

OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

CENTRE DE NOUMÉA

PHYTOPATHOLOGIE

LES NODULES MYCORRHIZIENS DU CASUARINA DEPLANCHEANA
De NOUVELLE-CALEDONIE

par : B. HUGUENIN
(Maître de Recherches)

OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE - MER

CENTRE DE NOUMEA

LABORATOIRE DE PHYTOPATHOLOGIE

LES NODULES MYCORRHIZIENS DU CASUARINA DEPLANCHEANA DE

NOUVELLE - CALEDONIE

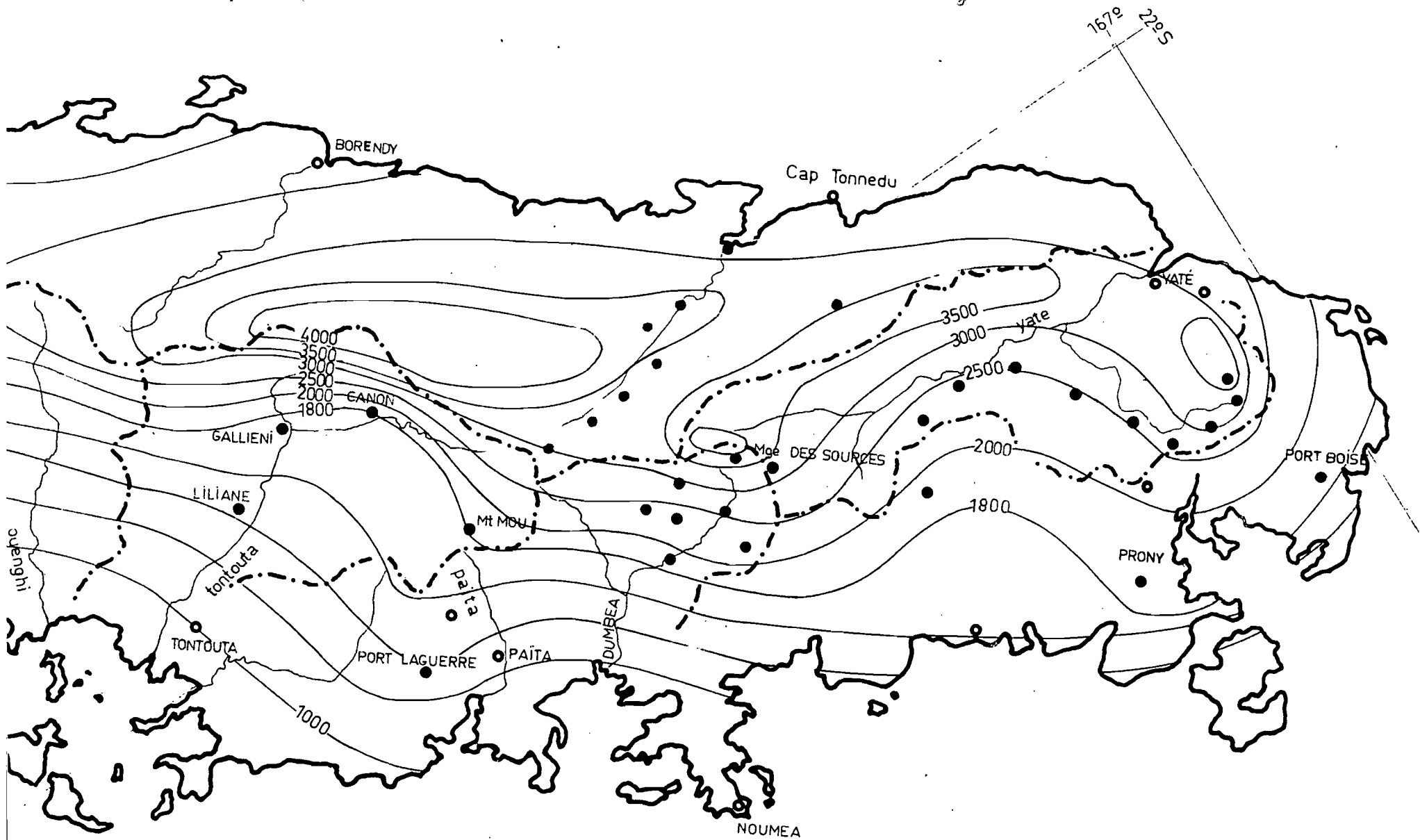
par

B. HUGUENIN .
(Maitre de Recherches)

LES NODULES MYCORRHIZIENS DU CASUARINA DEPLANCHEANA
DE NOUVELLE-CALÉDONIE

Les Casuarina néocalédoniens de la section Gymnostoma du genre, soit les espèces à rameaux quadrangulaires, occupent une place à part du fait de la spécialisation de la plupart des espèces aux sols dérivés des roches ultrabasiques de l'île. C'est en particulier le cas du Casuarina deplanchiana Miq., endémique des sols dits miniers du sud de la Grande Terre. Cette espèce fait partie intégrante de la végétation particulière de cette région, végétation connue sous le nom de maquis minier bien qu'elle englobe de véritables forêts, et on peut l'y rencontrer en peuplements presque purs ou en mélange avec d'autres essences comme le Dacrydium araurarioides (Podocarpacees), l'Agathis ovata (Araucariacees), ou le Chêne Gomme (Spermolepis gummifera - Myrtacees)

On retrouve sur les racines du Casuarina deplanchiana les nodosités à Actinomycètes (Rhizothamnia de Miehé - 1918) caractéristiques du genre mais, en relation probablement avec les facteurs écologiques édaphiques, ces formations restent rares et de production très capricieuse. En revanche, chez d'autres espèces de Casuarina gymnostomées croissant sur des sols non dérivés de péridotites, ces nodosités se forment en grand nombre et sont les seules structures observables normalement. Les racines fines des espèces inféodées aux péridotites et aux sols qui en dérivent, soit les Casuarina deplanchiana, glaucescens, chamaecyparis et leucodon, sont par contre abondamment pourvues d'infections mycorrhiziennes endotrophes se traduisant par l'apparition de petits nodules rappelant ceux que l'on connaît chez les Podocarpacees. Il faut signaler d'autre part que les rhizothamnia n'ont pu être mis en évidence chez deux des espèces mycorrhizées, les Casuarina glaucescens et leucodon. On connaissait



e = 1:400.000

déjà depuis Janse (1897) qui avait été le premier à les signaler, la présence de mycorrhizes endotrophes chez les Casuarina. Mais par la suite l'intérêt s'est plutôt porté vers les nodosités actinomycétiques plus communes et ce n'est qu'épisodiquement qu'on trouve trace dans la littérature des symbiotes fongiques des filaos (Bose - 1947, Dommergues 1966). Encore faut-il souligner que le champignon étudié par Bose n'intervient pas comme véritable agent mycorrhizien mais plutôt comme symbiote systémique des parties aériennes, sa transmission par le péricarpe de la graine ayant même été envisagée. Dommergues fait allusion à un champignon observé dans les cellules corticales des rhizothamnia du Casuarina equisetifolia, où il est associé à l'Actinomycète symbiotique. Il s'agit très probablement dans ce cas d'une infection secondaire par un champignon banal du sol. En revanche les nodules observés en Nouvelle-Calédonie sur le Casuarina deplancheana et les espèces voisines sont exclusivement de nature mycorrhizienne et semblent d'ailleurs, pour autant qu'on puisse en juger, un caractère original des Gymnostoma néo-calédoniens. Mis à part les huit espèces présentes en Nouvelle Calédonie qui constitue le berceau du groupe, on retrouve des Gymnostoma en Australie (deux espèces au Queensland - Casuarina torulosa et C. decaisneana), en Papouasie - Nouvelle Guinée (une espèce Casuarina papuana) et en Indo-Malaisie (une espèce Casuarina sumatrana). Grâce à l'amabilité de notre collègue Miss D. SHAW de Port Moresby, un examen a pu être effectué de racines de Casuarina papuana, examen qui n'a pu mettre en évidence des structures comparables à celles observées en Nouvelle-Calédonie. D'autre part Miss Shaw (Communication personnelle) admet n'en avoir jamais rencontré sur les Casuarina de Papouasie ou sur ceux d'Australie.

La présente note a pour but de faire le point de nos connaissances sur la production et l'évolution de ces nodules, la nature du champignon responsable et leur signification écologique dans la végétation des terrains miniers de Nouvelle-Calédonie.

A. - EXIGENCES EDAPHIQUES ET CLIMATIQUES DU CASUARINA DEPLANCHEANA

Le Casuarina deplanchiana colonise dans le sud néo-calédonien deux types de sol ferrallitique, ceux dérivés du démantèlement en place d'une cuirasse latéritique fossile sur lesquels on le trouve, en peuplements presque purs, parfois associé au Chêne Gomme dans des reliques de l'ancienne couverture forestière, et les ferrallites typiques rouges gravillonnaires évoluées en place à partir des produits d'altération des péridotites, plus ou moins remaniés par les eaux selon les endroits. C'est dans ce dernier type de sol, souvent très profond, qu'il atteint sa plus grande taille, huit à dix mètres avec un port de Pin Parasol, alors que sur les dômes cuirassés les peuplements ne dépassent pas trois ou quatre mètres de haut.

