d'une longueur de 5 mètres. Les sondes étaient placées horizontalement dans le sol, la première sous la couche superficielle (soit une profondeur de 2 cm), la seconde sous le paillason racinaire, soit vers 12 cm de profondeur.

Les mesures d'humidité du sol ont été faites chaque semaine, à l'occasion du relevé des enregistreurs, à la fois sur un sol nu de végétation et sous couvert de Casuarina. En sol nu l'homogénéité des conditions physiques des couches supérieures pour l'ensemble de la station a permis de se cantonner à un seul prélèvement de l'horizon 0-15 cm du sol. En revanche, sous les Casuarina, les horizons supérieurs sont très hétérogènes dans leurs caractéristiques physiques, en raison essentiellement de la plus ou moins grande abondance de matière organique. Pour éliminer autant que possible les variations dues à ce facteur, il a été nécessaire de choisir une méthode d'échantillonnage qui permette, à la fin d'un cycle de prélèvement, d'avoir une vision aussi complète que possible des variations sur l'ensemble du peuplement. A cet effet ont été délimités sur le terrain deux blocs de 2 x 8 m partagés en quatre parcelles égales, ces dernières en quatre sous-parcelles de 1 x 1 m, soit un total par bloc de 16 parcelles élémentaires. Parcelles et sous-parcelles ont été randomisées séparément par tirage aléatoire et les prélèvements de l'horizon 0-15 cm effectués selon le schéma suivant :

Première semaine	Bloc A	Parcelle 1	sous-parcelle 1
	.. B	.. 1	.. 1
Deuxième semaine	.. A	.. 2	.. 1
	.. B	.. 2	.. 1
Troisième semaine	.. A	.. 3	.. 1
	.. B	.. 3	.. 1

1	4	4	1	4	3	1	2
1		4		2		3	
3	2	3	2	1	2	4	3

A

2	1	4	3	4	2	3	4
3		1		4		2	
4	3	2	1	3	1	1	2

B

PLAINE DES LACS - PLATEAU de la CHUTE
 Randomisation des Blocs de prélèvement de
 sol pour mesure d'humidité -

Quatrième semaine	Bloc A	parcelle 4	sous-parcelle I
	.. B	.. 4	.. I
Cinquième semaine	.. A	.. I	.. 2
	.. B	.. I	.. 2

Quinzième semaine	.. A	.. 3	.. 4
	.. B	.. 3	.. 4
Seizième semaine	.. A	.. 4	.. 4
	.. B	.. 4	.. 4

Après le cycle complet de 16 semaines, les mesures reprennent sur les mêmes parcelles. Le schéma de la planche 13 montre les résultats de la randomisation des diverses parcelles et les photographies de la planche photo 8 montrent le type de terrain sur lequel ces blocs ont été choisis. On y aperçoit également l'abri météorologique destiné à abriter les instruments de mesure.

Le manque de cohérence des horizons superficiels oblige à faire le prélèvement à la pelle déplantoir. De plus le lacin racinaire de surface est souvent gênant par son importance. Dans ce cas un bloc racines + sol est prélevé et ramené ainsi au laboratoire. Les échantillons sont alors tamisés à 2 mm et deux mesures d'humidité par séchage à 105° faites sur chaque échantillon. Ceux ci sont ensuite confiés au laboratoire de Pédologie pour établissement par centrifugation de l'humidité équivalente à pf 3. Les résultats des mesures sont alors enregistrés sous la forme du rapport Humidité actuelle / Humidité pf 3 (noté dans les tableaux Ha/H3) dont les variations au cours du temps sont plus comparables que les humidités instantanées, celles ci dépendant trop fortement des caractéristiques physiques du sol pour donner des chiffres directement comparables.

2) résultats des mesures

Les mesures de température du sol n'ont pu porter que sur une durée de six mois, de Juillet à Décembre 1968. Elles ont donné les résultats consignés dans le tableau 6. On peut y ajouter que les maxima et minima absolus relevés durant cette période par la sonde superficielle ont été de 40° (en Novembre-Décembre) et 11° (en Août-Septembre). Les minima thermiques sont donc de l'ordre de

ceux de l'air pris à proximité immédiate du point de mesure. En revanche les maxima sont élevés en raison d'une part de la couleur sombre du sol, de sa bonne conductivité thermique, surtout en période de sécheresse, et du couvert très léger des *Casuarina* dont le feuillage laisse aisément passer le rayonnement solaire.

TABLEAU 6

Température du sol à deux niveaux sous un *Casuarina*
deplancheana

Mois	niveau 2 cm			niveau 12 cm		
	T mx	T mn	T mo	T mx	T mn	T mo
Juillet	24°6	12°7	17°2	18°3	16°6	17°4
août	25°9	14°5	18°6	19°3	17°3	18°3
septembre	27°8	14°1	19°6	19°9	17°8	18°8
octobre	30°7	16°9	22°7	21°9	20°0	21°1
novembre	35°0	18°8	25°8	25°8	21°6	22°6
décembre	32°0	19°7	25°1	24°4	22°9	23°6

Les températures s'abaissent sensiblement dès que l'on s'enfonce dans l'épaisseur du profil et au niveau 12 cm déjà, cet abaissement se fait nettement sentir, les variations journalières étant elles même très atténuées par le rôle isolant joué par le paillason racinaire. Sur ces chiffres, malgré leur nombre réduit, on peut tout de même noter que le passage de l'hiver à la seconde intersaison de l'année correspond, en gros et pour la petite région considérée, à la montée au dessus de 20°C de la température moyenne des couches superficielles du sol. Nous verrons plus loin le rôle important joué par cette intersaison dans l'évolution générale des complexes au cours de l'année.

L'humidité du sol, enregistrée sous la forme du rapport H_a/H_s , est en réalité elle même sous la dépendance de plusieurs facteurs. La notation adoptée permet d'éliminer l'influence des facteurs intrinsèques, mais celle des extrinsèques reste fondamentale pour expliquer les variations observées. Parmi eux les plus importants sont bien entendu les précipitations et l'évapotranspiration dont, en première approximation, les actions opposées ont été précédemment définies par les variations du rapport P/E. Mais les températures superficielles du sol jouent aussi un rôle non négligeable

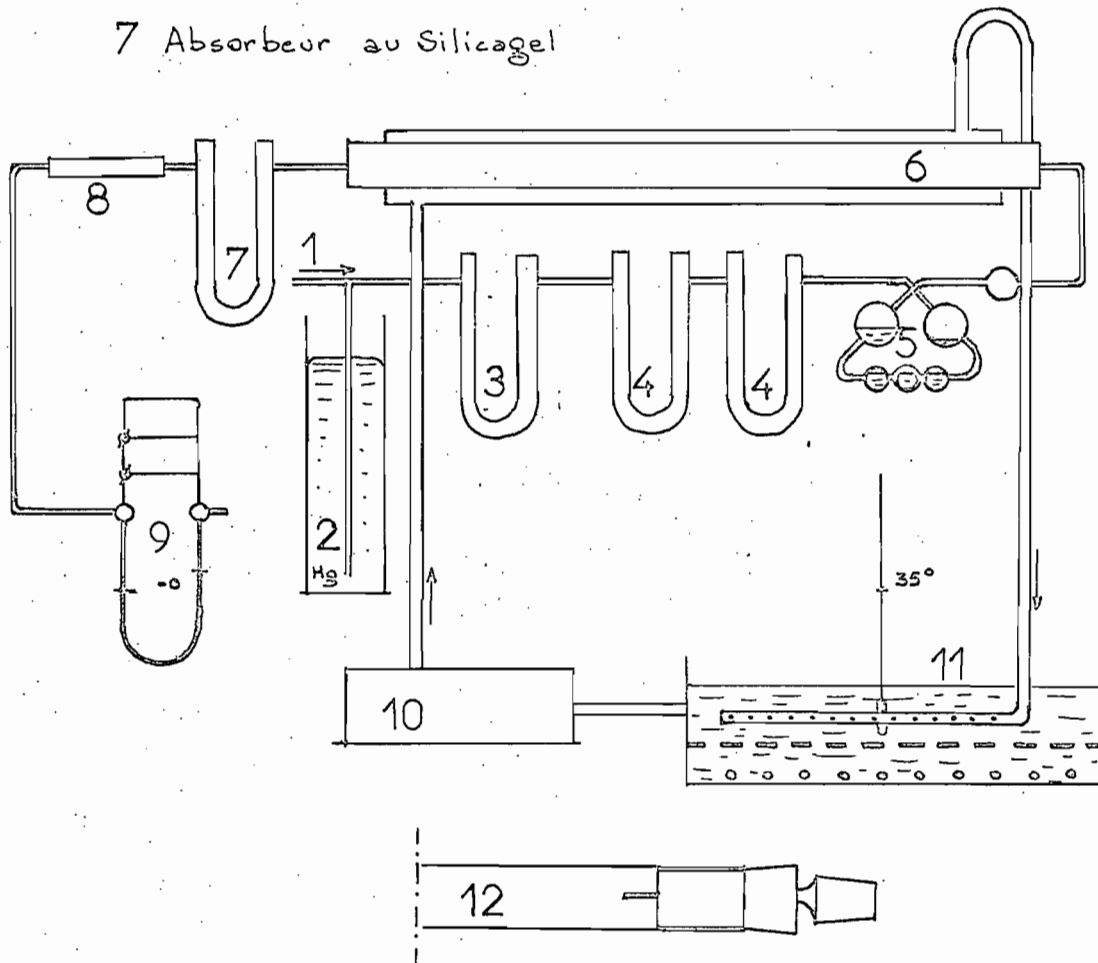
si on tient compte de l'élévation thermique importante qui se manifeste durant la journée. L'ensemble de ces influences simultanées est difficile à interpréter par une comparaison de courbes ou de graphiques séparés. Aussi, pour tenter de faire entrer en ligne de compte certaines d'entre elles et en particulier celle de la température, un indice a été élaboré sur le modèle des indices xérothermiques classiques. Pour des raisons de simplification des notations il a été choisi égal à $H_a/H_3 \times 20/T_m$, et ses valeurs calculées pour l'année 1968 ainsi que celles correspondantes de H_a/H_3 sont données dans le tableau 7. Il est à noter cependant que, faute de données valables pour toute une année, c'est la température moyenne de l'air qui a été utilisée pour ce calcul alors que celle des couches superficielles du sol aurait certainement été plus intéressante. Toutefois, les variations des deux températures étant corrélatives, cela n'enlève en aucune manière à cet indice sa valeur informative qui, nous le verrons, semble importante.

TABLÉAU 7.

Mois	Température moyenne	T/20	H_a/H_3 moyenne	$H_a/H_3 \times 20/T_m$
1967				
Décembre	23°1	1.155	1.04	0.90
1968				
Janvier	22°3	1.110	1.02	0.92
Février	23°5	1.175	1.12	0.95
Mars	23°3	1.165	1.22	1.05
Avril	21°1	1.055	1.03	1.04
Mai	19°8	0.990	1.03	1.04
Juin	18°6	0.830	1.11	1.34
Juillet	17°0	0.850	0.91	1.07
août	17°2	0.860	1.09	1.27
Septembre	16°5	0.825	0.96	1.16
Octobre	19°1	0.955	0.77	0.81
Novembre	22°7	1.135	0.61	0.54
Décembre	22°1	1.105	0.59	0.53
Moyenne	20°3	-	0.98	0.95

Nous verrons plus loin l'interprétation qu'il est possible de donner de ces chiffres, en relation avec les autres données à notre disposition. Il convient cependant de faire remarquer dès à présent que la fin de l'année 1968 est apparue comme aberrante du point de vue climatique, une sécheresse inhabituelle ayant régné

- 1 Arrivée air comprimé
- 2 Régulateur de pression
- 3 Absorbeur au Silicagel
- 4 Absorbeurs Potasse solide
- 5 Absorbeur solution Potasse 40 %
- 6 Tube Pyrex contenant les racines
- 7 Absorbeur au Silicagel



- 8 Absorbeur Potasse solide
- 9 Débitmètre à capillaires
- 10 Pompe de circulation
- 11 Bain thermostatique
- 12 Détail de l'absorbeur 8

en Novembre et Décembre sur tout le sud de la Nouvelle Calédonie.

B - Les paramètres biologiques utilisés

Pour estimer les variations saisonnières d'activité du symbiote du Casuarina deplancheana deux types de paramètres ont été utilisés. Le premier est constitué par les résultats des comptages effectués tous les quinze jours sur des nodules, comptages portant sur le nombre d'arbuscules actifs et de ptyosomes, le second par des mesures d'intensité respiratoire faites au même moment sur des systèmes racinaires totaux.

I) techniques utilisées

Tous les quinze jours un prélèvement de racines de Casuarina deplancheana est fait sur le peuplement étudié par découpe d'un paillason racinaire de 20 x 40 cm. Ces racines, placées dans un récipient isotherme à basse température, sont alors transportées au laboratoire, le délai entre le prélèvement et le début des mesures étant d'environ deux heures. Les racines sont ensuite lavées et débarassées de la terre adhérente puis, sur une quantité correspondant environ à 10 ou 20 grammes de matière sèche est faite une mesure d'intensité respiratoire. Le reliquat sert à faire les comptages d'arbuscules et ptyosomes sur des coupes longitudinales d'une vingtaine de nodules prélevés au hasard sur la partie jeune du système racinaire.

Les mesures d'intensité respiratoire sont faites à l'aide d'un appareil à circulation d'air, réalisé au laboratoire, et dont le schéma est donné planche I4. Il se compose d'un tube de verre Pyrex de 60 cm de long et 1,8 cm de diamètre où sont placées les racines; ce tube est maintenu à température constante (35°C, optimum pour la respiration des tissus végétaux) par une circulation d'eau dans une double paroi en tube plastique rigide, l'ensemble étant gainé de papier d'aluminium. La circulation d'eau est assurée par une pompe électrique couplée à un bain thermostatique régulé par l'intermédiaire d'un thermomètre à contact. Un courant d'air sous faible pression (0,4 kg/cm²) et faible débit fourni par une bouteille d'air comprimé balaye le tube et les racines après avoir été décarbonaté et deshydraté par passages successifs sur silicagel, potasse en paillette et barbotage dans une lessive de potasse à 40%.

A la sortie du tube contenant les racines, le courant gazeux traverse un absorbeur au silcagel puis un absorbeur à potasse solide couplé à un second au chlorure de calcium. Les deux derniers sont constitués par des tubes de verre de 7 mm de diamètre intérieur, fermés hermétiquement à chaque extrémité par un bouchon de caoutchouc que traverse la tige coupée d'une aiguille hypodermique n° 18 dont l'embout limé permet la liaison par tube souple avec les autres parties de l'appareil. En fin de circuit un débitmètre à capillaire permet de contrôler la constance du débit gazeux. Le système d'absorption utilisé se rapproche du mieux possible des absorbeurs à capillaire employés en microanalyse organique et toutes les liaisons entre les diverses parties en verre de l'appareil sont faites avec du tube plastique souple à paroi épaisse, relativement peu perméable aux gaz (tube en élastomère Rhodorsil).

Avant le début de chaque mesure l'appareil, préalablement chargé en racines, est mis en fonctionnement durant deux heures pour le purger de son gaz carbonique puis les derniers absorbeurs sont mis en place et la mesure faite sur une durée de quatre heures. Le poids de gaz carbonique absorbé par la potasse est ensuite rapporté pour une heure au poids de matière sèche déterminé par séchage des racines à 105°C. Dans les conditions opératoires pratiquées, le zéro de l'appareil, déterminé par fonctionnement à vide, s'établit à 0,2 mg de gaz carbonique par heure de fonctionnement c'est à dire de l'ordre de la sensibilité de la balance qui a servi à effectuer les pesées. Cette valeur, moyenne de plusieurs standardisations, est recontrôlée périodiquement et sert à la correction des mesures faites. Celles ci apparaissent, dans les conditions décrites, comme bien comparables entre elles et si les racines employées sont, du fait du prélèvement et du délai de transport, lésées dans leur intégrité physiologique, on peut admettre cependant que les différences enregistrées lors des mesures correspondent bien à des différences présentes chez la racine intacte. Et si les résultats obtenus n'ont, en raison de l'imperfection des moyens utilisés, qu'une valeur toute relative, on ne peut cependant leur dénier un rôle informatif intéressant en relation avec les autres mesures faites.

2) résultats des mesures

Ils ont consigné dans le tableau 8 dont les chiffres sont la moyenne des mesures effectuées au cours du mois.