Les sols dérivés en Nouvelle-Calédonie des roches ultrabasi-ques, qu'ils soient cuirassés ou simplement gravillonnaires en surface, ont des caractéristiques physico-chimiques communes. Leur texture qui peut être en surface limono-argileuse gravillonnaire à totalement indurée, devient très généralement argilo-limoneuse puis limoneuse en profondeur. Ils sont d'autre part fortement minéralisés, très lessivés en tous éléments minéraux utiles et présentent des teneurs élevées en certains oligo-éléments en particulier Nickel, Chrome et Cobalt. Tous ces caractères autorisent d'assigner un déterminisme édaphique à la flore qu'ils portent et expliquent l'absence de ces sols des plantes allochtones pantropicales présentes par ailleurs en Nouvelle-Calédonie. Dans le tableau I sont donnés quelques résultats analytiques concernant un sol ferrallitique typique induré à cuirasse démantelée sur péridotites (Analyses faites par le laboratoire de Pédologie du Centre ORSTOM de Nouméa). Ces chiffres donnent quelques indications sur les caractéristiques de ces sols. Il convient de remarquer que, selon les endroits et la nature du couvert, certains d'entre eux sont susceptibles de variations assez fortes, surtout les teneurs en matière organique qui sont sous la dépendance du couvert végétal. Les chiffres des éléments minéraux sont en revanche plus stables et ne varient que peu d'un profil à un autre, tout en restant très bas.

TABLEAU - I -

Lieu de prélèvement : Petite colline surbaissée en bordure de la Plaine des Lacs. Cuirasse en cours de désagrégation sous maquis à <u>Casuarina deplancheana</u> . Pente douce.				
n° de référence : PC	10	11	12	13
Profondeur cm	3-15	30-40	50-100	100-120
Terre fine %	22,9	89,7	73,6	100
<u>ANALYSE PHYSIQUE</u>				
Argile (non dispersée) %	0,62	0,25	0,25	1,36
" (avec dispersion) %	5,18	28,5	18,6	21,6
Limon (avec dispersion) %	3,57	18,5	11,3	17,0
Argile + Limon (sans dispersion) %	1,11	4,50	1,80	7,89
Sable fin (sans dispersion) %	7,40	33,0	19,15	25,9
(avec dispersion) %	10,5	17,1	22,5	28,5
Sable gros (sans dispersion) %	89,0	70,3	76,9	63,5
(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	35,0
<u>ANALYSE CHIMIQUE</u>				
Carbone organique p. 1000	25,0	7,05	3,28	3,52
Azote total p. 1000	0,99	0,18	0,07	0,07
C/N	25,3	38,2	47	50
pH (eau)	4,1	4,8	5,4	5,3
K ₂ O meq. p. 100 g	0,102	0,074	0,01	0,00
CaO meq. p. 100 g	0,16	0,025	0,05	0,025
MgO meq. p. 100 g	0,79	0,00	0,00	0,00
Valeurs S meq. p. 100 g	1,05	0,10	0,06	0,03
Capacité d'échange T meq. p. 100 g	8,8	0,20	0,70	0,20
Coefficient saturation V %	11,9	-	-	-
P ₂ O ₅ Truog ppm	13	3	3	0
P ₂ O ₅ réserve p. 1000	0,18	0,12	0,17	0,13
K ₂ O réserve p. 1000	0,14	0,065	0,025	0,020
Fe ₂ O ₃ libre %	11,6	23,9	21,0	31,7
Fe ₂ O ₃ %	70,7	71,3	74,1	72,1
NiO	0,34	0,56	0,41	0,63
Cr ₂ O ₃	3,68	3,07	2,29	2,16

Du point de vue climatique, malgré l'aspect paradoxalement xérophytique de la végétation, les plateaux du sud de la Nouvelle Calédonie et les massifs qui les entourent, régions où on peut trouver le Casuarina deplancheana entre 0 et 1200 mètres d'altitude, sont caractérisés par des précipitations abondantes, supérieures à 1800 mm par an, mais pouvant atteindre et même dépasser 4000 mm (Carte I). A une altitude de 250 mètres (plateau de la Plaine des Lacs) la température moyenne annuelle est de l'ordre de 20° avec des maxima et des minima moyens de 23°1 et 16°4 (enregistrements de l'année 1967). L'humidité atmosphérique est toujours très forte, la moyenne annuelle dépassant 80 %, et l'évaporation, mesurée dans la Plaine des Lacs sur bac Colorado, atteint 1100 mm par an (pour une pluviométrie de 2800 mm) avec des valeurs journalières allant, selon la saison, de 1,5 à 4,6 mm d'eau (Girard & Braquavel - 1961)

B. - LES NODULES MYCORRHIZIENS DU CASUARINA DEPLANCHEANA.

S'ils peuvent varier d'aspect extérieur les nodules mycorrhiziens des Casuarina de Nouvelle-Calédonie ont la même structure d'une espèce à l'autre et les images microscopiques des symbiotes sont identiques. Il ne sera donc fait généralement mention par la suite que des nodules du Casuarina deplancheana, ceux des autres espèces déjà mentionnées n'en différant pratiquement pas. Pour éviter des risques de confusion avec les formations symbiotiques à Actinomycètes, on emploiera pour ces dernières soit le terme de nodosités soit celui de Rhizothamnia, l'appellation de nodule étant réservée aux formations d'origine purement mycorrhizienne.

I. - Morphologie et structure des nodules radiculaires.

Ces nodules (planche I, fig. A et C) se présentent sur les racines fines comme de petites protubérances sphériques à pyriformes, de dimensions 400 - 600 x 270 - 460 u et en nombre variable selon l'âge de la racine. On en compte généralement de 0 à 20 par centimètre sur

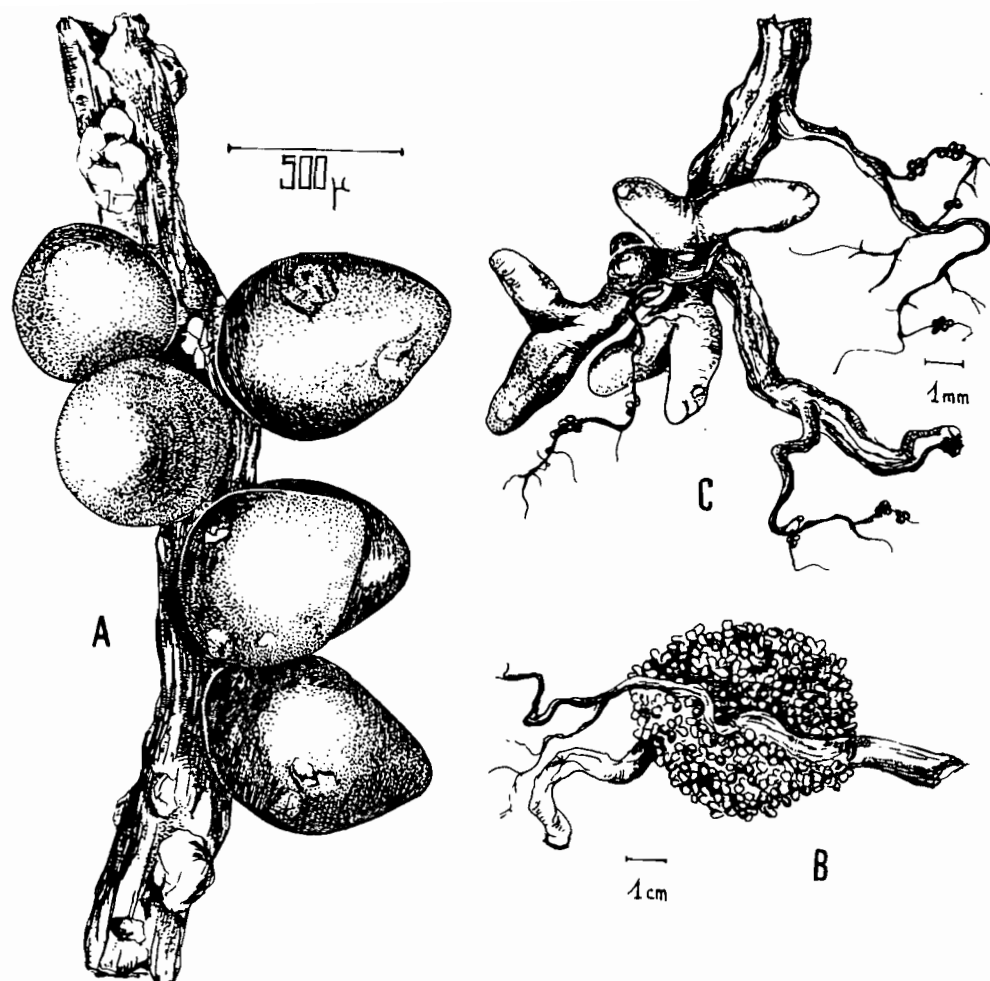


PLANCHE I -

- 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.

une radicelle en voie de croissance mais par la suite ce nombre peut atteindre, pour des racines n'ayant encore que 300 u de diamètre, 120 nodules au centimètre. Ce chiffre semble d'ailleurs être un maximum car à ce stade les nodules occupent toute la surface 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 nodules représente une part considérable du système racinaire de l'arbre, soit pour des racines de diamètre inférieur au millimètre 48 % du poids total de la racine, Cette masse importante finit par se détacher de la racine 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, du fait de la faible activité biologique de ces sols, conserve très longtemps sa structure et l'influence de cet apport sur certaines caractéristiques du sol, en particulier sa capacité de rétention pour l'eau, est fondamentale dans le rôle écologique que jouent les peuplements de Casuarina.

La structure des nodules, telle qu'on peut l'observer en coupe longitudinale ou transversale est la suivante (planche II, fig. A, B et C) : de l'extérieur vers l'intérieur vient d'abord une zone de cellules 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 u. Protégé par ce cortex vient ensuite un parenchyme constitué par trois ou quatre couches de grandes cellules isodiamétriques, manifestement hypertrophiques, atteignant en moyenne 50 u de diamètre. La première assise externe présente fréquemment sur sa paroi proximale des dépôts cellulotiques. 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. Au niveau du cylindre central les cellules différencient un endoderme dont les parois radiales ne manifestent aucune trace (ou des traces infimes) de subérisation.

Le cylindre central court sur toute la longueur du nodule, seules une ou deux couches de petites cellules le séparant à son extrémité du cortex nodulaire. Il comprend une assise péricyclique formée de cellules allongées, alternant avec l'endoderme, quelques cellules parenchymatiques et deux faisceaux de protoxylème alternant avec deux faisceaux libériens tout aussi rudimentaires (Planche II, fig. C.). A cet égard les nodules diffèrent sensiblement des racines normales qui présentent chez le Casuarina deplancheana une structure primaire triarche constante. L'ensemble du nodule est rattaché à la racine par la jonction des trois tissus avec les formations secondaires correspondantes et l'articulation des vaisseaux ligneux au niveau d'un pôle de protoxylème.

2. - Formation et évolution des nodules.

Ils apparaissent sur la jeune racine en face des trois pôles ligneux primaires et s'alignent selon trois génératrices. Par la suite, avec le développement des structures secondaires, il est difficile de juger si leur production intervient toujours selon les mêmes génératrices, la persistance des vieux nodules entraînant aussi une incertitude quant à la localisation exacte des nouveaux formés. Toutefois le fait que, sur une coupe transversale, on n'ait jamais plus de trois nodules coupés selon le même plan semble autoriser à admettre leur formation en face des pôles ligneux comme constante, celle-ci s'arrêtant cependant assez précocement dès que la racine a atteint un stade avancé de secondarisation.

Comme les racines latérales, les nodules prennent naissance au niveau d'un méristème péricyclique et les premiers stades de leur développement sont identiques à ceux d'une radicule. Mais la croissance s'arrête généralement dès l'émergence, les cellules parenchymatiques s'hypertrophient donnant au nodule sa forme arrondie et on n'y trouve aucune annexes habituelles de la racine : coiffe, poils absorbants et

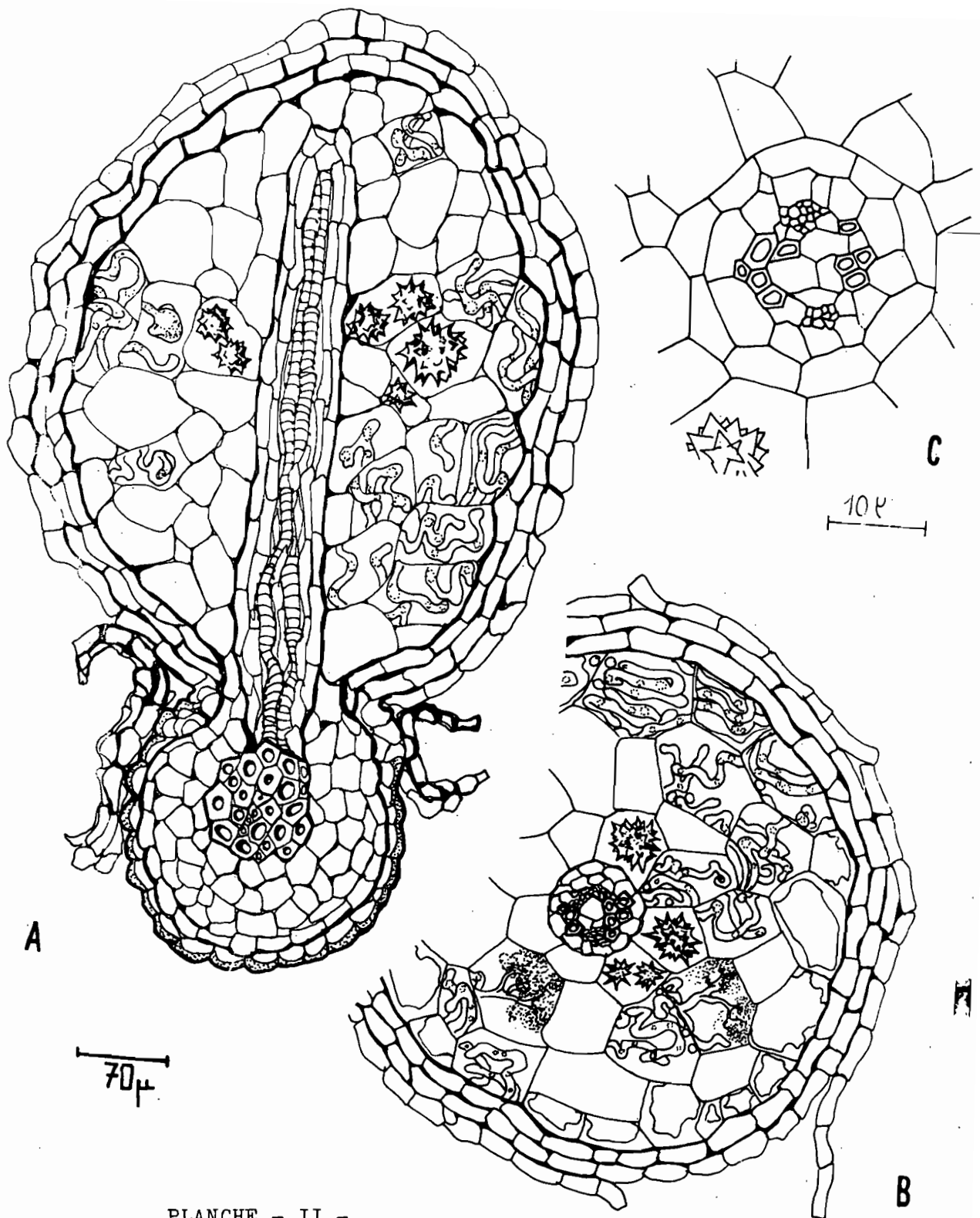


PLANCHE - II -

- A - Coupe longitudinale d'un nodule mycorrhizien de Casuarina deplancheana.
- 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.

méristème apical, alors qu'elles sont présentes chez les racines déformées par l'Actinomycètes symbiotique, agent de formation des rhizothamnia, au même titre que chez les racines normales. C'est également la différence fondamentale qui sépare ces nodules de ceux formés sous une même influence chez les Podocarpacées. Le tableau II regroupe les divers caractères des trois types de formation ; il en ressort que la différence la plus importante, puisqu'elle conditionne la vie même du symbiote, est l'absence chez les Casuarina de fonctionnement méristématique du nodule. Ceux-ci apparaissent ainsi comme des structures évoluées différemment de ceux des Podocarpacées qui ont gardé trace de leur fonction normale de racine par la présence des poils absorbants et un fonctionnement méristématique. Cette différence s'accuse encore

TABLÉAU II : Caractères différentiels des structures nodulaires des Podocarpacées et du Casuarina deplancheana.

CARACTÈRES	PODOCARPACÉES	CASUARINA DEPLANCHEDANA	
Structure primaire de la racine	diarche	Triarche	
		Rhizothamnia	Nodules fongiques
Stèle du nodule	diarche	triarche	diarche
Poils absorbants	présents	présents	absents
Méristème	présent (périocyclique)	présent (terminal)	absent
Durée de vie	Pérennes par renouvellement du parenchyme du cortex	Pérennes par croissance et ramification	Durée de vie limitée à une saison végétative
Nature du symbiote	Phycomycétoïde	Actinomycète	Phycomycétoïde

si on considère que, en culture stérile, les Podocarpacees 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 deplanchiana, les jeunes plantules élevées stérilement ne forment pas de nodules, leur apparition étant ainsi sous la dépendance du stimulus symbiotique comme en témoigne la présence constante de l'endophyte dans les tissus du nodule, dès son plus jeune âge, alors que chez les Podocarpacees les nodules indemnes de toute trace d'infection sont relativement fréquents. Il faut enfin remarquer que, chez les Podocarpacees, la formation de nodules est indépendante du substrat puisqu'on peut les observer chez des plantes croissant sur tous les types de sols, alors que chez les Casuarina on ne les observe et ils n'atteignent leur plein développement que chez les espèces inféodées aux sols ferrallitiques dérivés des péridotites.

L'évolution des nodules après leur formation diffère également profondément entre les Podocarpacees et le Casuarina deplanchiana. Chez ce dernier, en effet, la période d'activité des nodules, correspondant à celle de chaque unité symbiotique, apparaît comme brève et limitée à une saison végétative, deux au plus. Cette perte d'activité se manifeste très rapidement par une accumulation de tannins dans les cellules parenchymatiques, celles de l'endoderme et, en tout dernier lieu, celles du cylindre central. Ces tannins se déposent sur les parois cellulaires et précipitent dans les lumières sous forme de globules brun rouge fréquemment vacuolisés. On assiste alors, après la mort des cellules, à une véritable momification des tissus sous l'influence des dépôts tanniques : le parenchyme, jusqu'alors blanc et turgescant, devient brun foncé et sec bien que les tissus aient parfaitement conservé leur structure aisément reconnaissable en coupe microscopique. A ce stade il est

également difficile de mettre en évidence le symbiote qui a été soit digéré (il apparaît alors sous forme de masses amorphes imprégnées de tannins), soit recouvert de dépôts cellulósiques eux-mêmes imprégnés de tannins (c'est le plus souvent le cas du mycélium). Ces deux caractères, dépôts tanniques et enkystement cellulósique, sont deux traits classiques de réaction des tissus végétaux à un envahissement fongique parasitaire. Tout se passe donc comme si, après un certain temps, la plante cherchait à se débarrasser de son symbiote comme s'il s'agissait d'un vulgaire parasite, ce qui met parfaitement en évidence l'équilibre précaire de la symbiose. A cet égard l'association mycorrhizienne endotrophe du *Casuarina deplancheana* apparaît comme moins évoluée que la symbiose actinomycétique où les réactions de défense de la plante sont limitées à la digestion du symbiote, celui-ci trouvant toujours de nouveaux tissus à envahir au fur et à mesure de la croissance de la nodosité.