TABLERAU 8

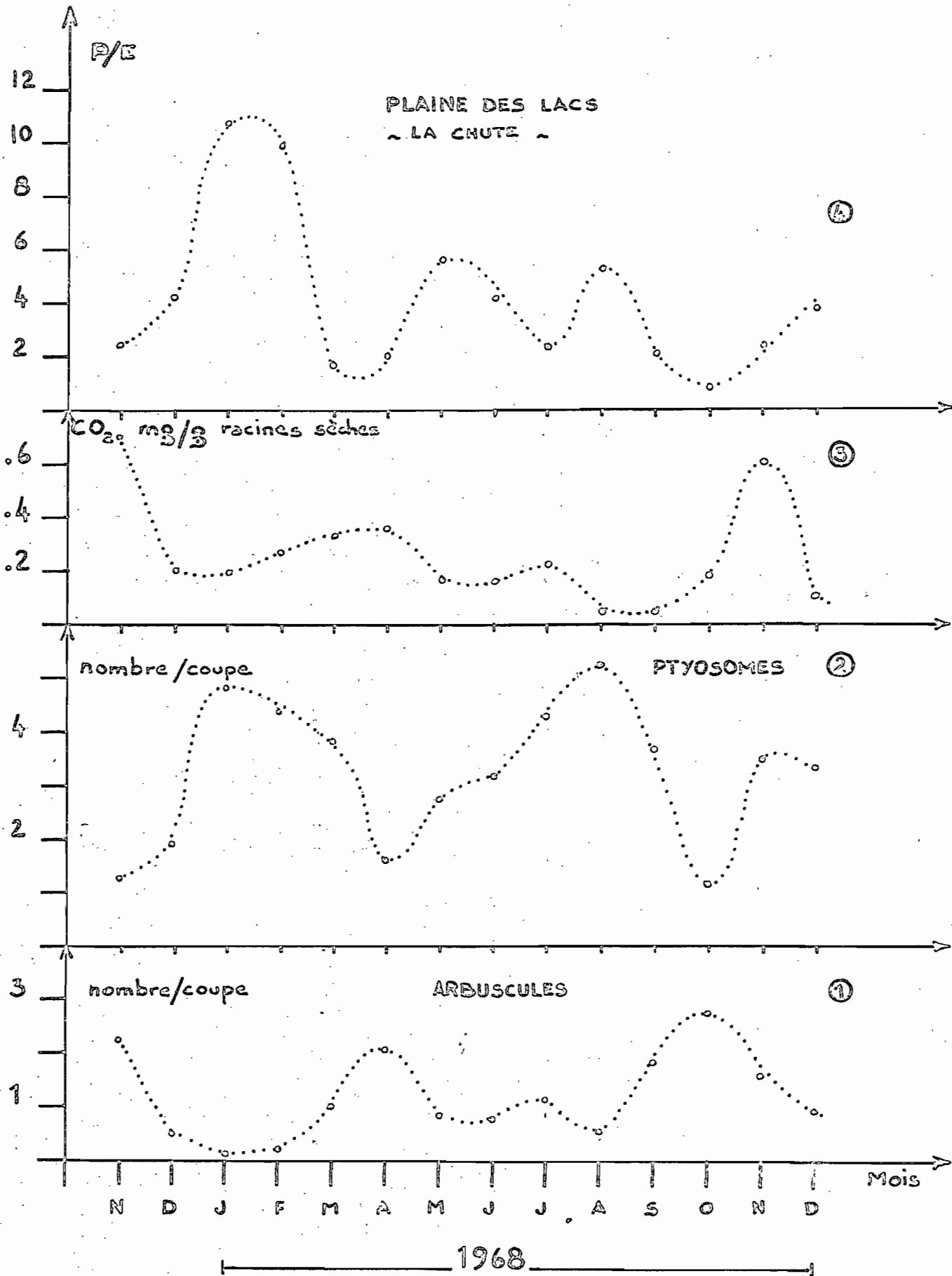
Mois	Arbuscules nbre/coupe	Ptyosomes nbre/coupe	Arbuscules /Ptyosomes	Respiration CO ₂ mg/h/g ms
1967				
Novembre	2.3	1.3	1.76	0.69
Décembre	0.5	1.9	0.26	0.18
1968				
Janvier	0.1	4.8	0.02	0.19
Février	0.2	4.4	0.04	0.26
Mars	1.0	3.8	0.26	0.33
Avril	2.1	1.6	1.31	0.36
Mai	0.8	2.8	0.26	0.17
Juin	0.8	3.2	0.25	0.17
Juillet	1.2	4.4	0.27	0.23
Août	0.5	5.3	0.09	0.06
Septembre	1.9	3.7	0.51	0.05
Octobre	2.8	1.2	2.33	0.19
Novembre	1.6	3.5	0.45	0.61
Décembre	1.0	3.4	0.29	0.10

Ces chiffres et ceux du tableau 7 ont permis d'établir les graphiques et courbes des planches 15, 16, 17 et 18 dont l'interprétation va nous permettre d'élucider certains points de l'évolution annuelle de l'infection mycorrhizienne et des conditions écologiques qui la régissent.

C - Interprétation et synthèse des résultats

En ce qui concerne l'évolution même des complexes au cours de l'année elle apparaît sur ces courbes comme superposable, à l'inversion des saisons près, à ce que l'on observe dans l'hémisphère nord. Boullard en particulier (1957, 1968) relève les phases suivantes :

- le printemps est une période de limitation des complexes formés au cours de l'arrière saison et qui se sont étendus tout l'hiver.
- les mois de juin et juillet sont des mois de phagocytose finissante, l'hôte étant presque totalement débarrassé de son endophyte.

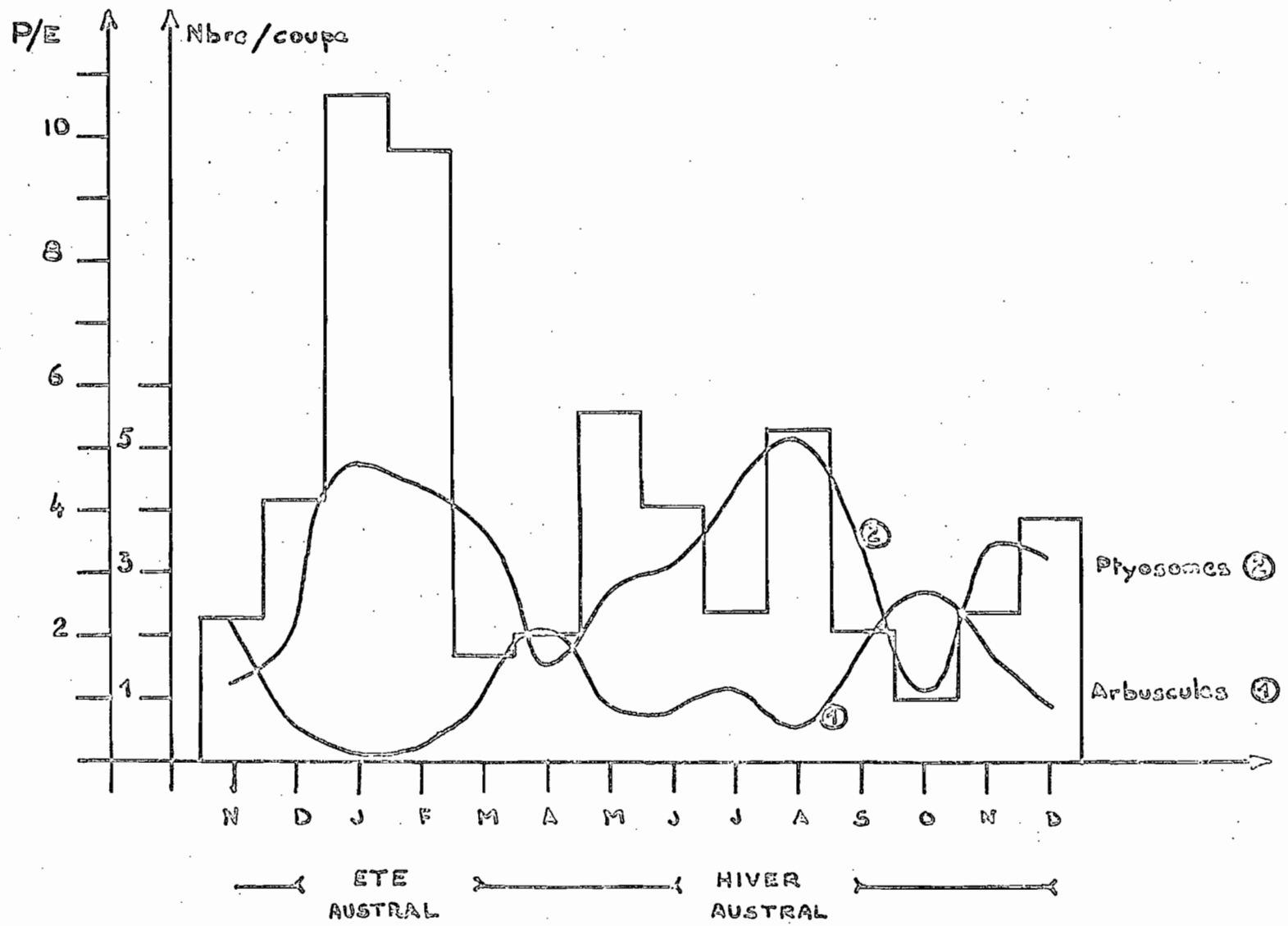


- les complexes endotrophes se limitent aux vésicules et à des reliquats du type des ptyosomes en août et au début de septembre.
- enfin si la plante est vivace, l'arrière saison marque une période de réextension des complexes.

Nous retrouvons, chez le *Casuarina deplancheana*, ces mêmes phases. On assiste ainsi, en fin de saison fraîche soit de septembre à novembre, à un développement important des complexes mycorrhiziens avec, simultanément, formation par la plante de nouveaux nodules qui sont alors infectés par le champignon. Ce développement est manifesté par une augmentation considérable du nombre d'arbuscules dans les comptages et corrélativement par une baisse du nombre de ptyosomes qui dénote, compte tenu du fait que les ptyosomes restent visibles durant toute la vie du nodule et sont encore facilement repérables dans les nodules désactivés et momifiés, une modification du rapport entre le nombre de nodules anciens et celui de nodules jeunes. La courbe de la planche I8, relative au rapport du nombre d'arbuscules à celui des ptyosomes, met parfaitement en évidence cette extension brutale des complexes en fin de saison fraîche.

Cette infection est suivie d'une phagocytose intense et rapide pendant la saison chaude, les arbuscules ayant totalement disparus vers la mi-janvier; l'endophyte ne se manifeste plus alors que par son mycelium, les résidus de digestion présents en grand nombre et quelques vésicules. C'est d'ailleurs pratiquement le seul moment de l'année où il soit possible d'observer des vésicules dans les tissus du nodule. Les mois de mars et avril, fin de la saison chaude, sont caractérisés par une reprise des infections et une nouvelle formation de nodules, bien mise en évidence à nouveau par le minimum de la courbe des ptyosomes (planche I5) et le pic brutal de la courbe du rapport arbuscules/ptyosomes (planche I8).

Les phénomènes de phagocytose qui suivent cette phase sont moins intenses qu'au cours de l'été et, durant toute la saison fraîche, on peut assister à une continuité de l'infection avec formation, modérée il est vrai, d'arbuscules, témoignage d'une phase d'extension lente des complexes à l'intérieur des nodules préalablement formés. On arrive ainsi à une nouvelle période d'extension brutale, correspondant au début de la saison chaude suivante.