Une conséquence importante de ce mode d'évolution des nodules 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. On voit que la différence est importante avec ce qui se passe chez d'autres plantes, les Podocarpacees en particulier, où l'infection est susceptible de se communiquer de tissu à tissu sans obligation de repasser par une phase de vie libre de l'endophyte. Mais le fait que les jeunes *Casuarina* puissent s'implanter et prospérer sur des terrains nus, moyennant certaines conditions physiques du sol (soit une capacité de rétention en eau suffisante pour assurer l'alimentation de la jeune plante, soit présence de blocs de cuirasse sous lesquels les racines peuvent s'abriter d'une dessiccation trop rapide), indique que le symbiote existe normalement dans le sol avec un niveau infectieux suffisant mais il pourrait ne pas en être ainsi dans le cas d'une utilisation du *Casuarina deplancheana* pour le reboisement de certains substrats comme les déblais miniers.

Après la mort apparente des nodules on peut cependant parfois mettre en évidence des éléments du symbiote vivants. Il s'agit essentiellement de vésicules qui ont probablement un rôle à jouer dans une propagation ultérieure du champignon après la désintégration du nodule. Mais cette dernière n'intervient pas immédiatement, l'évolution de la matière organique dans ces sols étant très lente du fait d'une activité biologique relativement peu intense. Le nodule reste ainsi fixé à la racine mère très longtemps après son inactivation et il est possible qu'il joue alors un rôle de premier plan dans l'alimentation en eau de la plante, tenant lieu d'organe de réserve. Même après s'être détachés des racines les nodules momifiés, par leur structure alvéolaire, leur extraordinaire accumulation dans les horizons superficiels du sol (on arrive à des teneurs en matière organique supérieure à 20 %) où se constitue, à partir des racines, un véritable paillason, autant de facteurs favorables à la constitution d'une éponge organique dont l'influence est considérable dans des sols très perméables et à capacité de rétention pour l'eau assez basse. Les mesures faites à pf 3 donnent des chiffres allant de 7 % d'eau pour un sol nu gravillonnaire à 196 % pour le même type de sol mais enrichi en nodules sous couvert de Casuarina. Tous les intermédiaires sont d'ailleurs observables selon les proportions relatives de nodules et du sol initial. Cette amélioration notable si elle donne à l'arbre en dépit de son système racinaire superficiel, la possibilité d'assurer son approvisionnement hydrique sans avoir à pénétrer dans la tranche de sol où les remontées de la nappe entraînent par réduction, la mise en solution des éléments toxiques du sol, 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, dominent.

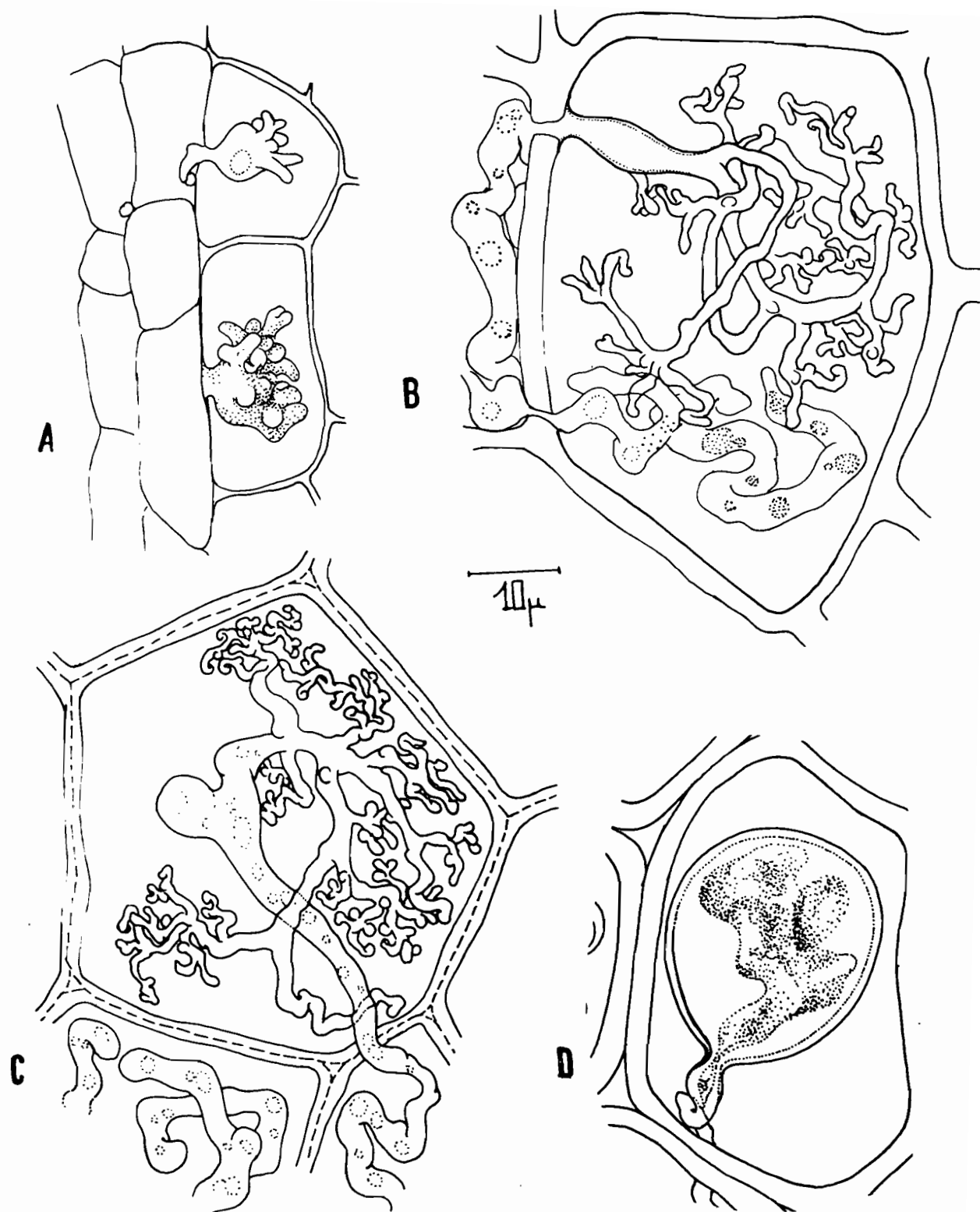


PLANCHE III -

- 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.

C. - LE CHAMPIGNON SYMBIOTIQUE DU CASUARINA DEPLANCHEANA

La localisation topographique du symbiote dans les tissus du nodule a déjà été mentionnée. Mais on peut également suivre sa trace jusque dans la rhizosphère où le champignon est susceptible de mener une phase de vie libre.

I. - Le symbiote dans le nodule.

La pénétration du mycélium dans le nodule semble pouvoir se faire en un point quelconque de la surface et ce, à tout moment de la vie active du nodule. Elle s'effectue par cheminement intercellulaire des hyphes dans l'assise subérifiée corticale. Le mycelium est alors fréquemment en relation avec des vésicules extramatriciellles qu'il est possible d'observer à l'extérieur du nodule. Il semble cependant que la base du nodule apparaisse comme un lieu privilégié de pénétration, l'accumulation en cet endroit des produits d'exfoliation de la racine pouvant amener la constitution d'une microniche écologique favorable à la vie libre du symbiote.

L'infection proprement dite intervient lorsque le mycelium pénètre dans la première cellule parenchymatique rencontrée. Cette pénétration ne présente généralement rien de particulier mais se fait parfois selon une modalité plus particulière. Dans ce cas il y a inoculation dans la lumière cellulaire de la ~~masse~~ cytoplasmique du champignon sous forme d'un globule sur lequel se forment bientôt des diverticules qui donneront naissance aux filaments mycéliens dont la progression, à partir de là, ne se fait plus que par voie intracellulaire (Planche III, fig. A). Ce mode de pénétration s'oppose à celui, plus courant, où le passage de la voie intercellulaire à la voie intracellulaire se fait simplement par pénétration d'une hyphe dans la lumière cellulaire. Il est possible que ces deux modes d'infection soient liés à deux espèces différentes susceptibles de contracter une association mycorrhizienne avec le Casuarina, espèce indistinguables par tous leurs autres caractères. Dans tous les cas le mycelium est constitué de filaments d'aspect

phycomycétoïde, sans cloisons ou avec tardivement quelques fausses cloisons, de 2,5 à 7,7 u de diamètre et à cytoplasme dense, très vacuolisé et chargé de globules lipidiques.

La pénétration en profondeur dans le nodule se fait par un enroulement spirélé du mycelium dans les cellules d'une même file suivi de l'envahissement des cellules d'un même niveau où, très précocement après l'infection, sont formés les arbuscules. Ceux-ci se développent par divisions dichotomes successives d'un tronc mycélien de 3 à 4 u de diamètre et, à plein développement, occupent toute la cavité cellulaire. Leurs ramifications ultimes se terminent par des corpuscules arrondis (sporangioles), de 1 à 2,5 u de diamètre, au niveau desquels va débiter la digestion de l'arbuscule (Planche III, fig. B & C). Les vésicules ne sont formées que plus tardivement dans la vie du symbiote bien que l'on puisse quelquefois en observer dès l'infection, leur formation semblant en relation avec le début de la désactivation du nodule. Dans les cas les plus favorables le mycelium, provenant alors d'infections multiples assez courantes, peut envahir la totalité des tissus, à l'exception de l'endoderme et du cylindre central, et y former des arbuscules en grand nombre. Le chiffre exact en est difficile à estimer mais sur une coupe axiale de nodule on peut compter jusqu'à sept arbuscules en activité. Leur production se poursuit d'ailleurs pendant toute la vie du nodule et au fur et à mesure de leur digestion comme en fait foi l'abondance des déchets dans les vieux nodules.

Cette digestion des arbuscules se fait selon le mode thamniscophage et se traduit par la présence dans la cellule d'un produit granuleux non organisé englobant les dernières branches de l'arbuscule et au milieu duquel on peut apercevoir les ramifications plus importantes du mycelium (planche IV, fig. A). A un stade ultérieur intervient une contraction de l'ensemble qui n'apparaît, 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

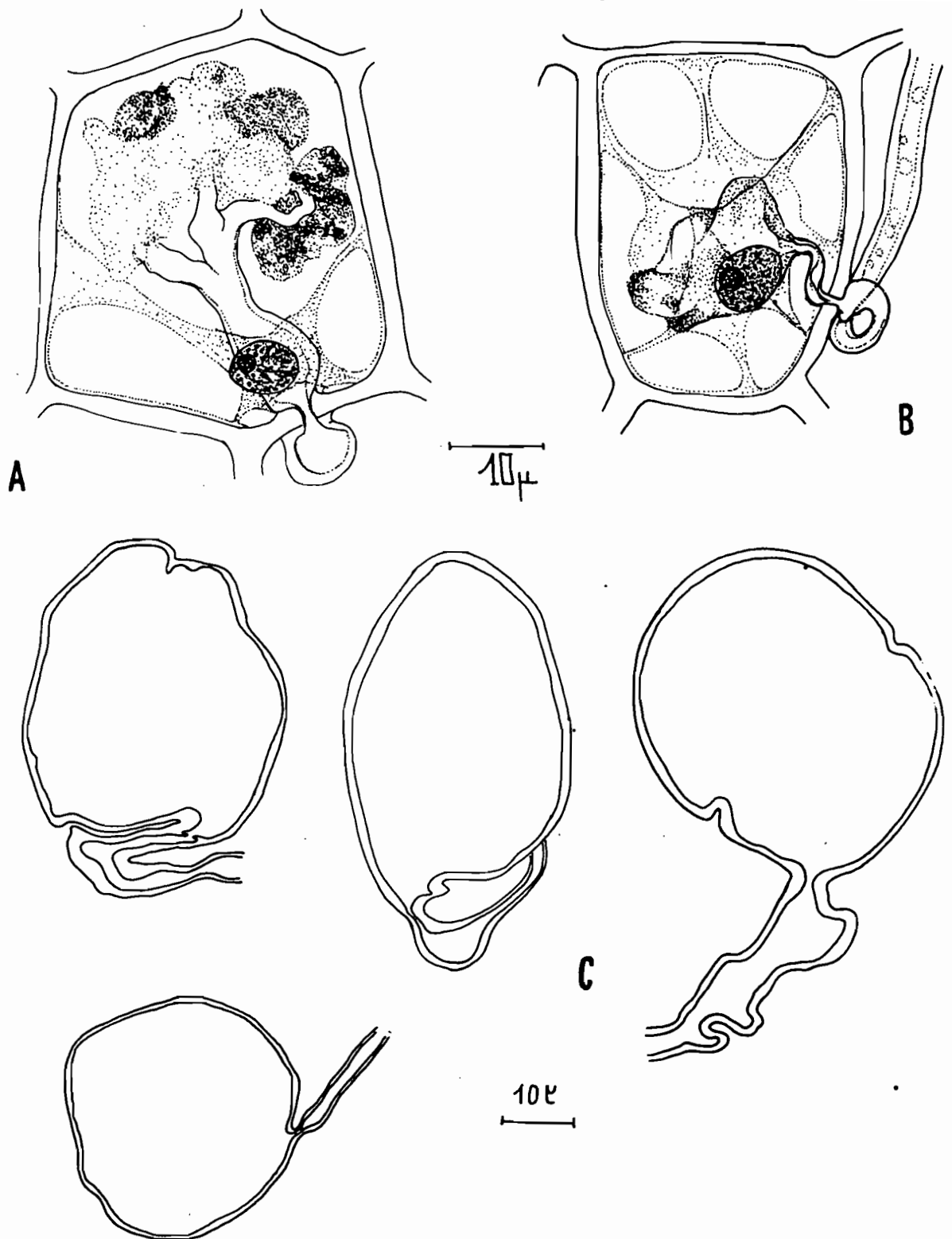


PLANCHE IV -

- 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.

ratatiné. Du point de vue cytologique cette digestion ne se traduit chez la cellule que par une modification de taille du noyau qui augmente de volume pendant la durée du processus. Les mêmes phénomènes peuvent intervenir au niveau des vésicules.

Celles-ci, formées dans les lumières cellulaires sur des ramifications du mycelium, sont généralement sphériques à ovoïdes mais peuvent aussi épouser la forme de la cellule qui les héberge ; elles mesurent 23-40 x 23-29 u. Elles ne sont pas séparées du mycelium par une cloison et présentent une paroi d'épaisseur moyenne 1,5 u. Leur contenu est en général très vacuolisé mais toujours fortement chargé en lipides. Contrairement à ce qui se passe pour les arbuscules, leur nombre, sur une même coupe, reste toujours assez faible (de une à trois) et il est quelquefois nécessaire d'effectuer un grand nombre de coupes pour pouvoir les mettre en évidence. Elles sont généralement digérées par la cellule hôte selon le même mode que les arbuscules mais on peut en trouver dans des nodules anciens qui soient encore vivantes. Il est possible qu'elles puissent alors jouer un rôle actif dans la propagation du symbiote après la désagrégation des tissus du nodule. Un tel rôle a déjà été envisagé par K.J. Kessler (1966) à propos du symbiote des Erables à sucre en Amérique du Nord.

II. - Le symbiote dans le sol.

Depuis Butler (1939) qui a été le premier à en donner les caractères, de nombreux chercheurs ont pu associer au mycelium endophytique un mycelium libre dans le sol et porteur d'organites semblables aux vésicules formées dans les tissus de la racine. Dans le cas du Casuarina deplancheana on peut également mettre en évidence dans la rhizosphère un mycelium qui, dans les meilleures conditions, peut être relié aux hyphes infectantes qui traversent les couches subérifiées du nodule. De calibre très irrégulier (entre 4 et 7-8 u de diamètre), il présente de plus les projections latérales décrites comme caractéristiques de ce type d'hyphes mais avec, semble-t-il, une fréquence moindre que dans les cas classiquement reconnus. Ce mycelium, de couleur brun jaune clair,

est à paroi très épaisses, oblitérant presque la lumière de l'hyphe dans certains cas, mais assez fréquemment cet épaississement apparaît comme unilatéral (en coupe optique du mycelium) ; il ne présente pas de cloisons ou quelques unes très rares, est en général peu développé et se cantonne dans le rhizoplan ou sa proximité immédiate. En association avec lui on trouve fréquemment des vésicules sphériques, de couleur brun jaune clair, mesurant 20-43 x 21-34 u et caractérisées par leur mode d'insertion sur les hyphes (planche IV, fig. C ; planche V fig. A). Celui-ci ressemble au type décrit par Gerdemann (1955) pour des spores extraites du sol et se rapportant à une espèce mycorrhizienne d'*Endogone* : à la base des vésicules le mycelium forme un petit renflement bulbeux que l'on peut d'ailleurs retrouver chez les vésicules intracellulaires (planche III, fig. D). Cette structure est susceptible de variations dans le détail mais, toujours bien visible, semble caractéristique de ces formations. On trouve généralement ces vésicules soit entièrement libres dans le sol avec le mycelium qui s'y rattache, soit plus ou moins apprimées ou même incrustées dans le cortex subérifié des nodules. Même dans ce cas il est possible de les libérer par une destruction mécanique ménagée de ce cortex et ensuite de les extraire du sol. Cette extraction 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 pour séparer, au moins partiellement des spores fungiques de la fraction minérale des sols. Le sédiment final comprend, avec une partie de la fraction minérale fine du sol analysé, la plus grande partie des spores de champignon présentes à l'état libre dans le sol et en particulier les vésicules extramatriciellles reconnaissables à leur structure et aux fragments de mycelium qui subsistent fréquemment avec elles. Cette méthode qui permet de concentrer en un faible volume des structures éparses à travers le sol, peut se montrer intéressante pour la préparation d'un inoculum et également pour tenter une mise en culture artificielle du symbiote à partir de ses éléments libres.