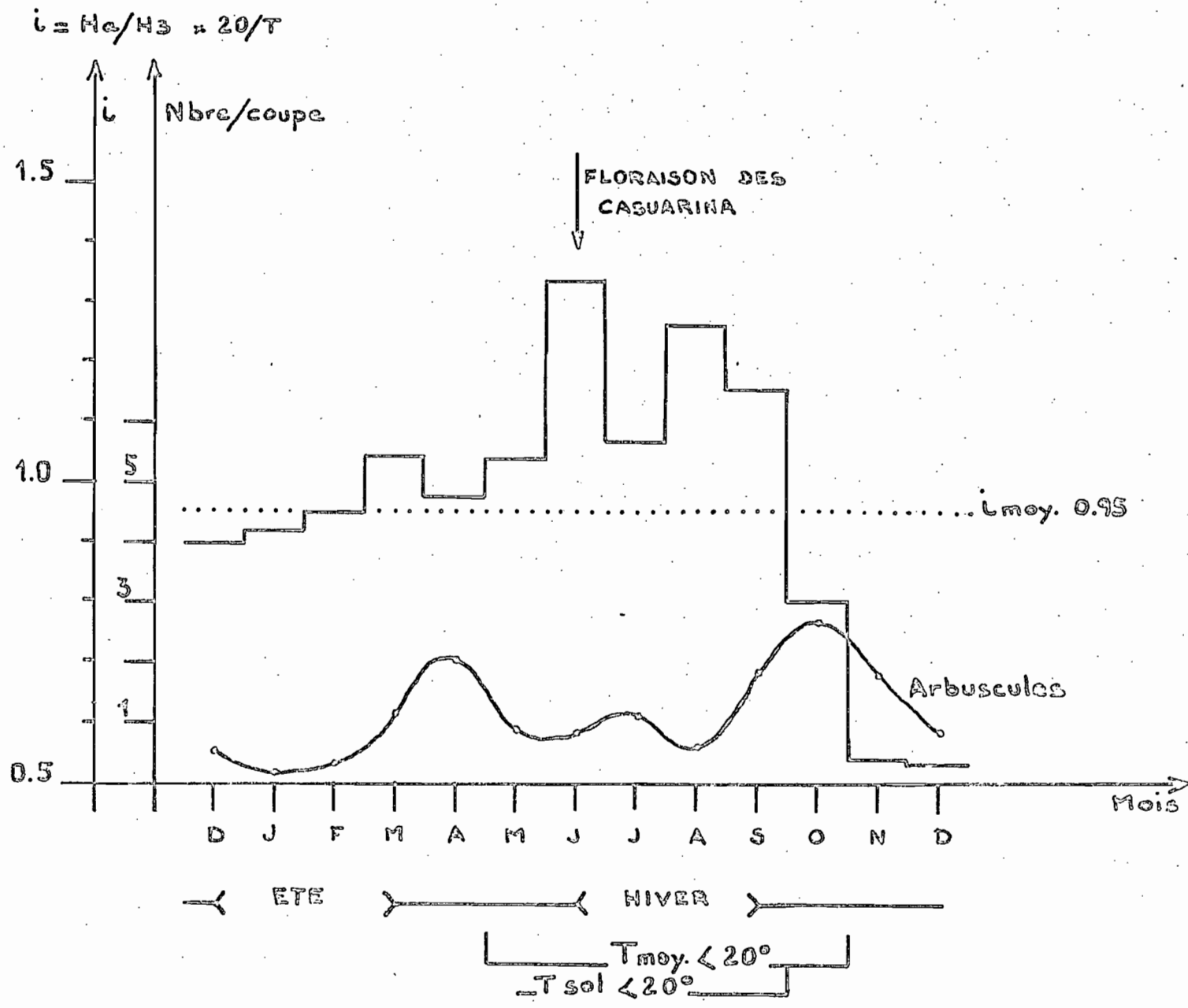


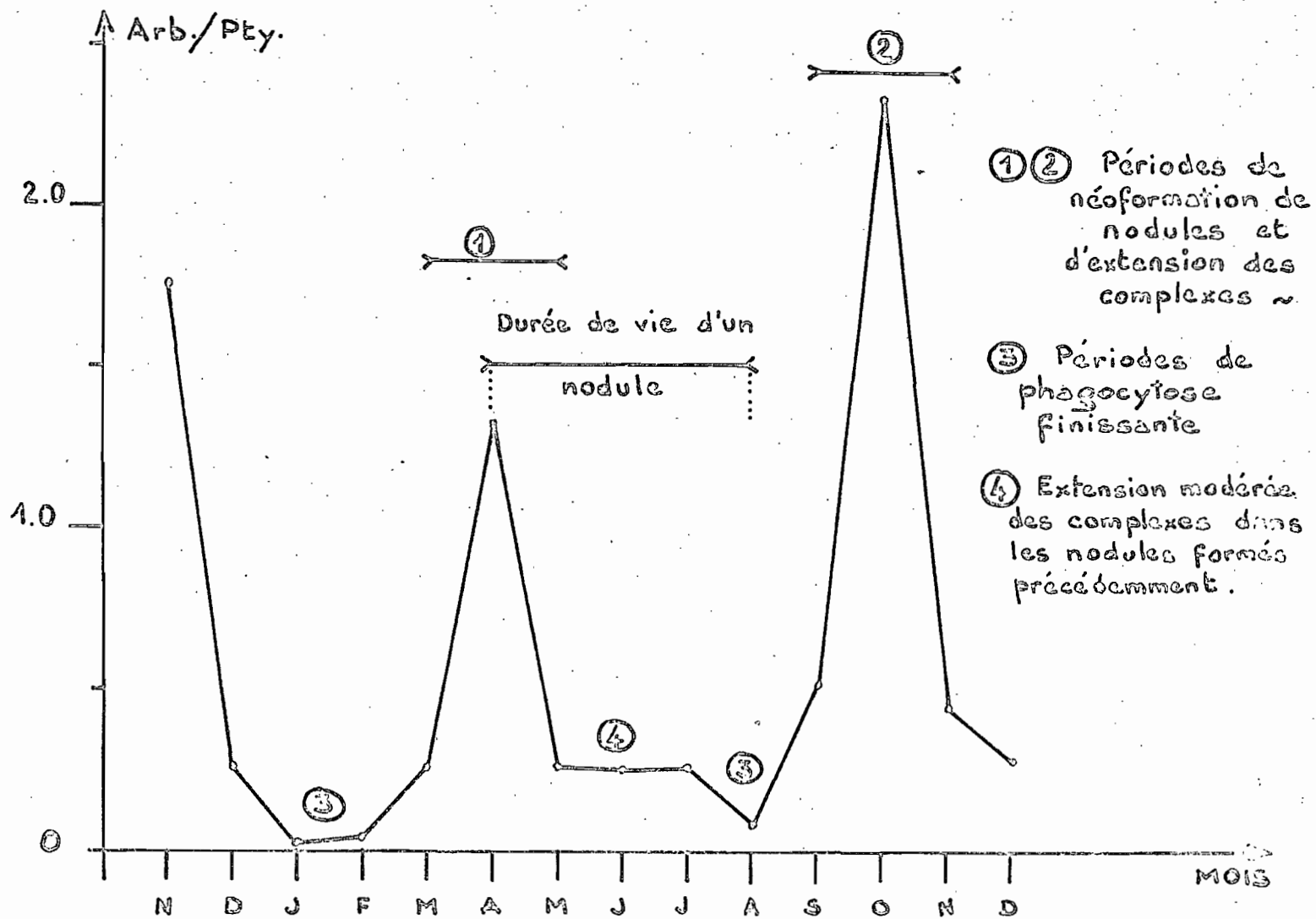
Pour poser quelques jalons supplémentaires, signalons que la floraison des Casuarina deplancheana dans la Plaine des Lacs a eu lieu en 1968 au mois de juin et que les fruits devraient arriver à maturité en février 1969.

Un problème que nous avons déjà posé est celui de la durée de vie des nodules. Des observations de système racinaires ont déjà amené à la conclusion que cette durée ne saurait excéder quelques mois, au plus une saison végétative. Les courbes de la planche I5 et celle de la planche I8 vont permettre de préciser cette notion. En effet nous avons déjà indiqué que la phase de vie active du nodule se termine avec l'imprégnation tannique qui affecte les tissus, cette imprégnation coïncidant d'ailleurs avec la fin de la période de digestion de l'endophyte. On peut donc admettre que le laps de temps séparant un minimum de la courbe des ptycosomes, qui correspond nous l'avons vu à une néoformation récente de nodules, et le maximum suivant à partir duquel on peut considérer le nodule comme inactif du fait de sa momification tannique, équivaut à la durée de vie active moyenne d'un nodule. Celle ci, sur la courbe de la planche I8 s'établit ainsi autour de quatre mois, valeur moyenne qu'elle peut certainement dépasser ou même, dans les conditions estivales, ne pas atteindre.

On retrouve les mêmes phases évolutives sur la courbe 5 de la planche I5 relative aux résultats des mesures de respiration. Les périodes d'infection et de développement des arbuscules se traduisent par "une poussée de fièvre" que dénote un maximum de la courbe, plus ou moins accentué selon l'importance de l'infection. On retrouve ainsi un maximum important en Novembre, phase de forte infection, un second en avril où un nouveau développement de l'endophyte se manifeste, un petit sommet au milieu de la saison fraîche traduisant l'extension des complexes à la faveur du repos végétatif relatif du végétal. Enfin un maximum bien marqué traduit à nouveau la forte infection du début de la saison chaude. Il est toutefois difficile d'affirmer que la corrélation entre les taux de respiration mesurés et la réalisation de l'infection soit totale, leurs variations concomitantes semblant plutôt le résultat de l'influence simultanée des mêmes facteurs écologiques.

Ce sont ces facteurs écologiques que les courbes et





graphiques des planches I6 et I7 permettent de mettre en évidence. Ces planches associent les résultats des comptages d'arbuscules et ptysosomes à l'évolution annuelle des rapports P/E d'une part et $H_a/H_3 \times 20/T$ d'autre part. Le premier graphique rend compte de la relation qui existe entre une activité mycorrhizienne forte et un abaissement du rapport P/E. Plus cet abaissement est fort, plus l'activité de l'endophyte manifestée par la formation d'arbuscules est importante. Inversement les périodes de forte réaction de l'hôte qui se traduisent par une phagocytose active, sont en relation avec les maxima du rapport. On peut en déduire que l'endophyte trouve les conditions optima pour son développement dans les tissus lorsque la plante est en période de souffrance physiologique du fait d'une période de sécheresse, même relative. Mais dès que les conditions d'alimentation hydrique redeviennent favorables à l'activité végétative de la plante, celle-ci le traduit par une reprise de ses activités de défense, ce qui entraîne la lyse phagocytaire de l'endophyte. Il convient de noter de plus que les mesures d'évaporation ont été faites avec un évaporomètre Fiche et que leurs résultats sont donc inférieurs à ceux, écologiquement plus intéressants, que l'on aurait pu obtenir sur la surface d'eau libre d'un bac enterré du type Colorado. Il est donc probable qu'au cours de l'année le rapport P/E descende plus bas que ne l'indique le graphique et qu'en particulier ses minima les plus accentués traduisent réellement une période de déficit hydrique pour la plante.

Le graphique de la planche I7 relatif aux variations de l'indice $H_a/H_3 \times 20/T$ est plus délicat à interpréter. Le premier terme de la relation tient compte des variations d'humidité du substrat, le second permettant d'y incorporer les variations thermiques, ici celles de l'air. Il en résulte que l'indice annuel moyen, pour la station considérée, ne devrait pas être très différent de 1, ce qui est confirmé par la valeur expérimentale trouvée 0,95. Cet indice, s'il apparaît difficilement applicable au végétal lui-même puisqu'il n'intéresse que la couche superficielle du sol, semble en revanche écologiquement intéressant en ce qui concerne la vie microbiologique de cet horizon. Il serait bien évidemment nécessaire de consacrer un certain temps à vérifier la réalité des relations entre cet indice et l'évolution annuelle de la microflore

avant de pouvoir utiliser en toute certitude ce mode d'approche écologique des phénomènes. On ne peut nier toutefois l'intérêt de la concordance observée entre les variations du nombre d'arbuscules, soit en gros de l'infection des nodules à partir du sol, et celles de l'indice. En particulier, alors que la courbe représentative du seul rapport H_a/H_3 ne présente aucune de ces concordances, l'entrée en ligne de la température permet de retrouver le fait déjà signalé de la coïncidence entre un développement important d'arbuscules et des conditions édaphiques proches de la sécheresse. On peut en effet considérer qu'une valeur de l'indice inférieure à I est l'expression d'un état de sécheresse plus ou moins avancée du sol ou tout au moins de conditions écologiques équivalentes à une sécheresse. Cet abaissement en dessous de I peut être dû soit à un abaissement du rapport H_a/H_3 lui-même, indiquant un sol en voie d'assèchement et parfois assez proche de son point de flétrissement permanent (point pour lequel le rapport H/H_3 est de l'ordre de 0,8), soit à une élévation de la température, malgré une humidité suffisante du sol, ce qui entraîne une évaporation accrue et des conditions écologiques évoluant dans le même sens que précédemment.

Tout se passe donc comme si, dans les conditions ainsi définies, le champignon symbiotique recherchait l'union avec la plante supérieure pour pouvoir assurer sa survie, bénéficiant en plus du fait que les mécanismes de défense du végétal sont eux mêmes diminués par les mêmes conditions. Nous avons d'ailleurs vu que, dès que les conditions redeviennent normales, ces mécanismes de défense se remettent à jouer ce qui se traduit très rapidement par une phagocytose de l'endophyte puis par la destruction des tissus qu'il a envahi.

Ces faits permettent d'envisager une utilisation pratique de l'indice ainsi défini. En effet certaines essences indigènes du sud néocalédonien seraient utilisables, et économiquement intéressantes, en reforestation si leur mycorrhization n'était pas aussi difficile à obtenir en pépinière; il s'agit surtout du Chêne Gomme dont nous avons souligné l'importance dans le peuplement forestier de la Nouvelle Calédonie. Si les résultats, encore partiels, de l'étude faite pouvaient être généralisés à toutes les infections mycorrhiziennes vésiculo-arbusculaires des plantes de cette région

où les conditions édaphiques sont relativement très homogènes, cet indice hygrothermique pourrait donner aux Forestiers un moyen simple de contrôler les conditions du sol favorables à une mycorrhization des plants suffisamment intense pour assurer leur survie au moment de la mise en place.

Quelles sont les conclusions que l'on peut tirer des faits que nous venons d'exposer ? Tout d'abord que dans les conditions climatiques néocalédoniennes il n'y a pas de différences fondamentales d'évolution des complexes endotrophes au cours de l'année par rapport aux observations faites en pays tempéré de l'hémisphère nord. Ceci permet de confirmer le point de vue de Boullard (1968) qui, à propos de ce schéma, disait : "ce sont là des faits fort simplifiés, donc qui risquent de ne pas être toujours vérifiés, mais nous nous croyons autorisé à poser ces stades-repères sur le chemin de la symbiose mycorrhizienne."

Un second point important est que, en Nouvelle Calédonie tout au moins, le facteur écologique principal régissant la réalisation même de la symbiose semble bien être l'humidité du sol, l'intervention de la température se situant à un niveau secondaire et se manifestant surtout par les modifications du facteur précédent qu'elle entraîne. Les conditions thermiques ne sont pas en effet assez violentes pour pouvoir influencer directement la vie microbiologique du sol, la microflore étant de plus probablement très bien adaptée à ces conditions.

L'association mycorrhizienne endotrophe du Casuarina deplanchiana apparaît donc, à la lumière des faits qui viennent d'être exposés, comme particulièrement bénéfique pour le champignon auquel elle offre une possibilité de survie lorsque des conditions écologiques adverses lui interdisent toute vie saprophytique, vie que, nous l'avons vu, il semble pouvoir mener pendant une certaine partie de l'année. Il reste à voir maintenant le bénéfice que le végétal est susceptible de tirer de cette association et en dernier lieu l'influence sur le milieu lui-même que peut avoir l'être complexe formé par l'Endogone et le Casuarina deplanchiana.

ROLE TROPHIQUE ET IMPORTANCE ECOLOGIQUE DE LA
SYMBIOSE MYCORRHIZIENNE DU CASUARINA DEPLANCHEANA.

La nature particulière des sols ferrallitiques issus des péridotites de Nouvelle Calédonie, le grand nombre d'infections mycorrhiziennes que l'on relève dans la flore qui les a colonisé, permettent de présager un rôle important de ces associations dans l'implantation, le développement et la stabilité structurale de cette végétation. Dans le cas du Casuarina deplanchiana ce rôle s'exerce sur deux plans. En effet si, chez la majorité des plantes, c'est le rôle trophique qui semble prédominer, il s'y superpose ici une influence profonde de l'association sur les sols mêmes où elle se développe. Cette influence apparaît comme d'une importance écologique importante dans la colonisation et le maintien de l'équilibre biologique de ces substrats.

A - Rôle trophique de l'association mycorrhizienne du Casuarina

Deux problèmes se posent dans le cas du Casuarina deplanchiana : le rôle de la symbiose dans l'alimentation azotée de la plante et son rôle dans l'alimentation phosphorée. Si le deuxième point se suscite que peu de controverses, que ce soit pour des mycorrhizes ectotrophes ou endotrophes, celle ci reste entière pour tout ce qui touche au métabolisme azoté. S'il est en effet couramment admis qu'une fixation symbiotique d'azote moléculaire intervient au niveau des nodosités radicales actinomycétiques de Casuarina, Alnus ou des autres espèces présentant ces structures, cette possibilité reste très discutée pour les mycorrhizes endotrophes. Sans parler des résultats par trop controversés de Charlotte Fernetz ou de ceux de Miss Rayner chez les Ericacées, cette fixation a pourtant été mise en évidence par la méthode isotopique chez des Podocarpus où elle était soupçonnée depuis les premiers travaux de Nobbe et Hiltner (1899). Les études, en particulier celles de

Bergersen et Costin (1964) sur Podocarpus alpinus (= P. lawrencei) et de Becking (1965, 1966) sur Podocarpus rospigliosii et d'autres espèces du genre, ont permis de mettre en lumière une fixation qui, si elle reste faible par rapport à celle d'autres plantes fixatrices et en particulier des Légumineuses, est cependant significative. En revanche chez l'Agathis australis de Nouvelle Zélande Morrison et English (1967) n'ont pas pu dégager de différence significative au profit de l'endophyte. Leur conclusion est formelle, pour eux l'endophyte n'est pour rien dans une fixation éventuelle d'azote, celle ci devant probablement être rapportée aux Actinomycètes infectants secondaires des nodules mycorrhiziens, ce qui expliquerait l'instabilité des résultats obtenus. En conséquence la fixation symbiotique de l'azote par les champignons mycorrhiziens endotrophes, si on est en droit de la soupçonner, est loin d'être démontrée et les plus grandes réserves doivent être faites lorsqu'il s'agit d'interpréter des chiffres de bilan écologique basés sur cette hypothèse.

I) Rôle trophique de l'association dans la nutrition azotée du Casuarina deplanchiana.

Compte tenu de la similarité des structures on est en droit de soupçonner également chez le Casuarina deplanchiana, au même titre que chez les Podocarpus, une fixation d'azote moléculaire. Aucune méthode directe d'études n'étant à notre disposition, nous avons dû nous borner à une analyse du bilan azoté de l'écosystème sol-végétation en dépit des limitations et des risques de la méthode. Dommergues (1965) a déjà appliqué un tel bilan à l'étude de la fixation par les rhizothamnia du Casuarina equisetifolia. En tenant compte des problèmes posés par une telle étude, problèmes discutés par Madgwick (1963) en ce qui concerne l'échantillonnage et mis en application par Richards et Bevege (1967) dans l'étude de plantations associées Légumineuses-Conifères, une méthode semblable à celle de Dommergues a été utilisée dans l'étude faite d'un peuplement naturel de Casuarina deplanchiana situé dans la Plaine des Lacs au Plateau de la Chute.

- Caractéristiques du peuplement étudié

Ce peuplement, installé sur une ferrallite colluviale fortement gravillonnaire en surface, couvre une superficie d'environ

un quart d'hectare. Il est composé d'arbres âgés de 40 à 50 ans, atteignant 8 à 10 mètres de haut et qui composent à eux seuls la strate arborescente avec un recouvrement théorique proche de 100% mais en réalité bien inférieur du fait de la nature particulière du feuillage des *Casuarina*. Quelques rares pieds assez bien venus, mais encore jeunes, de *Dacrydium araucarioides* s'intercalent entre les *Casuarina*. Le sous bois est essentiellement constitué de nano-phanérophytes transfuges des formations frutescentes voisines et de plantes plus spécialement caractéristiques de ces formations semi-fermées, comme les *Xerotes banksii* et *Flagellaria neocaledonica* visibles sur les photographies de la planche ph.8. La strate herbacée est pratiquement inexistante, réduite à quelques fougères (*Stromatopteris* et *Schizea* spp.) et des Mousses. Il en résulte un sol généralement nu, couvert seulement par les résidus de la couronne des *Casuarina* : ramilles ou branches plus importantes (cf les photographies de la planche ph.8).

- Estimation des réserves azotées du sol

Une comparaison des taux d'azote dans divers sols du sud néocalédonien et en particulier dans ceux susceptibles d'être colonisés par le *Casuarina deplancheana*, met en évidence des différences importantes selon le couvert végétal et en particulier une forte accumulation d'azote sous les *Casuarina*. Le tableau 9 permet de comparer les résultats de mesures faites sur des échantillons originaux ou obtenus d'après les résultats d'analyse du laboratoire de Pédologie du Centre ORSTOM de Nouvelle Calédonie. On remarquera que la litière d'origine aérienne n'a pas été incorporée dans ces chiffres qui ne représentent donc que l'azote de la partie humifiée ainsi que celui présent dans le sol au titre de la matière organique brute constituée par les débris racinaires et, dans le cas du *Casuarina*, par les nodules exfoliés naturellement des racines. A cet égard la différence entre les deux derniers sols est très significative. Sur les sols de cuirasse démantelée en effet les racines du *Casuarina* sont obligées de se frayer un chemin entre les blocs de cuirasse et ne peuvent former, ou très partiellement, le paillis qui est leur caractéristique dans les sols ferrallitiques gravillonnaires plus meubles. On notera de plus, dans ce dernier cas, une migration notable de l'azote dans l'épaisseur du profil

ce qui n'est pas le cas pour les autres types de sol. Cet enrichissement doit être, nous en avons déjà parlé, rapporté essentiellement à l'accumulation de nodules dans le sol, alors que les apports de litière sont plus faibles et surtout encore plus mal décomposés que ne le sont les nodules.

- Teneurs azotées des diverses parties du système racinaire d'un Casuarina deplancheani.

Ces teneurs, rapportées dans le tableau 10, permettent d'expliquer l'enrichissement azoté que nous venons de constater. On remarquera en effet que les taux des nodules mycorrhiziens isolés sont élevés, pratiquement identiques d'ailleurs à celui des rhizothamnia de la même espèce, chiffre cependant inférieur aux 15 o/oo assignés par Mowry (1933) aux nodosités racinaires du Casuarina equisetifolia. C'est ce taux azoté élevé des nodules qui permet de soupçonner un rôle éventuel des mycorrhizes du Casuarina dans le métabolisme azoté de l'arbre. Ces chiffres permettent de plus de vérifier le rapport pondéral de 48% avancé précédemment entre les nodules et la racine entière. Le calcul aboutit en effet à un chiffre de $\frac{4,12 \times 100}{9,00} = 45 \%$, bien en accord avec les 48% mesurés par pesée directe.

- estimation de l'azote stocké sous un Casuarina deplancheani

Par la suite le chiffre de 3,78 o/oo a été retenu comme teneur moyenne en azote de l'horizon 0-10 cm, ce chiffre étant la moyenne de plusieurs mesures faites sur le peuplement. Les estimations de masse végétale ont été faites par échantillonnage des différentes parties et établissement par pesée sur un arbre témoin des rapports entre elles de ces différentes parties. On a obtenu ainsi le bilan estimatif suivant, valable pour un arbre synthétique de six mètres de haut, mais pour lequel compte n'a pas été tenu de la biomasse non référable au Casuarina. Nous avons dit que le peuplement réel étudié couvre environ un quart d'hectare. Il comporte à peu près 90 arbres dont l'âge peut être estimé, compte tenu de leur taille et de la date des derniers grands feux de brousse connus dans la région, entre 40 et 60 ans. Nous avons adopté par la suite 60 ans comme valeur probable.

Dans ces conditions, les données du bilan s'établissent ainsi :

TABLEAU 9 Taux d'azote comparés de divers sols ferrallitiques néocalédoniens

Type de sol et couvert végétal	Horizons cm	Azote o/oo
Sol ferrallitique très évolué d'origine alluviale. Nu de végétation.	0- 15 15- 25	0.10 0.06
Sol ferrallitique très évolué d'origine alluviale. Sous couvert de <u>Tristania guillainii</u> (Myrtacées)	0- 10 10- 30	0.45 0.29
Sol ferrallitique rouge gravillonnaire sous couvert landiforme de <u>Pteridium aquilinum</u> .	0- 5 15- 50 75-110	1.35 0.21 0.01
Sol ferrallitique très évolué d'origine alluviale. Sol nu à la limite de dépôt de la litière d'un <u>Casuarina</u> isolé.	0- 1 1- 15	0.69 0.12
Sol ferrallitique induré en voie de démantèlement. Sous couvert clairsemé de <u>Casuarina deplancheana</u> .	3- 15 30- 40 50-100	0.99 0.18 0.07
Sol ferrallitique très évolué d'origine colluviale. Sous couvert dense et ancien de <u>Casuarina deplancheana</u> .	0- 10 10- 20 20- 40	3.78 1.32 1.26

TABLEAU 10 Taux d'azote des diverses parties du système racinaire du Casuarina deplancheana.

	Azote o/oo
Racines de diamètre inférieur à 1 mm débarrassées de leurs nodules.	4.68
Racines de diamètre supérieur à 1mm et ayant perdu leurs nodules par exfoliation naturelle.	4.05
Racines de diamètre inférieur à 1 mm avec tous leurs nodules.	9.00
Nodules séparés des racines seuls.	12.50
Rhizothamnia a Actinomycète.	12.73

= superficie couverte par un arbre de six mètres de hauteur, les racines ne s'étendant pas au delà de la limite de la couronne	28 m ²
= poids de sol dans la tranche 0-10 cm sur 28 m ² calculé pour une densité moyenne de 0,829 établie compte tenu des zones à horizon superficiel gravillonnaire et de celles où la quasi totalité de cet horizon est constituée par les nodules	2320 kg
= azote stocké actuellement dans cette tranche de sol (taux 3,78 o/oo), compte non tenu de l'azote de la litière aérienne	8,77 kg
= azote stocké actuellement dans la même tranche de sol dénudé de végétation et de densité 1,375 (taux 0,1 pour mille)	0,385 kg
= azote stocké dans les parties aériennes d'un arbre de six mètres de haut	1,600 kg

On remarquera que, pour tenir compte des conclusions de Badgwick, les chiffres relatifs aux racines n'ont pas été inclus dans ce bilan. Les erreurs inhérentes aux méthodes d'échantillonnage sont en effet beaucoup trop importantes. Toutefois une estimation grossière a pu en être faite pour un arbre jeune dont la totalité du système racinaire a été extraite du sol, séparée en ses éléments constitutifs et mesurée par pesée après séchage à l'air à poids constant. On arrive ainsi, pour un arbre de 2,5 mètres de haut, à un rapport pondéral racines/parties aériennes de 65,8%, chiffre très élevé par rapport à ceux couramment admis pour les arbres. En admettant pour un arbre adulte un chiffre plus vraisemblable de 45% on obtiendrait, pour l'azote contenu dans les racines et d'après les chiffres obtenus par échantillonnage, un stock d'environ 540 grammes, l'azote contenu dans notre arbre synthétique de six mètres de haut s'établissant alors à 2,14 kg.

- équilibre actuel du bilan pour l'arbre synthétique envisagé

Les chiffres que nous venons d'établir permettent maintenant de calculer l'équilibre actuel du bilan, équilibre qui s'établit ainsi :

= Azote contenu dans la matière végétale	
+ pour un Casuarina de six mètres de haut	1,60 kg
+ pour un sol nu	0
soit un gain de	1,60 kg
= Azote contenu dans le sol	
+ sous un Casuarina de six mètres de haut	8,770 kg
+ dans la même tranche de sol nu	0,385 kg
soit un gain de	8,385 kg
= Azote contenu dans l'écosystème sol-végétation	
+ sous couvert de Casuarina	10,370 kg
+ en sol nu	0,385 kg
<u>soit un gain de</u>	9,985 kg
chiffre que l'on peut arrondir à	10,0 kg

Si on retient, pour l'ensemble de l'arbre, le chiffre de 2,14 kg d'azote on arrive alors à un gain total de 10,5 kg par arbre. On peut donc prendre 10 kg comme valeur moyenne et ce chiffre apparaît, malgré les imperfections et les risques d'erreur de la méthode, comme satisfaisant si on tient compte du fait que ni l'azote stocké dans la litière, ni celui qui a migré avec les composés humiques dans l'épaisseur du profil n'ont été pris en considération dans les calculs. On obtient alors, en estimant à 60 ans l'âge du peuplement étudié, pour une population de 350 arbres par hectare un chiffre total d'azote stocké d'environ 3500 kg pour la totalité de l'écosystème, soit un gain annuel moyen de 58,3 kg d'azote.

Ce chiffre que l'on peut arrondir à 60 kg ne préjuge en aucune façon de la manière dont a été obtenu ce gain. Il apparaît cependant comme très proche de ceux obtenus par divers auteurs pour des plantes à caractère pionnier et fixatrices d'azote libre ; c'est ainsi que Dommergues avait reconnu (1963) au Sénégal un taux de fixation net de 58 kg d'azote par hectare et par an pour un peuplement artificiel de Casuarina equisetifolia. Le Casuarina deplancheana semble avoir une activité similaire, inférieure cependant à celle des Alnus dont le taux de fixation varie de 60 à 200 kg par hectare et par an, mais supérieure à celle reconnue au Myrica gale qui fixerait seulement 10 kg/ha/an d'azote. Ce gain d'azote peut certainement, dans le cas du Casuarina deplancheana,

être rapporté pour une part aux rhizothamnia mais leur occurrence faible par rapport aux nodules mycorrhiziens conduit à accorder à ces derniers une importance majeure dans les taux de fixation observés.

Un rôle de fixation d'azote moléculaire ne peut donc être rejeté a priori dans le cas du Casuarina deplanchiana, et probablement aussi dans le cas d'autres espèces de Casuarinacées néocalédoniennes, cette capacité permettant d'expliquer, d'une part les fortes teneurs azotées observées dans les nodules, d'autre part le caractère pionnier des Casuarina dans la flore des terrains miniers du sud de la Nouvelle Calédonie. Certes une partie non négligeable de cet azote pourrait être due à l'action de certains éléments de la microflore, en particulier les Cyanophycées abondantes dans ces sols mais leur action devrait alors marquer beaucoup plus fortement qu'elle ne le fait sur les sols nus où on les trouve également. Les bactéries fixatrices libres, aérobies ou non, apparaissent de plus comme mal représentées dans ces sols fortement carencés en phosphore bien que certains Beijerinckia puissent y trouver un milieu favorable. Il n'en reste pas moins que les problèmes posés par le cycle de l'azote dans les sols miniers de Nouvelle Calédonie restent entiers.

Une seule chose apparaît comme certaine ; c'est que le rôle réel de l'accumulation d'azote au niveau des nodules du Casuarina deplanchiana est d'action trophique indirecte. En effet, si les nodules présentent des teneurs élevées en azote, en revanche les racines qui les portent n'ont que des teneurs normales en cet élément. La mobilisation des réserves accumulées dans le nodule apparaît donc comme très lente, limitée de plus à la période de vie active du nodule. La mort et la momification des tissus entraîne le blocage de ces réserves qui sont ensuite incorporées au sol à la suite des phénomènes d'exfoliation des racines. Cette matière organique brute, par sa décomposition très lente avec formation de polyphénols-protéines peu sensibles à l'action microbienne, ne peut servir à l'alimentation azotée directe des Casuarina, ou des autres plantes. Elle ne pourra être utilisée qu'à la suite de l'action de certains éléments de la microflore et en particulier des champignons mycorrhizogènes aptes à utiliser, et à mettre à la disposition de la plante au moment de la phagocytose sous une forme

directement assimilable, les molécules azotées complexes qui resteraient, sans la translocation opérée par le symbiote, hors de portée des racines du végétal.

Le rôle trophique qui vient d'être évoqué pour la nutrition azotée apparaît encore plus fortement dans l'alimentation phosphorée du Casuarina. Il est d'ailleurs probable que, sur un plan plus général, l'importance quantitative des complexes endotrophes dans la flore des terrains miniers de Nouvelle Calédonie soit en relation directe avec une adaptation de cette flore à une oligotrophie phosphorée. Rappelons que Baylis (1961, 1967) est arrivé à la même conclusion en ce qui concerne la flore autochtone de la Nouvelle Zélande.

2) rôle trophique de l'association dans la nutrition phosphorée du Casuarina deplancheana.

Le tableau 3 a déjà permis de se rendre compte de la pauvreté générale en phosphore des sols provenant en Nouvelle Calédonie de la dégradation des roches hyperbasiques. Cette pauvreté qui a son origine dans la nature même des roches mères est encore accentuée par le blocage presque totalement irréversible qui se fait par occlusion sur les hydroxydes en voie de concrétionnement. Il semble d'ailleurs qu'il y ait à ce niveau un enrichissement relatif en un phosphore devenu totalement inutilisable. Des analyses faites sur des concrétionnements utilisés comme minerai de fer ont donné en effet des teneurs en acide phosphorique avoisinant 1 o/oo donc notablement supérieures à celles de la fraction fine du sol. D'autre part la minéralisation du phosphore d'origine végétale est beaucoup trop faible pour pouvoir couvrir les besoins à la fois de la microflore et des végétaux supérieurs. Les Casuarina deplancheana en particulier avec des teneurs, dans leurs tissus chlorophylliens, variant entre 0,23 et 0,32 o/oo (en P₂₀₅) fournissent une litière aérienne à rapport C/P élevé (il est voisin de 350) donc à phosphore très peu minéralisable.

Des résultats expérimentaux précis manquent encore en ce qui concerne le rôle exact de l'endophyte du Casuarina dans l'alimentation phosphorée de la plante. Toutefois, à la lumière des travaux récents, sur les mycorrhizes endotrophes, de Baylis (1959, 1967), Daft et Nicolson (1966), Gerdenann (1964), Holevas

(1966), Morrison et English (1967), on ne peut qu'être d'accord avec Baylis lorsqu'il déclare que la mycorrhization endotrophe représente une adaptation particulière des plantes à des conditions d'oligotrophie phosphorée. Ici encore, comme dans le cas de l'azote, le symbiote puise dans le sol un phosphore normalement inassimilable pour la plante et le met à sa disposition, par le biais de la phagocytose, sous une forme déjà élaborée. Les recherches de Jeffrey ont montré que cette forme était probablement celle de polyphosphates (Jeffrey 1964). Dans le cas des plantes pionnières du sud néocalédonien, et en particulier celui du Casuarina deplancheana, ce rôle du symbiote apparaît comme fondamental compte tenu des sols colonisés par ces diverses espèces qui, nous l'avons vu, ne sont pas à même d'assurer normalement la nutrition d'un végétal.

Le phosphore apparaît ainsi comme l'élément limitant dans ces sols et tout essai de mise en valeur en est subordonné à une fumure correcte de mise à niveau phosphoré associée à une politique d'enrichissement organique destinée à freiner, autant qu'il se peut, la rétrogradation du phosphore apporté. A cet égard il semble, et nous y reviendrons, que le Casuarina deplancheana puisse jouer un rôle important dans la régénération de certains substrats stériles et difficiles à coloniser artificiellement, tels que les déblais miniers qui posent en Nouvelle Calédonie un problème économique important.

Ce caractère limitant du phosphore est bien apparu dans les essais en vase de végétation effectués par le service Forestier de Nouvelle Calédonie. C'est ainsi que, sur des essences locales et en particulier le Chêne Gomme, les besoins en phosphore sont tels que les plantes, même avec des fumures convenables en cet élément, ne réagissent pas aux autres apports: potasse, azote et soufre. Ici encore la rétrogradation du phosphore sur les hydroxydes est probablement responsable et l'effet dépressif de l'azote constaté en l'absence de fumure phosphorée peut être certainement rapporté à une action au niveau de l'endophyte dont l'activité, diminuée ou même inhibée par le relèvement du taux d'azote directement assimilable du sol, n'est plus à même d'assurer la nutrition phosphorée du végétal.

3) conclusion

Des recherches complémentaires seraient nécessaires pour préciser ce rôle du symbiote dans l'alimentation de la plante. Celles concernant l'azote sont plus difficiles à mettre en oeuvre par la nécessité de faire appel à des techniques isotopiques nécessitant une infrastructure technique importante. En revanche le recours à ces méthodes pour le phosphore est beaucoup plus simple et relativement facile à mettre en oeuvre. De telles recherches devraient porter dans un premier temps sur un établissement du bilan phosphoré d'un peuplement qui permettrait de délimiter les points d'intervention les plus intéressants ; à ce moment pourrait intervenir le recours aux méthodes isotopiques.