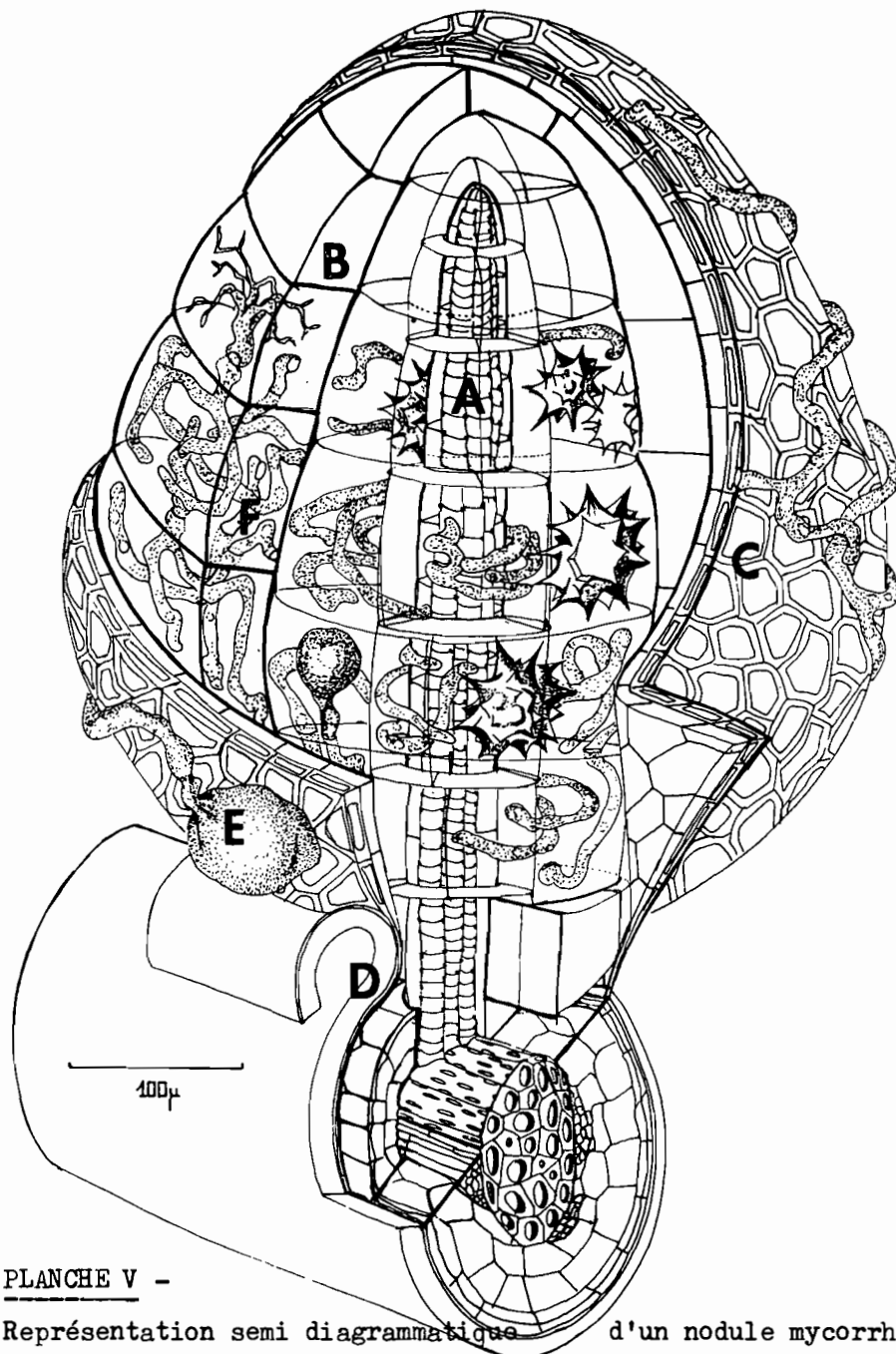


PLANCHE V -

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 intra-cellulaire et ses formations caractéristiques : vésicules et arbuscules.

III. - Nature probable du symbiote.

Les divers caractères morphologiques assignés précédemment au symbiote du Casuarina deplancheana : mycelium phycomycétoïde, formation de vésicules et d'arbuscules, nature et morphologie des éléments libres dans le sol, permettent de le rattacher au groupe des Rhizophagus généralement considérés actuellement comme des formes, stériles ou non, d'Endogonacées bien qu'au moins une espèce de Pythium ait pu également être incriminée (Lilian E. Hawker 1962). Le tableau III réunit les caractères assignés aux deux types d'endophytes en comparaison avec ceux du symbiote du Casuarina deplancheana et montre bien que tous les caractères du champignon néo-calédonien sont en concordance avec ceux reconnus aux infections à Endogone. La flore des Endogonacées de Nouvelle-Calédonie est encore inconnue, aucune espèce n'ayant été récoltée malgré les recherches effectuées dans les litières radiculaires de Casuarina où on pourrait s'attendre à ce que fructifie l'espèce, si elle est fertile. Il est donc impossible actuellement de déterminer l'espèce responsable qui apparaît cependant comme très répandue et même banale dans les sols ferrallitiques du sud de la Nouvelle-Calédonie. Les prospections faites chez de nombreuses plantes compagnes du Casuarina deplancheana ont permis de mettre en évidence la grande généralité des infections mycorrhiziennes endotrophes chez les plantes ligneuses du maquis minier. En dehors des infections des Epacridacées qui apparaissent du type généralement observé chez les Ericales, la grande homogénéité des figures microscopiques obtenues, aussi bien chez les Gymnospermes que chez les Angiospermes, permet de considérer une espèce d'Endogone (au plus un très petit nombre d'espèces différentes) comme responsable, sous les conditions écologiques du sud néo-calédonien, de la majorité des infections mycorrhiziennes de cette flore.

TABLEAU III. - Caractères des types d'infections mycorrhiziennes endotrophes en comparaison avec ceux de l'infection du *Casuarina deplancheana*.

CARACTERES DIFFERENTIELS	TYPE PYTHIUM	TYPE ENDOGONE	CASUARINA
Mycelium extra-matriciel	Mycelium typique de Pythium	Mycelium à morphologie caractéristique	Mycelium du type endogone
Mycelium endophytique	Large, à parois minces	Parois parfois très épaisses	Parois souvent épaisses.
Vésicules extra-matricielles	à parois minces	parois épaisses	parois épaisses
Vésicules internes	forme irrégulière parois minces	globuleuses, parois épaisses	globuleuses, parois épaisses
Formation des arbuscules	tardive, bien après celle des vésicules	précoce, avant celle des vésicules	précoce, avant celle des vésicules

D. - IMPORTANCE ECOLOGIQUE ET PHYSIOLOGIQUE DE LA SYMBIOSE DU CASUARINA DEPLANCHEANA

La nature particulière des sols ferrallitiques de Nouvelle-Calédonie, le grand nombre d'infections mycorrhiziennes endotrophes qu'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 flore. Dans le cas du *Casuarina deplancheana* ce rôle semble s'exercer sur plusieurs plans. En effet, si chez la majorité des plantes comme par exemple les Gymnospermes, le rôle trophique domine, chez le *Casuarina* se superpose à celui-ci une influence profonde de l'association, par les structures dont elle entraîne la formation et leur évolution ultérieure, sur les sols mêmes où il se développe. Cette influence apparaît comme d'une importance écologique considérable dans la colonisation et le maintien de l'équilibre biologique de ces sols.

I. - Rôle trophique de l'association mycorrhizienne du *Casuarina deplancheana*.

De nombreuses études récentes et en particulier celles de Baylis (1967) et Morrisson (1962), ont mis en évidence l'importance du rôle joué par les mycorrhizes endotrophes dans la nutrition du végétal. Ce rôle, similaire à celui des mycorrhizes ectotrophes en ce qui concerne l'alimentation phosphorée de la plante, reste encore controversé pour tout ce qui touche au métabolisme azoté. S'il est en effet assez couramment admis qu'une fixation symbiotique d'azote moléculaire intervient par l'intermédiaire des Actinomycètes symbiotes des Casuarina, Alnus et des autres plantes manifestant des rhizothamnia, cette possibilité reste très discutée pour les mycorrhizes endotrophes. Elle a cependant été mise en évidence par la méthode isotopique chez des Podocarpus où elle était soupçonnée depuis les travaux de Nobbe et Hiltner (1899). Les études en particulier de Bergetsen et Costin (1964) sur Podocarpus alpinus (= *P. lawrencei*), celles de J.H. Becking sur Podocarpus rospigliosii (1966), 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, Morrisson et English (1967) n'ont pas pu dégager une différence significative au profit de l'endophyte, mais il est possible que dans ce cas le caractère climacique des peuplements de Kaoris puisse jouer un rôle en opposition au caractère pionnier des espèces étudiées de Podocarpus, les endophytes ayant perdu leur capacité de fixer l'azote atmosphérique. Quoiqu'il en soit, la fixation symbiotique de l'azote par les champignons symbiotiques 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 bilans écologiques basés sur cette hypothèse.

Dans le cas du Casuarina deplancheana de Nouvelle-Calédonie, compte tenu du caractère pionnier de cette espèce et de la pauvreté générale des sols qu'elle colonise, il est logique de soupçonner un rôle possible des mycorrhizes endotrophes dans une fixation d'azote moléculaire, au même titre d'ailleurs que chez d'autres plantes comme les Dacrydium ou les Podocarpus qui lui sont associés.

Toutefois ce rôle n'a pu être démontré par une méthode directe, les méthodes isotopiques n'étant pas accessibles au Centre ORSTOM de NOUMEA, mais des cultures de jeunes plants, actuellement en cours devraient permettre d'en décider. Les seules possibilités restant d'estimer une éventuelle fixation étaient données par une analyse du bilan azoté de l'écosystème sol-végétation, en dépit des limitations et des risques de la méthode. Madgwick (1963) a discuté les problèmes posés dans une telle étude par l'échantillonnage du matériel végétal et Richards et Bevege (1967) ont appliqué ses remarques à l'étude du bilan d'une plantation de Conifères. Une méthode semblable a été utilisée dans le cas de l'étude d'un peuplement naturel de Casuarina deplancheana

a/ - Essai de bilan azoté d'un peuplement de Casuarina deplancheana

Une comparaison des taux d'azote dans les sols du Sud néo-calédonien et en particulier les types de sols ferrallitiques représentés dans la Plaine des Lacs et susceptibles d'être colonisés par le Casuarina deplancheana met en évidence les différences importantes selon le type de couvert végétal et en particulier une accumulation importante sous le couvert des Casuarina. Le tableau IV permet de comparer les divers chiffres mesurés sur des échantillons originaux ou obtenus d'après les résultats d'analyses du laboratoire de Pédologie du Centre.