En tout état de cause il est apparu clairement que l'association mycorrhizienne du Casuarina deplancheana joue, et probablement au même titre que les autres associations endotrophes des plantes du maquis minier, un rôle trophique important, pour la plante certes, mais aussi, de manière indirecte, pour les diverses formes de vie qui lui sont associées qu'elles appartiennent aux flores (macro et microflore) ou aux faunes (microfaune endogée et faune parasitaire). On voit apparaître ici le rôle écologique complexe joué par le Casuarina deplancheana au sein de cette végétation, rôle qui n'est cependant pas son apanage puisque partagé avec certaines Podocarpacees, mais qui, compte tenu des importances numériques relatives et des dynamismes respectifs des espèces, est loin d'être négligeable dans une région où les forêts ont été presque entièrement détruites par le feu ou la main de l'homme, leurs derniers lambeaux étant aujourd'hui fortement menacés par les perspectives d'exploitation minière des latérites nickélifères à basse teneur.

B - Influence écologique de l'association - Son rôle dans l'évolution des sols à Casuarina deplancheana

Nous avons déjà vu un aspect de cette influence en étudiant le bilan azoté d'un peuplement de Casuarina. Mais cette influence apparaît comme beaucoup plus générale et porte surtout sur deux points d'une importance fondamentale au point de vue écologique. Il s'agit de l'enrichissement organique du sol et de

l'amélioration de certaines de ses caractéristiques physiques et en particulier de son pouvoir de rétention pour l'eau.

I) enrichissement organique du sol sous Casuarina deplancheana

Malheureusement des chiffres comparatifs avec d'autres types de formations forestières, en particulier les forêts de Chêne Gomme installées sur les mêmes substrats, manquent encore. Ceux du tableau 11 sont relatifs, pour un même type de sol, à trois formes de peuplement végétal : le sol nu, le maquis sous arbustif avec présence clairsemée du Casuarina, le peuplement dense de Casuarina déjà étudié.

TABLEAU 11 Horizon 0 - 15 cm

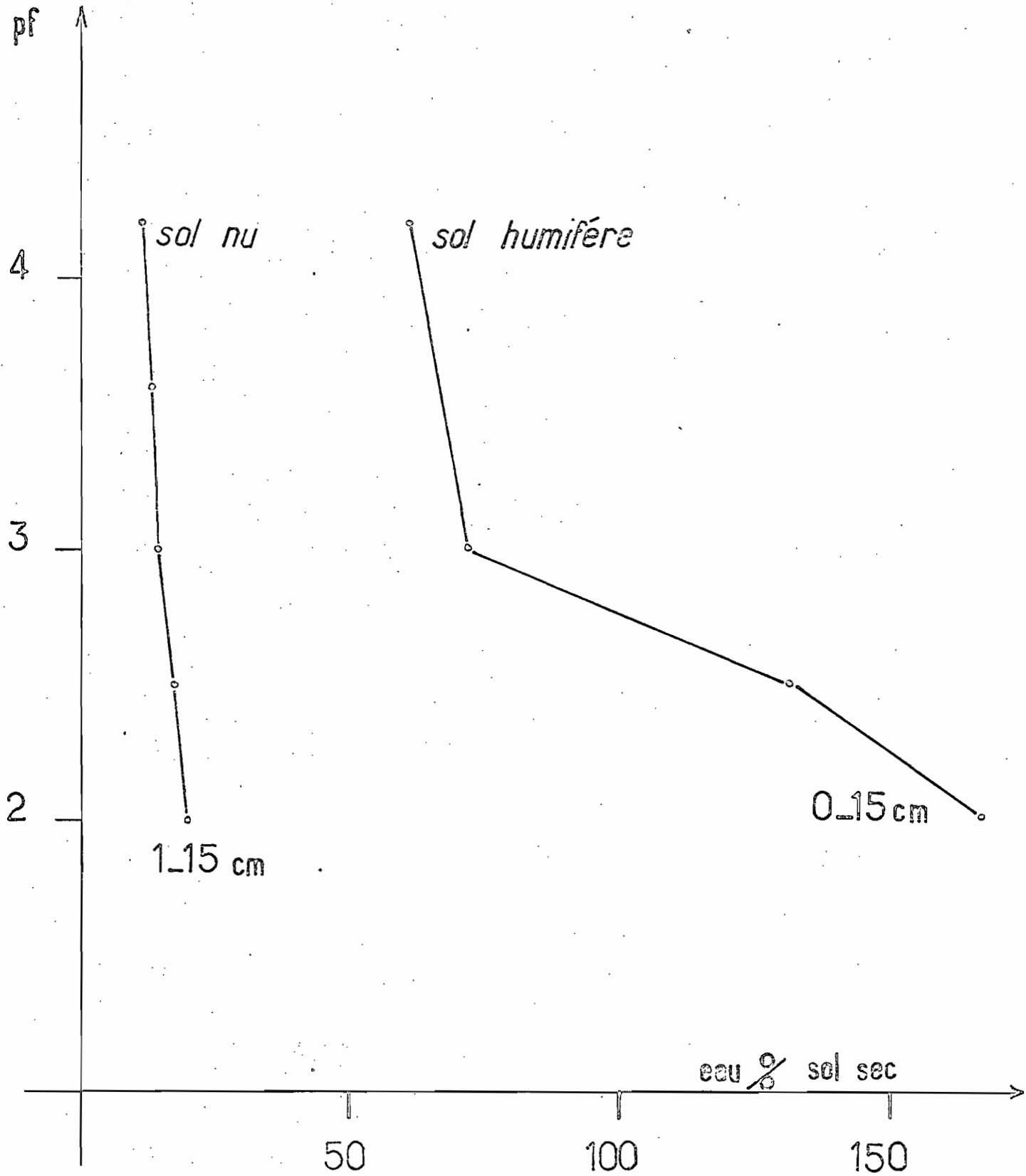
Type de sol - Végétation	Matière organique %	C%	N%	C/N	pH
Sol ferrallitique alluvial nu de végétation	3.13	1.82	0.70	25.9	4.5
Sol de cuirasse démantelée sous maquis et Casuarina	4.32	2.50	0.99	25.3	4.1
Sol ferrallitique colluvial sous couvert dense de Casuarina	21.50	12.40	3.78	32.8	4.6

Ces chiffres suffisent cependant pour manifester l'influence des peuplements denses de Casuarina. Il n'y a en effet que peu de différences entre le sol nu et celui dérivé du démantèlement d'une cuirasse où les racines sont obligées de se frayer un passage entre les blocs de cuirasse et ne peuvent former de paillason en surface. La litière d'origine aérienne n'influe pratiquement pas sur la formation d'humus et celui-ci reste du type des modor acides avec un C/N de l'ordre de 25. Sur ces mêmes sols ferrallitiques on peut d'ailleurs arriver, sous d'autres types de couvert végétal, à des rapports C/N plus faibles ; c'est ainsi que sous un couvert de Pteridium aquilinum consécutif à la destruction par le feu d'un maquis sous arbustif sur sol rouge gravillonnaire, on obtient un C/N de 15 qui traduit avec un pH légèrement plus élevé (5,4) un humus plus actif tendant vers les mull oligotrophes. Mais, dès que

le couvert dense de Casuarina deplanchiana s'installe sur des substrats suffisamment meubles en surface pour permettre le développement des racines, l'apport important et constant de matière organique fraîche provoqué par l'exfoliation naturelle des nodules mycorrhiziens entraîne l'accumulation d'un humus brut à C/N très élevé donc du type des Mors inactifs. La mauvaise décomposition dans le sol de cette matière organique est d'ailleurs bien mise en évidence par la différence très faible qui existe entre le C/N de cet humus (de l'ordre de 35) et celui de la matière organique qui lui a donné naissance, le C/N des nodules prélevés sur les racines étant de 38 (en raison de leur forte teneur en azote) contre 70 pour les rameaux chlorophylliens. On est donc en présence d'une matière organique à bonnes potentialités d'humification mais dont l'évolution ne se poursuit pas en raison des conditions édapho-climatiques défavorables à une vie microbiologique intense. Il suffirait probablement d'une influence relativement légère (chaulage et apports de phosphore) pour lui permettre de poursuivre son évolution dans un sens bénéfique, compte tenu du C/N bas des organes végétaux qui lui ont donné naissance. C'est dans cette optique qu'il faut envisager l'influence améliorante des Casuarina, les sols où ils ont crû, déjà caractérisés par une vie plus intense au niveau de la microfaune, n'ayant besoin que d'un apport extérieur minime pour que s'y rétablissent les conditions d'une activité microbienne à peu près normale. Le Casuarina deplanchiana apparaît ainsi comme une plante susceptible de jouer le premier rôle dans une remise en valeur de certains substrats en y précédant d'autres espèces économiquement plus intéressantes, assurant ainsi au sol couverture végétale et protection antiérosive tout en lui fournissant les éléments nécessaires à une évolution ultérieure dans un sens favorable au développement des nouvelles espèces.

2) amélioration de la capacité en eau des sols sous Casuarina.

Elle est consécutive à l'accumulation dans le sol des nodules exfoliés des racines et a pour cause leur structure même. Ils constituent en effet, une fois morts et momifiés dans les conditions décrites, de véritables microéponges susceptibles d'accumuler dans leurs tissus des quantités d'eau que le sol est normalement incapable de retenir. Le tableau I2 donne les résultats de mesures de potentiel capillaire faites sur des échantillons de sols de la



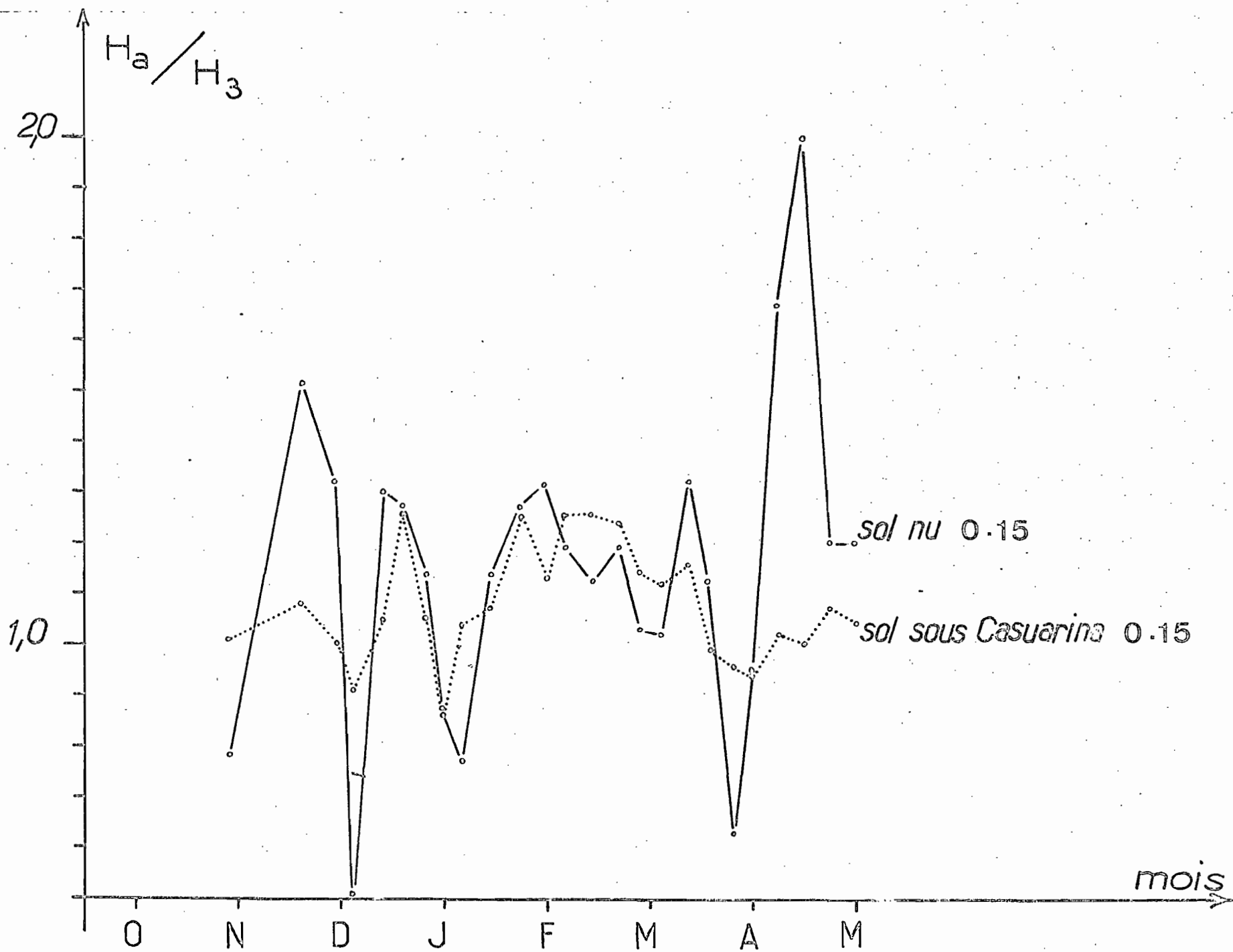
Plaine des Lacs par le laboratoire de Pédologie du Centre ORSTOM de Nounéa. Ces chiffres ont servi à établir les courbes de la planche 19.

TABLEAU 12

Type de sol - Profondeur pf:	2.0	2.5	3.0	3.6	4.2
Sol limono-gravillonnaire nu de végétation					
0 - 1 cm	17.03	14.81	12.05	8.96	8.16
1 - 15 cm	19.73	16.71	14.03	12.86	11.09
15 - 25 cm	28.70	27.83	27.51	21.80	19.83
Sol gravillonnaire humifère sous Casuarina mais sans couche d'accumulation de nodules					
0 - 5 cm	13.17	11.86	11.09	10.63	10.15
5 - 15 cm	8.53	7.93	7.58	6.88	6.87
15 - 25 cm	8.01	7.40	7.30	6.26	6.05
Sol gravillonnaire humifère sous Casuarina avec couche d'accumulation de nodules					
0 - 10 cm	166.24	130.79	71.26	-	60.65
10 - 25 cm	9.00	7.92	7.70	7.04	6.62

Ces chiffres et les courbes de la planche 19 appellent quelques remarques. On constatera tout d'abord, pour les sols sous Casuarina, leur nature fortement gravillonnaire attestée par les faibles pouvoirs de rétention d'eau en profondeur. En revanche le sol nu, d'un type un peu différent, accuse avec la profondeur une augmentation de la fraction fine et des capacités de rétention accrues. On notera de même que, pour les deux derniers sols, c'est la couche d'accumulation de nodules qui est responsable de l'augmentation du pouvoir de rétention par un simple phénomène d'imbibition des microéponges nodulaires. Cette augmentation ne présente toutefois qu'un intérêt limité pour les plantes elles mêmes puisque, entre les pf 3,0 et 4,2 la réserve en eau est à peu près la même quel que soit le sol. Mais si pour la couche de nodules les 60% d'eau correspondant au pf 4,2 ne sont pas utilisables par les végétaux supérieurs, ils le sont encore pour un grand nombre de constituants de la microflore qui trouvent ici les conditions favorables qui font défaut dans les autres sols.

Un autre rôle important joué par le paillason racinaire en période de sécheresse est celui de mulch. La désiccation rapide de la couche superficielle entraîne une rupture de continuité capil-



-laire qui interdit un dessèchement trop accentué des couches sous-jacentes. Cet effet de mulch existe d'ailleurs également dans les sols nus mais demande une épaisseur plus considérable de sol pour jouer pleinement. Ceci explique l'allure des courbes de la planche 20 qui rapportent les variations hebdomadaires comparées du rapport H_2/H_3 pour le sol nu et le sol à nodules sous Casuarina deplanchiana. pour la période Novembre 1967 - Mai 1968. On constatera qu'en sol nu, pour les premiers quinze centimètres de sol, les variations du rapport sont très brutales, celui-ci descendant souvent en dessous de la valeur 0,8 qui, nous l'avons vu, correspond à peu près au point de flétrissement permanent. Sous Casuarina en revanche l'effet de mulch intervient déjà efficacement à ce niveau 0-15 cm et les variations du rapport sont très atténuées, les pertes par évaporation étant plus faibles qu'en sol nu et celles par transpiration peu importantes, compte tenu de l'humidité relative élevée de l'air et des caractères xérophytiques de la végétation, en particulier des Casuarina. On observe ainsi, même par les périodes de sécheresse intense, que sous le paillason racinaire le sol reste frais et c'est dans cette zone que se réfugie alors la microfaune tellurique.