TABLEAU IV. - Teneurs en azote de divers sols ferrallitiques en fonction du couvert végétal.

TYPES DE SOL ET COUVERT VÉGÉTAL	HORIZONS	AZOTE p. 1000
Sol ferrallitique évolué d'origine alluviale. Nu de végétation.	0-15 cm 15-25 cm	0,1 0,06
Sol ferrallitique évolué d'origine alluviale. Sous couvert de <u>Tristania guillainii</u> (Myrtacées)	0-10 cm 10-30 cm	0,45 0,29
Sol ferrallitique gravillonnaire dérivé de péridotites. Sous couvert landiforme à <u>Pteridium aquilinum</u> .	0-5 cm 15-50 cm 75-110 cm	1,35 0,21 0,01
Sol ferrallitique évolué d'origine alluviale. Sol nu à la limite de dépôt de la litière d'un <u>Casuarina deplancheana</u> isolé	0-1 cm 1-15 cm	0,69 0,12
Sol ferrallitique dérivé de péridotites à cuirasse démantelée. Sous couvert clairsemé de <u>Casuarina deplancheana</u>	3-15 cm 30-40 cm 50-100 cm	0,99 0,18 0,07
Sol ferrallitique évolué d'origine alluviale avec recouvrement colluvial de gravillons ferrugineux. Sous couvert dense et ancien de <u>Casuarina deplancheana</u>	0-10 cm 10-20 cm 20-40 cm	3,43 1,21 1,18

Il faut tenir compte du fait que l'horizon ^{holorganique} A₀ n'ayant pas été incorporé aux chiffres ceux-ci représentent donc l'azote humique du sol mais également, et ce dans le cas des horizons superficiels sous Casuarina, l'azote contenu dans les nodules radiculaires exfoliés des racines présents dans le sol. A cet égard la différence entre les deux derniers sols est significative. Sur sols de cuirasse démantelée en effet les racines du Casuarina sont obligées de se frayer un chemin entre les blocs de cuirasse latéritique et ne peuvent former en surface le paillis qui est leur caractéristique sur les sols rouges gravillonnaires qu'ils

soient évolués en place ou d'origine alluviale. Les différences de teneurs azotées expliquent alors la plus grande partie de l'azote enrichissant le sol sous Casuarina venant des exfoliations racinaires beaucoup plus que des dépôts de litière qui sont de plus très mal décomposés et bien plus lentement encore que les nodules. Si on tient compte du chiffre avancé précédemment de 48 % pour le rapport pondéral nodule - racine totale, les teneurs azotées du système racinaire de Casuarina données par le tableau V permettent de se rendre compte de l'enrichissement considérable en azote que peut entraîner l'accumulation dans le sol des nodules.

TABLÉAU V. - Teneurs azotées des différentes parties des racines de Casuarina.

: Racines de diamètre inférieur à 1 mm débarassées	: 4,88 p.1000 :
: de leurs nodules.	: :
: Racines de diamètre supérieur à 1 mm ayant perdu	: 4,05 p. 1000 :
: leurs nodules par exfoliation naturelle.	: :
: Racines de diamètre inférieur à 1 mm avec leurs	: 9,00 p. 1000 :
: nodules.	: :
: Nodules séparés des racines.	: 12,50 p. 1000 :
: Nodosité à Actinomycète	: 12,73 p. 1000 :

Si, à partir de ces chiffres, on effectue un calcul de la teneur théorique en azote du système racine + nodules, en fonction des 48 % du rapport pondéral, on arrive à une teneur de 8,5 p. 1000, chiffre en accord avec les 9 p. 1000 mesurés. On peut également constater que les teneurs azotées des nodules mycorrhiziens sont identiques à celle des

nodosités à Actinomycète du même Casuarina deplancheana, ce chiffre étant cependant inférieur à la teneur moyenne de 15 p. 1000 que l'on trouve dans les rhizothamnia du Casuarina equisetifolia (Mowry -1933) Ce taux important explique l'enrichissement azoté des horizons supérieurs du profil à partir de l'humus évolué aux dépens de la matière organique brute des nodules exfoliés de la racine. Cet humus, à rapport C/N élevé (le plus souvent supérieur à 25) donne à ces sols leur capacité d'échange, faible il est vrai, mais nettement améliorée par rapport au même type de sol sans matière organique.

Dans la suite de l'estimation faite le chiffre de 3,78 p. 1000 a été retenu comme teneur moyenne de l'horizon 0-10 cm, ce chiffre étant lui-même la moyenne de plusieurs mesures faites sur le même 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 diverses parties. On obtient ainsi le bilan estimatif suivant, valable pour un arbre synthétique de 6 mètres de haut, mais dans lequel compte n'a pas été tenu de la biomasse non référible au Casuarina deplancheana. Le peuplement réel étudié groupe environ 90 arbres sur 0,25 hectares et son âge peut être estimé, compte-tenu de la taille des arbres et de la date connue des derniers feux de brousse dans la région, entre 40 et 60 ans. Les données du bilan s'établissent ainsi :

- Superficie couverte par un arbre de 6 mètres de haut, les racines ne s'étendant pas au-delà de la limite de la couronne. 28 m²
- Poids de sol dans la tranche 0-10 cm sur 28 m² calculé pour une densité moyenne de 0,829 (densité établie compte-tenu des zones à horizon superficiel gravillonnaire et de celles où la totalité de cet horizon est constitué de nodules) 2 320 Kg
- Azote stocké actuellement dans cette tranche de sol (compte non tenu de l'azote stocké dans la litière.. 8,77 Kg

- Azote stocké actuellement dans la même tranche de sol dénudé de végétation et de densité 1,375 (teneur moyenne 0,1 p. 1000) 0,385 kg
- Azote stocké dans les parties aériennes d'un arbre de 6 mètres de haut 1,600 kg

D'après les conclusions de Madgwick les chiffres relatifs au contenu azoté des racines n'ont pas été inclus dans ce bilan, les erreurs inhérentes aux méthodes d'échantillonnage étant beaucoup trop importantes. Toutefois une estimation grossière a pu être obtenue pour un arbre jeune dont la totalité du système racinaire a été extraite du sol, séparée en ses parties constituantes 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 des arbres. En admettant pour un arbre adulte, un chiffre plus vraisemblable de 45 % pour ce rapport pondéral on obtiendrait, pour l'azote contenu dans les racines et d'après les chiffres obtenus par échantillonnage, un stock d'environ 540 grammes, soit un azote total contenu pour l'arbre de 2,14 kg.

Pour l'arbre théorique étudié, l'équilibre actuel du bilan azoté s'établirait donc de la manière suivante :

- Azote contenu dans la matière végétale :
 - pour un Casuarina de 6 mètres de haut ... 1,6 kg
(2,14 avec les racines)
 - en sol nu 0
 - Soit un gain de ... 1,6 kg
(ou 2,14)
- Azote contenu dans le sol
 - sous un Casuarina de 6 mètres de haut 8,77 kg
 - en sol nu 0,385 kg
 - Soit un gain de 8,385 kg
- Azote contenu dans l'écosystème sol-végétation.
 - pour un Casuarina de 6 mètres de haut 10,37 kg
(ou 10,91 kg en tenant compte des racines)

en sol nu

0,385 kg

Soit un gain de

9,985 kg
d'azote.

Si le chiffre de 2,14 kg (azote dans l'ensemble de l'arbre) est utilisé on arrive à un gain total de 10,500 kg. Ce chiffre apparaît malgré les imperfections et les risques d'erreurs comme satisfaisant si on tient compte du fait que ni l'azote stocké dans la litière, ni celui ayant migré dans l'épaisseur du profil n'ont été pris en considération dans les calculs. Si on admet 60 ans comme âge du peuplement étudié on obtient pour une population de 350 arbres par hectare un chiffre total d'azote actuel de 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 la manière dont a été obtenu ce gain. Il apparaît cependant comme très proche de celui obtenu par Dommergues (1963) au Sénégal pour un peuplement artificiel de Casuarina equisetifolia sur sables littoraux, peuplement dans lequel une grande partie du gain d'azote peut être attribuée à la fixation symbiotique opérée au niveau des rhizothamnia. Un rôle de fixation d'azote atmosphérique du symbiote fongique du Casuarina deplancheana n'est donc pas à rejeter à priori, ce rôle pouvant expliquer certains faits comme les fortes teneurs azotées des nodules et la possibilité pour les semis de Casuarina de s'implanter sur les sols nus très pauvres en azote total. L'enrichissement total en azote du sol pourrait aussi être attribué à l'action fixatrice d'algues bleues, très fréquentes dans ces sols, mais cette action reste très limitée et devrait marquer beaucoup plus les sols nus qu'elle ne le fait en réalité. Les fixateurs libres du groupe des bactéries semblant d'autre part mal représentés dans ces sols acides fortement carencés en phosphore, 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 de Casuarina deplancheana est

d'action trophique indirecte. En effet si les nodules manifestent des teneurs élevées, les racines qui les supportent en revanche n'ont que des teneurs normales en azote. La mobilisation des réserves azotées des nodules apparaît donc comme lente et leur durée de vie limitée, suivie de leur incorporation au sol, entraîne la possibilité pour les plantes d'obtenir, par l'intermédiaire de leur symbiote, les éléments azotés qui leur sont nécessaires sous une forme qui, sans la translocation opérée par le champignon, serait normalement inassimilable par le végétal. C'est également à ce niveau qu'il faut chercher la cause de l'influence écologique incontestable que jouent dans le sud néo-calédonien et sur certains substrats, les peuplements de Casuarina deplancheana. Le rôle trophique indirect qui vient d'être évoqué pour l'azote apparaît surtout fortement pour la nutrition phosphatée du végétal, les teneurs en phosphore de ces sols étant presque nulles. Il est d'ailleurs extrêmement probable que, comme l'a montré Baylis (1961 ; 1967) pour la flore néo-zélandaise, l'importance quantitative des complexes endotrophes de la flore des maquis miniers de Nouvelle-Calédonie soit en relation directe avec une adaptation de cette flore à une oligotrophie phosphorée.

b/ - Le symbiote et l'alimentation phosphorée de la plante.