- CONCLUSION -

La colonisation et le reboisement des sols ferrallitiques du sud de la Nouvelle Calédonie nous sont apparus sous la dépendance étroite des phénomènes symbiotiques mycorrhiziens. Il faut en effet remarquer que, compte tenu des facteurs édaphiques prévalants et de l'expérience obtenue en matière de reboisement dans ces sols, la spécificité de l'endophyte apparaît comme très grande aussi bien vis à vis du sol que des plantes qui le colonise ce qui entraîne une absence de mycorrhization chez certaines plantes qui à l'origine étrangères à ces substrats y ont été introduites dans un but économique. Le cas est très net en Nouvelle Calédonie pour deux essences utilisées pour le reboisement des sols ferrallitiques du sud. Il s'agit de l'Araucaria cockii, originaire des récifs coralliens soulevés mais susceptible de croître également sur d'autres sols pourvu que la saturation de leur complexe soit suffisante, et de l'Agathis moorei, originaire, lui, des terrains métamorphiques du nord de l'île. Dans les deux cas les phénomènes généralement observés sont les suivants : pas de mycorrhization active des nouvelles racines formées après la transplantation, destruction et inactivation du symbiote présent et issu du sol de pépinière où a été élevé le plant, sol très différent de celui destiné à le recevoir finalement. On se rend compte ici qu'il y a manque d'adaptation du symbiote originel aux conditions de sol qui lui sont imposées ainsi qu'une impossibilité pour la plante de contracter une association avec les champignons mycorrhizogènes endophytes qui existent dans ces sols. Il en résulte sur le plan pratique que, pour assurer un développement à peu près normal des plants ou au moins, et c'est malheureusement le cas le plus fréquent, leur survie, il est nécessaire d'assurer à intervalles réguliers l'alimentation des plants par d'importants apports phosphatés. En revanche des espèces exotiques comme des Pinus (Pinus caribaea et Pinus elliottii) ou certains Eucalyptus se sont très bien adaptées au milieu après avoir prélevé dans le sol un associé mycorrhizien ectotrophe. Cet exemple montre

bien qu'en matière de reboisement l'erreur est sanctionnée beaucoup plus lourdement quand elle porte sur les mycorrhizes endotrophes que dans le cas des ectotrophes.

Les plantes les plus aptes à recoloniser les substrats dénudés des terrains latéritiques sont ainsi celles dont le taux de mycorrhization est assez élevé pour pouvoir leur assurer un niveau nutritionnel suffisant. C'est le cas, parmi d'autres espèces, du Casuarina deplancheana qui, à la faveur des feux de brousse, a pu envahir depuis le début du siècle des surfaces autrefois couvertes par la forêt climacique à Chêne Gomme qui, très sensible au feu et fortement dégradée par l'exploitation du bois, n'occupe plus que des superficies infimes par rapport à son extension initiale. C'est dans les zones où cette forêt occupait certains sols de cuirasse démantelée que la régénération s'est faite le mieux en un taillis de Casuarina modifiant totalement certains paysages végétaux de la région où on ne trouve plus que des peuplements souvent extensifs du Casuarina, dominés çà et là par les fûts morts et blanchis des Chênes Gommés dont le bois, imputrescible, défit le temps. Mais à côté du Casuarina deplancheana existent d'autres espèces pour lesquelles les associations mycorrhiziennes endotrophes exercent aussi une action importante.

C'est le cas des Podocarpacees et de certaines Araucariacées que l'on retrouve dans cette région fréquemment associées d'ailleurs au Casuarina deplancheana. La symbiose mycorrhizienne permet à toutes ces plantes de coloniser des substrats pauvres, voire même totalement stériles. On les trouve ainsi depuis les plages, plus ou moins submergées, d'alluvions ferrugineuses récentes non évoluées (Podocarpus minor et Dacrydium guillauminii) jusqu'aux cuirasses latéritiques massives (Casuarina deplancheana, Dacrydium araucarioides, certains Araucaria) où les végétaux s'implantent dans les quelques fissures existantes, en passant par les éboulis de cuirasse en bordure des ruisseaux (Podocarpus novae-caledoniae, Casuarina deplancheana, Casuarina leucodon) et les sols ferrallitiques meubles évolués en place ou d'origine colluviale et alluviale (Casuarina deplancheana, Dacrydium araucarioides, Agathis ovata). On peut dire que c'est la présence de toutes ces plantes, et de leurs compagnes, qui donne aux peuplements végétaux du sud de la Nouvelle Calédonie leur physionomie si particulière et si attachante à bien des égards. Parmi toutes ces plantes à nodules

mycorrhiziens les Casuarina semblent cependant avoir une place à part en raison de l'amélioration de certaines qualités physico-chimiques du sol qu'ils entraînent par l'accumulation des nodules exfoliés des racines. Ces améliorations, en dehors de la fixation et de la protection antiérosive du sol (bien mis en évidence par le cas des Casuarina leucodon qui assurent une fixation énergique des alluvions récentes des berges partout où ils sont installés), portant sur une augmentation légère mais importante sur le plan qualitatif de la capacité d'échange, une élévation importante de la capacité de rétention en eau du sol et un enrichissement organique et azoté considérable, permettent l'installation dans les horizons superficielle de toute une population, presque inexistante ailleurs, de microarthropodes, de lombrics et généralement de toute la faune des sols et des litières. La microflore bénéficie aussi considérablement de cet enrichissement et l'établissement de ces niches écologiques doit être mis à l'actif du Casuarina deplancheana. De plus certaines plantes plus exigeantes sont susceptibles de s'installer sous le couvert du Casuarina qui leur assure, dans leur jeune âge, une protection suffisante contre les dangers de ces sols. Cette influence bénéfique pourrait être utilisée sous certaines conditions à définir en relation avec le problème de la mycorrhization elle même, pour la remise en condition de certains substrats rebelles à tout peuplement végétal spontané comme par exemple les déblais miniers dont la fixation pose, en Nouvelle Calédonie, des problèmes chaque jour plus aigus.

BIBLIOGRAPHIE

- BAYLIS G.T.S. - 1959 - Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizas on growth of Griselinia littoralis (Cornaceae).
New Phytol. 58, 274-280.
- BAYLIS G.T.S. - 1967 - Experiments on the ecological significance of phycomycetous mycorrhizas.
New Phytol. 66, 231-243.
- BAYLIS G.T.S., Mc NABB R.F.R. & MORRISON T.H. - 1963 - The mycorrhizal nodules of Podocarps.
Trans.Brit.Mycol.Soc. 46, 378-384.
- BECKING J.H. - 1965 - Nitrogen fixation and mycorrhiza in Podocarpus root nodules.
Plant & Soil 23, 215-226.
- BECKING J.H. - 1966 - Mycorrhizes de Podocarpus. Physiologie et morphologie.
Ann.Inst.Pasteur 111, 295-302.
- BERGENSEN F.J. & COSTIN A.B. - 1964 - Root nodules on Podocarpus lawrencei and their ecological significance.
Austr.J.Biol.Sci. 17, 44-48.
- BOND G. - 1963 - The root nodules of non leguminous Angiosperms. in Symbiotic Associations, Cambridge U.P., pp. 72-91.
- BOSE S.R. - 1947 - Hereditary symbiosis in Casuarina equisetifolia.
Nature (London) 159, 512-514.
- BOULLARD B. - 1957 - La mycotrophie chez les Ptéridophytes. Sa fréquence ses caractères, sa signification.
Le Botaniste 41, 1-185.
- BOULLARD B. - 1968 - Les mycorrhizes.
Masson Edit. Paris, 135 pp.
- BUTLER E.J. - The occurrence and systematic position of the vesicular arbuscular type of mycorrhizal fungi.
Trans.Brit.Mycol.Soc. 22, 274-301.
- DAFT M.J. & NICOLSON T.H. - 1966 - Effect of Endogone mycorrhiza on plant growth.
New Phytol. 65, 343-350.
- DOMMERGUES Y. - 1963 - Evaluation du taux de fixation de l'azote dans un sol dunaire reboisé en Filaois.
Agrochimica 7, 335-340.

DOMMERS Y. - 1966 - La fixation symbiotique de l'azote chez les Casuarina.

Ann.Inst.Pasteur 111, 247-258.

GELT'SER P.Yu - 1965 - The significance of symbiotic microorganisms (endophytes) for the productivity of plants.

in Plant Microbes Relationship. -Proc.Symp.Prague 1963; 291-295.

GERDEMANN J.W. - 1955 - Relation of a large soil borne spore to phyco-mycetous mycorrhizal infection.

Mycologia 47, 619-632.

GERDEMANN J.W. - 1961 - A species of Endogone from corn causing vesicular arbuscular mycorrhiza.

Mycologia 53, 254-261.

GERDEMANN J.W. - 1964 - The effect of mycorrhiza on the growth of maize.

Mycologia 56, 342-349.

GERDEMANN J.W. & NICOLSON T.H. - 1963 - Spores of mycorrhizal Endogone sp. extracted from soil by wet sieving and decanting.

Trans.Brit.Mycol.Soc. 46, 235-244.

GIOVANELLI J. - 1953 - Le climat de la Nouvelle Calédonie.

Service de la Météorologie Nouméa.

GIRARD G. & BRAQUAVEL R. - 1961 - Plaine des Lacs, note hydrologique sommaire.

ORSTOM Nouméa, 30 p.

HAWKER Lilian E. - 1962 - Studies on vesicular arbuscular endophytes - V - A review of the evidence relating to identity of the causal fungi.

Trans.Brit.Mycol.Soc. 45, 190-199.

HOLEVAS C.D. - 1966 - The effect of a vesicular arbuscular mycorrhiza on the uptake of soil phosphorus by strawberry (Fragaria sp. var. Cambridge Favourite).

J.hort.Sci. 41, 57-64.

JANSE J.M. - 1897 - Les endophytes radicaux de quelques plantes java-naises.

Ann.Jard.Bot.Buitenzorg 14, 53-201.

JEFFREY D.W. - 1964 - The formation of polyphosphates in Banksia ornata, an Australian heath plant.

Austr.J.Biol.Sci. 17, 845.

- KESSLER K.J. - 1966 - Growth and development of mycorrhizas of sugar maple (Acer saccharum Marsh).
Can.J.Botany 44, 1413-1425.
- MADGWICK H.A.I. - 1963 - Nutrition research ; some problems of the total tree approach.
Proc.Soil Sci.Soc.Am. 27, 598-600.
- MIEHE H. - 1918 - Anatomische Untersuchungen der Pilzsymbiose bei Casuarina equisetifolia nebst einigen Berarkungen über des Mykorrhizenproblem.
Flora, N.F. II.12, 431.
- MORRISON T.M. - 1962 - Absorption of phosphorus from soil by mycorrhizal plants.
New Phytol. 61, 10-20.
- MORRISON T.A. & ENGLISH D.A. - 1967 - The significance of mycorrhizal nodules of Agathis australis.
New Phytol. 66, 245-250.
- MOSSE Barbara - 1959 - Observations on the extramatrical mycelium of a vesicular arbuscular endophyte.
Trans.Brit.Mycol.Soc. 42, 439-448.
- MOWRY H. - 1933 - Symbiotic nitrogen fixation in the genus Casuarina.
Soil Science 36, 409-425.
- NICOLSON T.H. & GERDEMANN J.W. - 1968 - Mycorrhizal Endogone species.
Mycologia 60, 313-325.
- NOBBE F. & HILTNER L. - 1899 - Die endotrophe Mycorrhiza von Podocarpus und ihre physiologische Bedeutung.
Landwirtsch.Vers.Sta. 51, 241-245.
- OHMS R.E. - 1957 - A flotation method for collecting spores of a phycomycetous mycorrhizal parasite from soil.
Phytopathology 47, 751-752.
- PADEN J.W. - 1967 - A centrifugation technique for separating ascospores from soil.
Mycopath.Mycol.appl. 33, 382-384.
- PEYRONEL B. - 1923 - Fructification de l'endophyte à arbuscules et à vésicules des mycorrhizes endotrophes.
Bull.Soc.Mycol.Fr. 39, 119-126.
- PEYRONEL B. - 1957 - Le Endogone quali produttori di micorrize endotrofiche nelle fanerogame alpestri.
Nuovo Gior.Bot.Ital. 44, 584-586.

POISSON J. - 1876 - Recherches sur les Casuarina et en particulier sur ceux de la Nouvelle Calédonie.

Nouv.Arch.Mus.(Paris) 10, 59-111.

RICHARDS B.N. & BEVEGE D.I. - 1967 - The productivity and nitrogen economy of artificial ecosystems comprising various combinations of perennial legumes and coniferous tree species.

Austr.J.Botany 15, 467-480.

TERCINIER G. - 1962 - Les sols de la Nouvelle Calédonie.

Cah.ORSTOM, sér.Pédol. n°1, 53 pp, 1 carte.

TRESCASES J.J. - 1968 - Premières observations sur l'altération des péridotites en Nouvelle Calédonie - Pédologie. Géochimie. Géomorphologie.

Roneot. ORSTOM Nouméa, 42 pp, 1 carte.

VIROT R. - 1956 - La végétation canaque.

Mem.Mus.(Paris), Nlle série, sér.Botanique, 7, 1-398.

WILSON P.W. - 1952 - The comparative biochemistry of nitrogen fixation.

Adv.Enzymol. 13, 345-375.

PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES

=====

PLANCHE 1

- A - infection mycorrhizienne forte et ancienne sur un système radicaire. Les nodules sont nombreux et densément groupés.
- B - infection mycorrhizienne plus légère. Les nodules sont plus lâchement répartis sur les racines.
- C - coupe longitudinale d'un nodule montrant les divers tissus et l'envahissement du parenchyme par l'endophyte.
- D - coupe transversale d'une racine portant deux nodules. Le nodule supérieur est ancien et désactivé, l'inférieur plus jeune.

PLANCHE 2

- A - détail d'une coupe longitudinale de nodule montrant la stèle, le parenchyme et la zone externe subérifiée.
- B - détail du raccordement de la stèle du nodule au cylindre central de la racine.
- C - nodule en début d'infection montrant, avec une vésicule, la pénétration spiralée du mycelium dans les cellules du parenchyme.

PLANCHE 3

- A - structure primaire de la racine du Casuarina doplanchiana.
- B - cheminement intercellulaire du mycelium infectant dans la zone subérifiée. Le mycelium a pour origine une vésicule extramatrice.
- C - cette coupe fait suite à la précédente et permet de suivre le mycelium jusqu'à sa pénétration dans la première couche de cellules vivantes du nodule.
- D - coupe de nodule montrant le mycelium endophytique et quatre arbuscules.

PLANCHE 4

- A - mycelium libre de l'endophyte au niveau du rhizoplan d'un jeune Casuarina. Noter les vésicules extramatrice, les ramifications fines du mycelium à allure de rhizoïdes et, dans les tissus de la racine, la présence de vésicules intracellulaires.
- B - fragment de mycelium libre portant une vésicule extramatrice et ayant différencié un appressorium lobé au niveau d'une cellule de passage du subéroïde de la racine.
- C - mycelium libre et appressorium simple au niveau d'une cellule de passage de la racine.
- D - vue du plan profond de la photographie précédente montrant la pénétration en spirale du mycelium dans les tissus.

Ces quatre photographies sont relatives aux infections mycorrhiziennes de la racine primaire du Casuarina doplanchiana.

PLANCHE 5

- A - trois arbuscules formés dans les cellules parenchymatiques d'un nodule.
- B - détail d'un arbuscule montrant les terminaisons renflées des ramifications ultimes ("sporangioles").
- C - mycélium et vésicule dans les cellules parenchymatiques d'un nodule. Noter le volumineux globule lipidique de la vésicule.
- D - détail d'une vésicule intracellulaire.

PLANCHE 6

- A - vésicule et mycélium endophytique.
- B - vésicule en voie de digestion par le *Casuarina*. Une cloison s'est formée à sa base.
- C - coupe dans un nodule montrant un arbuscule en voie avancée de digestion : ptyosome.
- D - coupe dans un nodule âgé montrant l'imprégnation tannique des tissus, la précipitation de tannins dans les lumières cellulaires et la persistance des ptyosomes.

PLANCHE 7

- A - détail d'une vésicule intracellulaire. Noter la traversée des parois cellulaires par le mycélium et l'épaississement interne de la paroi de la vésicule.
- B - vésicule extramatricielle observée au niveau du rhizoplan d'un *Casuarina*.
- C - mycélium libre et vésicule extramatricielle. Noter la prolifération interne du mycélium dans la cavité de la vésicule.
- D - allure générale des hyphes du mycélium libre de l'endophyte.

PLANCHE 8

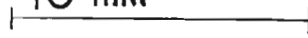
- A - aspect général du peuplement étudié de *Casuarina deplancheana*. on notera la nature ouverte du sous bois, le manque de couverture herbacée du sol. A gauche et au centre deux pieds de *Xerotes banksii*.
- B - vue du même peuplement au niveau du bloc A de prélèvement de sol pour les mesures d'humidité. Sous bois de *Flagellaria*.

1

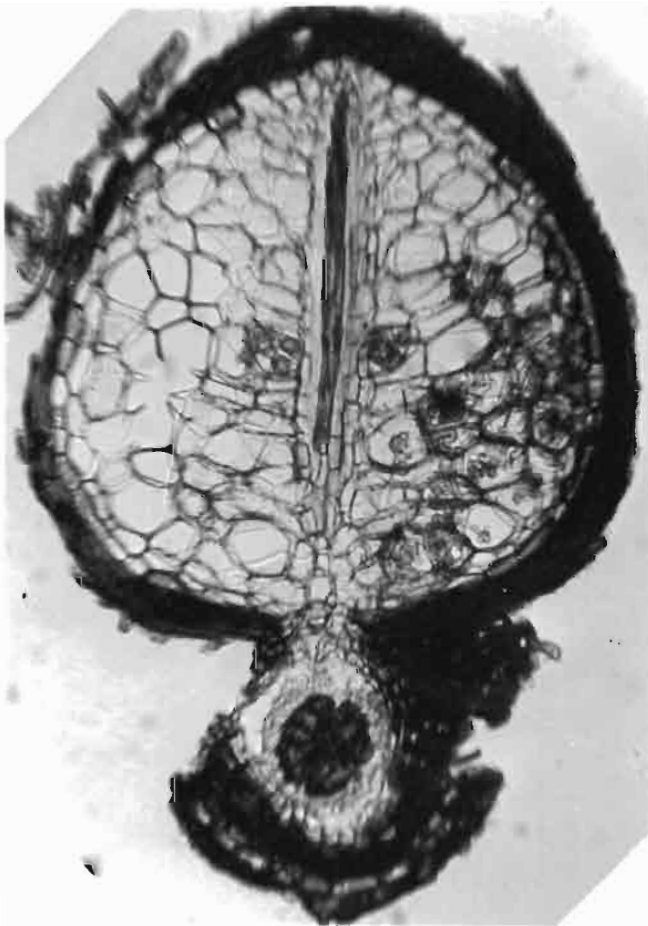


A

10 mm



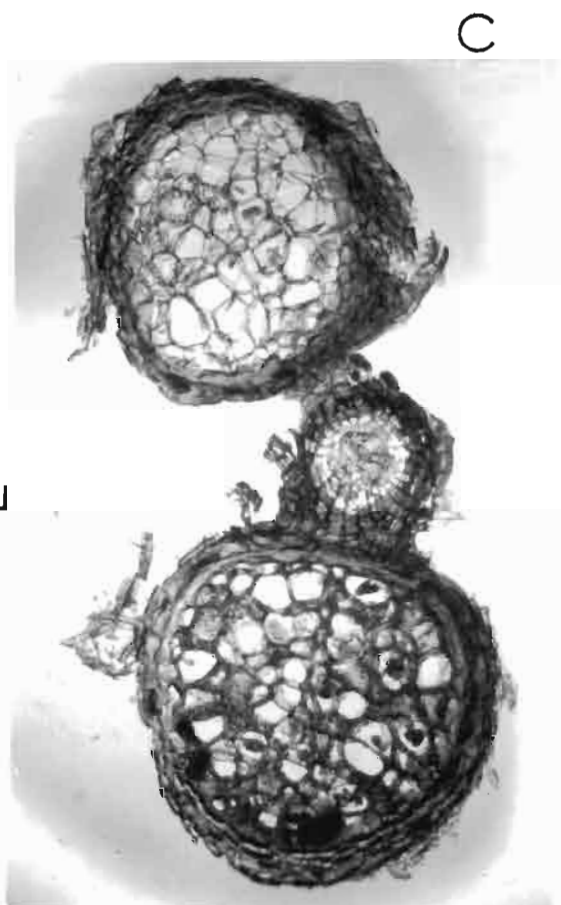
B



D

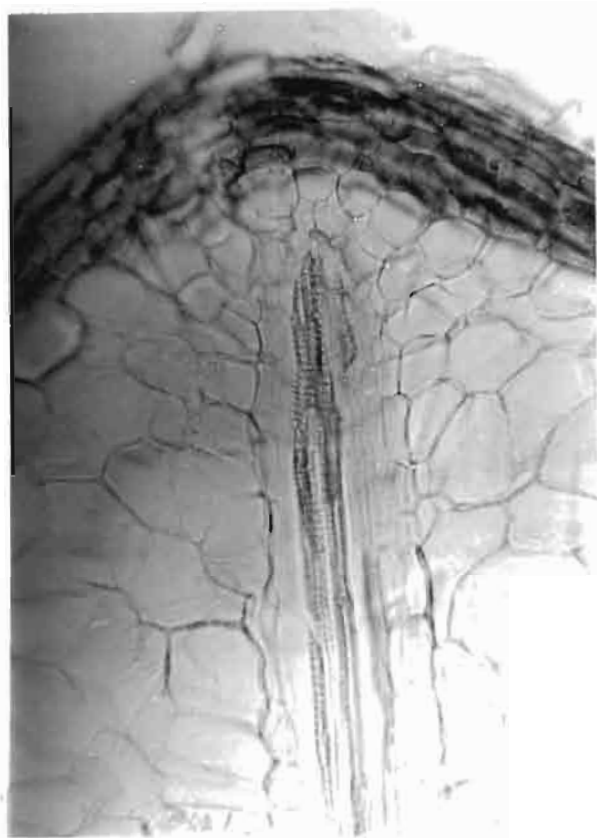
125 μ

500 μ

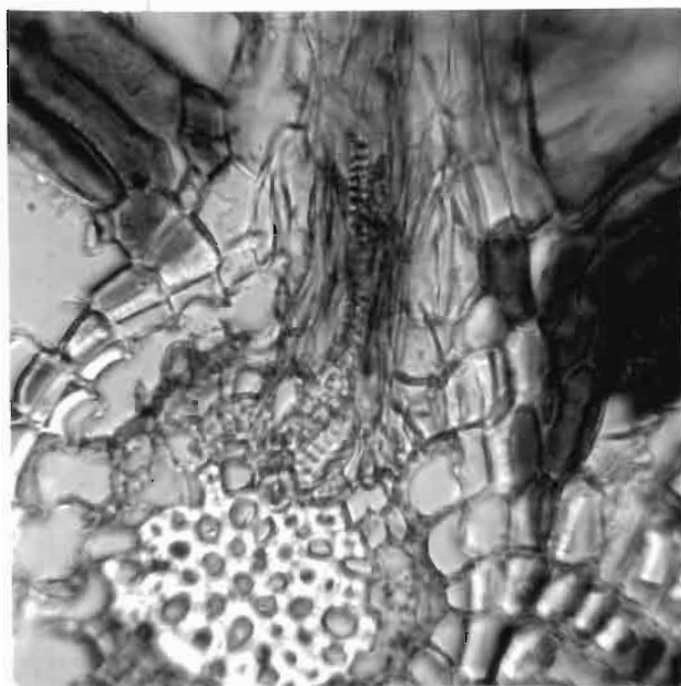


C

2



A



B

50 μ

75 μ

C



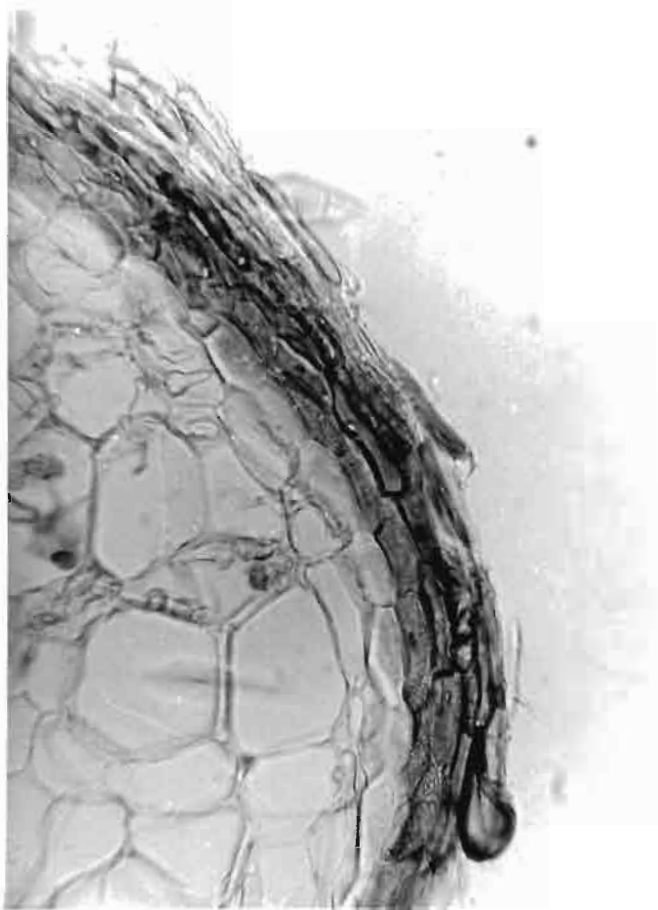
50 μ

3

100μ



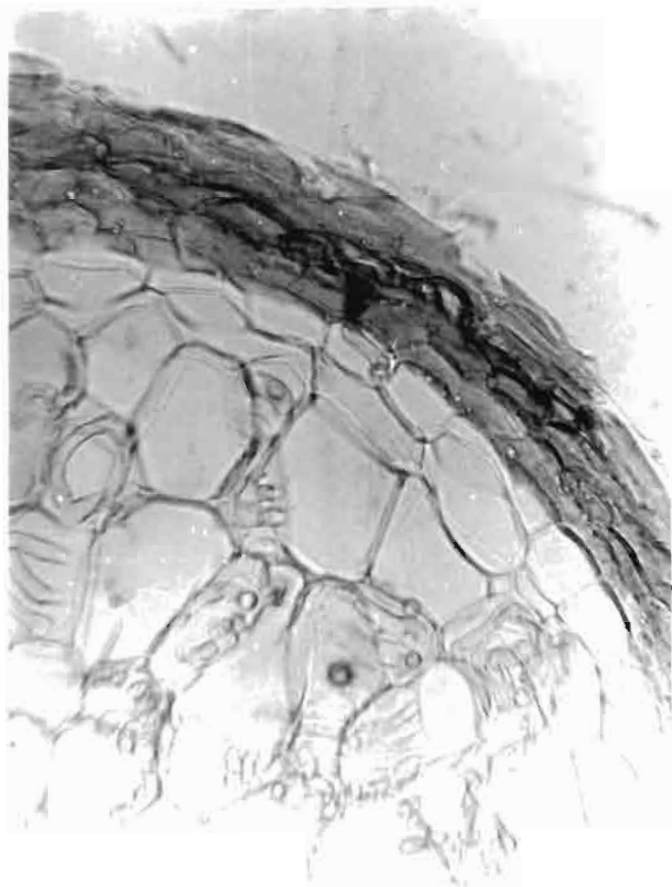
A



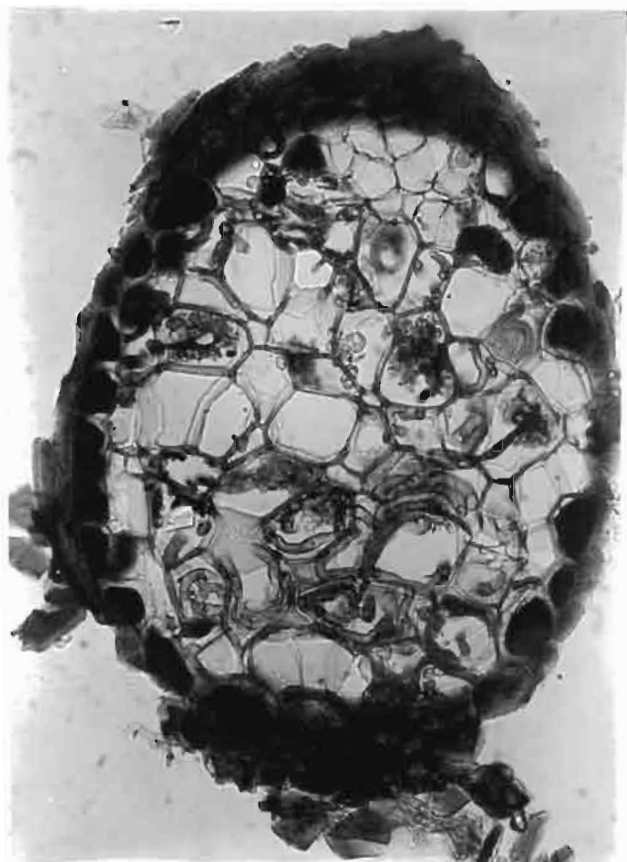
B

50μ

C

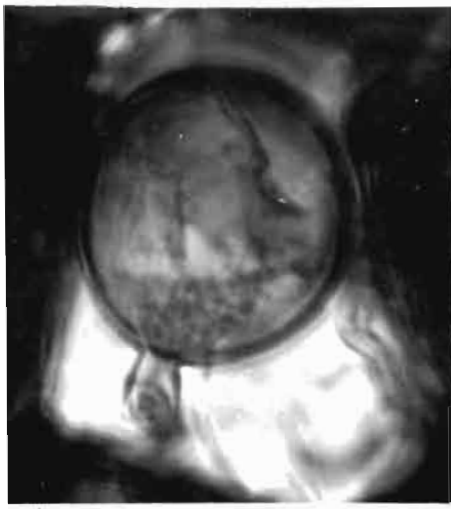


D

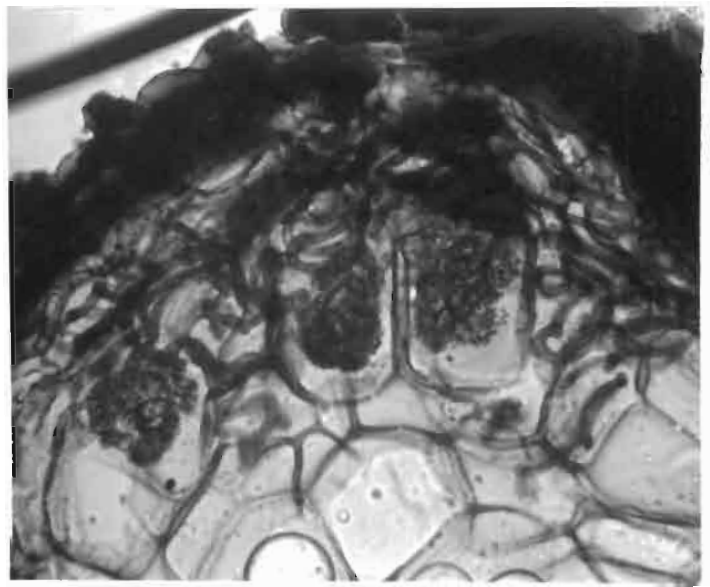


100μ

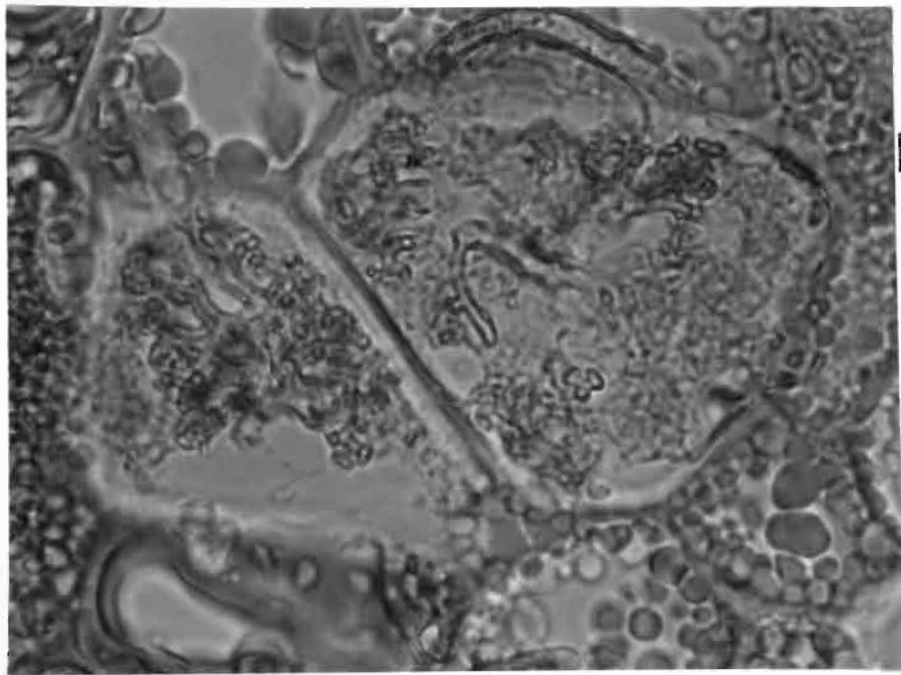
4



20 μ D

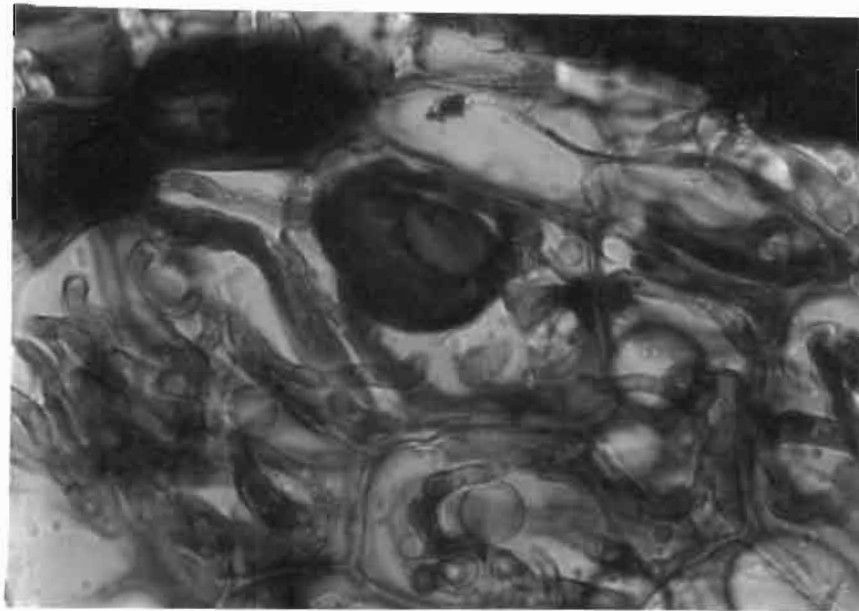


50 μ A



B

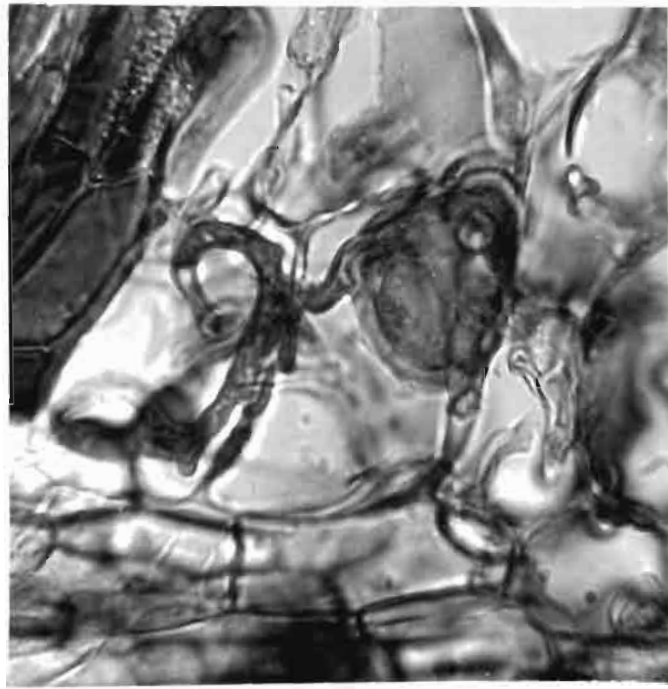
20 μ



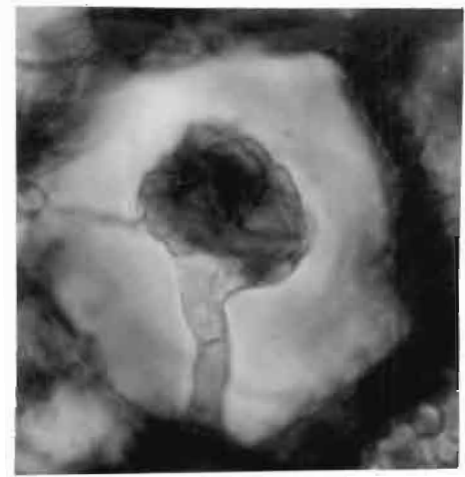
C

30 μ

5

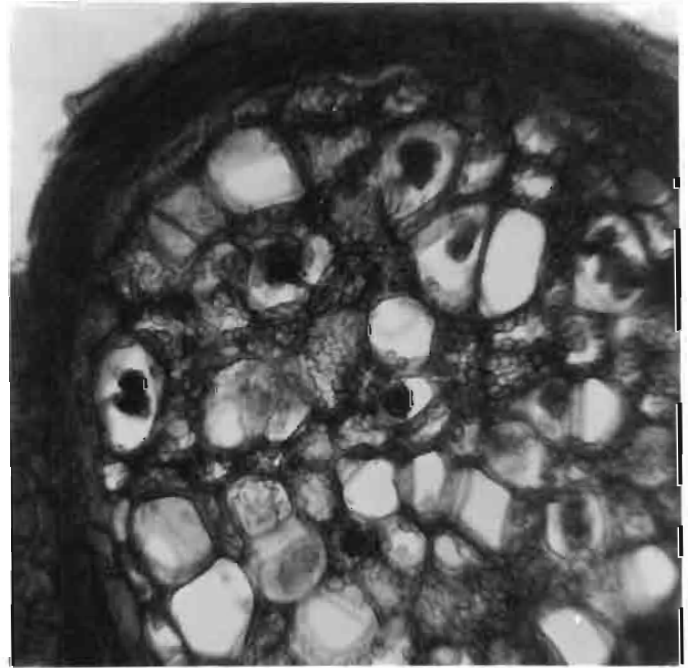


30 μ A



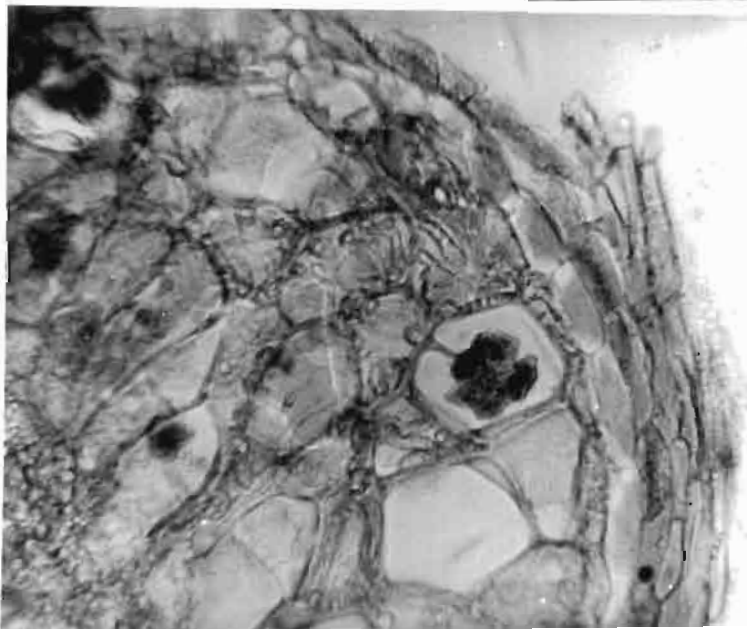
24 μ B

D



120 μ

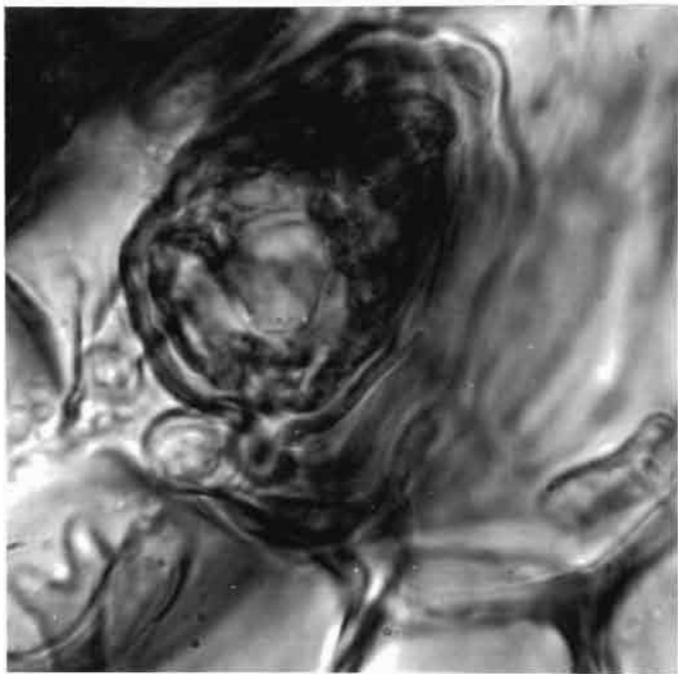
C



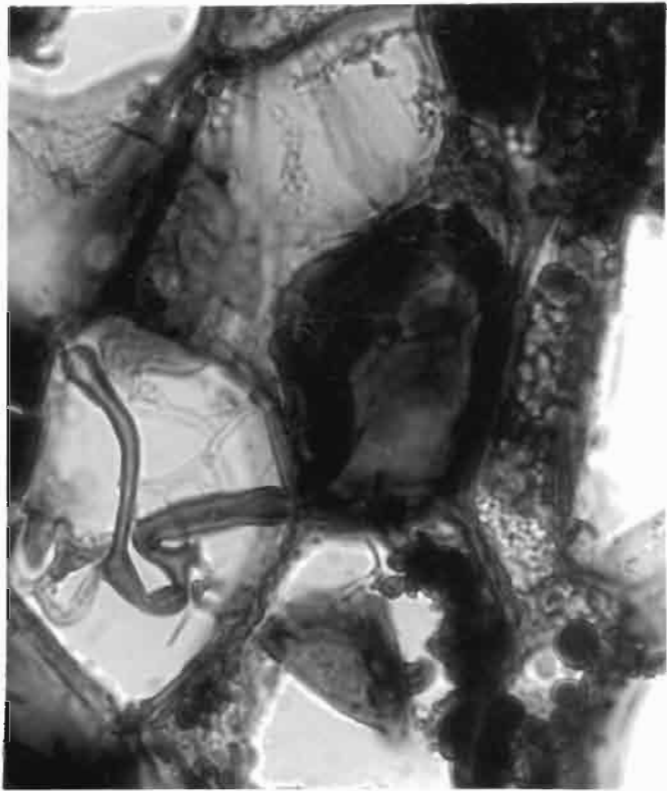
50 μ

6

A



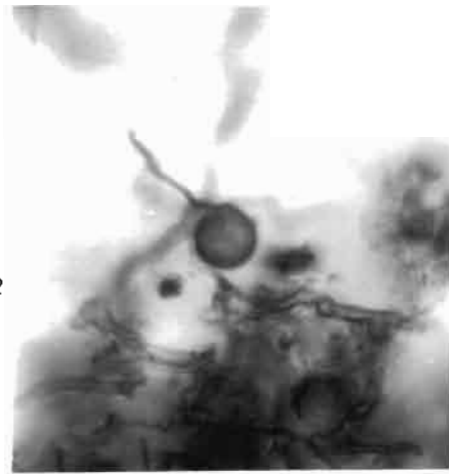
16 μ



20 μ

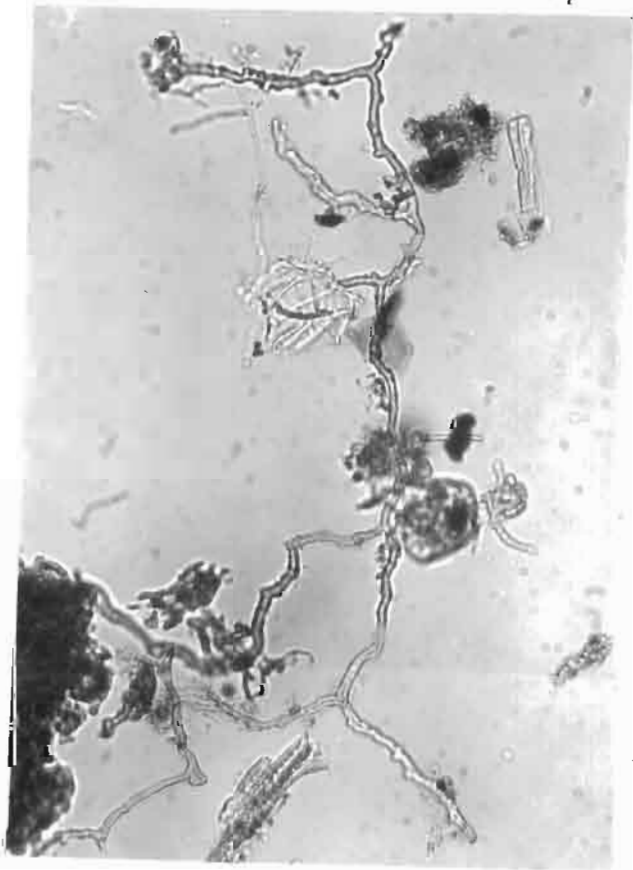
B

C₂



60 μ

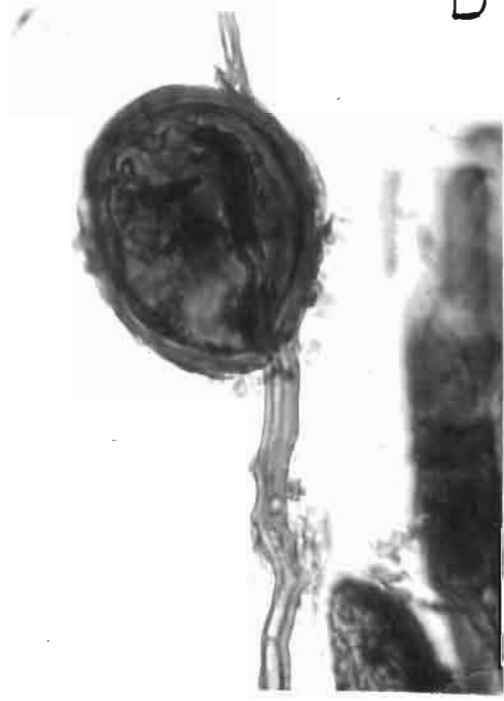
C₁



100 μ

D

20 μ

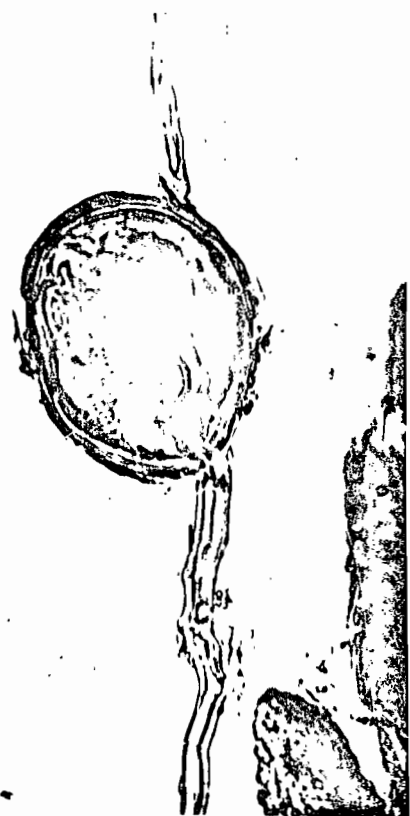


7



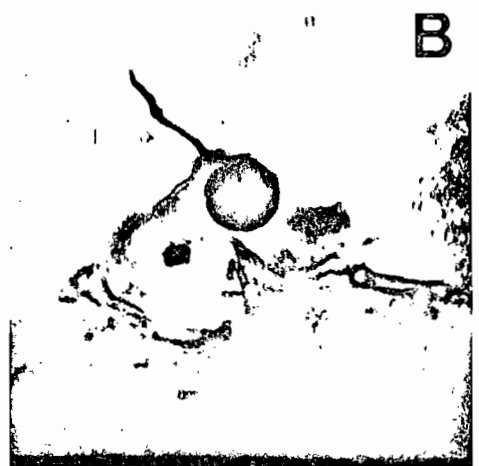
30μ

20μ



C

60μ



B



150μ

D

A



B