Les sols ferrallitiques du sud de la Nouvelle-Calédonie qu'ils soient dérivés en place des péridotites ou qu'ils proviennent d'un remaniement alluvial de ces produits de dégradation sont caractérisés par des teneurs en phosphore très faibles aussi bien en ce qui concerne le phosphore assimilable que celui de réserve. La plus grande partie de ce dernier est en plus fortement occlus sur les hydroxydes métalliques et la matière organique des sols, lorsqu'elle s'accumule réduit encore le stock utilisable par l'établissement des liaisons extrêmement fortes et difficilement rompues par les végétaux. C'est à ce niveau que semble intervenir le symbiote en permettant à la plante d'utiliser tout de même les composés phosphorés complexes liés à la matière organique. Le tableau VI donnent quelques résultats analytiques obtenus en Nouvelle Calédonie sur le phosphore de ces sols. Ces chiffres montrent bien d'une part la pauvreté initiale de ces sols, due à l'absence totale

de phosphore dans la roche mère péridotitique, d'autre part la baisse importante des teneurs au fur et à mesure de l'évolution des sols dans le sens du lessivage. Les chiffres du phosphore assimilable Truog suivent à peu près ceux du phosphore de réserve avec cependant une

TABLEAU VI -

TYPE DE SOL	P ₂ O ₅ Truog ppm		P ₂ O ₅ réserve p.1000	
	0 - 10	20 - 30 cm	0 - 10	20 - 30 cm
Sol ferrallitique jeune non lessivé sur péridotites	10	5	0,60	0,49
Sol latéritique colluvial de bas de pente	9	4	0,32	0,31
Sol ferrallitique induré (cuirasse en démantèlement)	13	3	0,18	0,12
Sol ferrallitique rouge gravillonnaire non induré	8	3	0,27	0,15
Sol ferrallitique d'origine alluviale avec épisode tourbeux (alluvions lacustres)	3	3	0,11	0,10

légère amélioration en cas d'enrichissement organique, amélioration manifestée par le chiffre de 13 ppm obtenu sous un couvert de Casuarina. Il faut de plus remarquer que ces chiffres sont des teneurs moyennes et qu'en particulier sur les latérites d'origine alluviale on peut arriver à des chiffres encore plus bas (de l'ordre de 1 ppm pour le phosphore Truog) sans que pour autant la végétation semble influencée par rapport à des zones plus riches. Les plantes manifestent d'ailleurs bien leur adaptation à cette oligotrophie phosphorée par les teneurs

très basses de leurs tissus sans que pour autant apparaissent des symptômes de carence. Les teneurs mesurées sur diverses plantes (analyse foliaire faite par le laboratoire de Pédologie du Centre) vont de 0,23 à 0,60 p. 1000 en $P\ 0_5$, le Casuarina deplancheana variant entre 0,23 et 0,32 (analyses de rameaux chlorophylliens). Il est hors de doute que, dans ces conditions, à moins d'une adaptation particulière, les plantes sont incapables d'assurer leur alimentation phosphorée normale. La mycotrophie représente cette adaptation particulière, le symbiote puisant dans le sol un phosphore inassimilable pour la plante et le mettant à la disposition de celle-ci sous une forme déjà élaborée, probablement des polyphosphates (Baylis 1967). Le phosphore apparaît ainsi comme l'élément limitant de ces sols et tout essai de mise en valeur est subordonné à une fumure correcte de mise à niveau phosphorée. Les essais en vases de végétation effectués par le Service Forestier de Nouvelle-Calédonie sur des essences locales des sols miniers, et en particulier le Chêne Gomme, ont bien mis en évidence cette action bénéfique du phosphore dont les besoins sont tels que les plantes, même convenablement pourvues en cet élément, ne réagissent pas aux autres apports : Potassium, Azote, Soufre. Un effet dépressif de l'azote en l'absence de phosphore peut probablement être rapporté à une action au niveau de l'endophyte dont l'activité, diminuée ou même totalement inhibée par le relèvement du taux d'azote, n'est plus suffisante pour assurer une alimentation normale de la plante. L'étude de l'influence des apports azotés et phosphorés sur la mycorrhization et la croissance du Casuarina deplancheana fait actuellement l'objet d'un essai de culture mené sur des plantules d'un an. Cet essai qui doit se poursuivre plusieurs mois sera complété en s'adressant à des plantules plus jeunes dès qu'il sera possible de récolter des graines, les conditions météorologiques de l'année 1967 ayant empêché toute fructification des arbres.

L'association mycorrhizienne du Casuarina deplancheana joue donc, et au même titre que les autres associations mycorrhiziennes endo-

trophes des plantes du maquis minier, un rôle trophique important à la fois pour la plante et indirectement 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 au sein de cette végétation, rôle qui n'est pas son apanage puisque partagé avec certaines Podocarpacees mais qui, compte-tenu des importances numériques relatives, est loin d'être négligeable dans le maintien d'une végétation arborée dans une région où les forêts ont été presque entièrement détruite par le feu ou la main de l'homme et sont aujourd'hui fortement menacées par les perspectives d'exploitation minière des latérites nickelifères à basse teneur.

II. - Importance écologique des associations mycorrhiziennes endotrophes de Nouvelle-Calédonie.

La colonisation et le reboisement des sols du sud de la Grande Terre sont 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 terrains, la spécificité de l'endophyte apparaît comme très étroite vis-à-vis du sol d'une part, mais aussi vis-à-vis des plantes qui peuvent, bien que normalement mycotrophes dans leur habitat naturel, ne pas accepter sa collaboration. Le cas est très net pour deux plantes employées en Nouvelle-Calédonie pour le reboisement des terrains latéritiques du sud. Il s'agit de l'Araucaria cookii, originaire des récifs coralliens soulevés mais susceptibles de croître dans des sols non calcaires présentant une saturation en chaux du complexe absorbant, et de l'Agathis moorei originaire des zones métamorphiques du nord de l'île. Dans les deux cas les phénomènes observés sont les suivants : pas de mycorrhization active des racines croissant dans le sol de transplantation, destruction et inactivation du symbiote présent

dans les racines de pépinière où le plant a été élevé dans un sol très différent de celui destiné à l'accueillir finalement. On voit donc ici apparaître d'une part la non adaptation du symbiote originel de ces plantes aux conditions de sol ce qui entraîne pour la plante une période de souffrance prolongée, d'autre part l'impossibilité pour la plante de contracter une association endotrophe avec le champignon présent dans ces sols. Il en résulte sur le plan pratique la nécessité d'apporter sur les plantations des quantités importantes d'engrais phosphatés pour assurer la survie et la croissance des plantes. En revanche des espèces exotiques comme les Pins (Pinus caribaea et Pinus elliottii) et certains Eucalyptus se sont très bien adaptées après avoir prélevé dans la flore tellurique locale leur associé mycorrhizien ectotrophe.

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 leur assurer une nutrition suffisante. C'est le cas, avec beaucoup d'autres espèces du maquis minier, du Casuarina deplancheana, qui, à la faveur des feux de brousse, a pu envahir depuis le début du siècle des régions autrefois couvertes par la forêt climacique à Chêne Gomme et Agathis lanceolata. Cette forêt, très sensible au feu par ses Chênes Gomme et de plus fortement dégradée par l'homme du fait de l'exploitation des Kaoris, occupait dans le sud parmi d'autres types de sols, ceux dérivés du démantèlement des cuirasses. C'est sur ces sols que la régénération de la forêt en un taillis de Casuarina se fait le mieux, cette régénération ayant complètement modifié le paysage végétal de cette région. On ne trouve plus aujourd'hui que des peuplements extensifs de Casuarina dominés çà et là par les fûts morts et blanchis des Chênes Gomme dont le bois, imputrescible défit le temps.

Mais à côté du Casuarina deplancheana dont le rôle est important dans le maintien de l'équilibre biologique de cette région existent

d'autres espèces pour lesquelles les associations mycorrhiziennes endotrophes exercent aussi une action importante. Il s'agit des Podocarpacees et de certaines Araucariacees que l'on retrouve dans cette région, fréquemment associées d'ailleurs au Casuarina. La symbiose mycorrhizienne permet à toutes ces plantes de jouer un rôle de pionniers dans l'envahissement de substrats pauvres, voire même totalement stériles. On trouve ainsi ces plantes depuis les plages d'alluvions ferrugineuses récentes non évoluées en sol (Podocarpus palustris et Dacrydium guillauminii) jusqu'aux cuirasses latéritiques parfois massives et peu fragmentées (Casuarina deplancheana, Dacrydium araucarioides) en passant par les éboulis de cuirasse en bordure des ruisseaux (Podocarpus novae caledoniae, Casuarina leucodon), et les sols latéritiques meubles d'origine colluviale ou alluviale (Casuarina deplancheana, Dacrydium araucarioides, Agathis ovata). On peut dire que c'est la présence de toutes ces espèces, et de leurs compagnes, qui donne aux peuplements végétaux du sud de la Nouvelle-Calédonie une partie importante de leur physiologie particulière. Parmi les plantes à nodules mycorrhizien les Casuarina semblent 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 qui portent essentiellement sur une augmentation légère, mais importante sur le plan qualitatif, de la capacité d'échange, une élévation considérable de la capacité de rétention du sol pour l'eau et un enrichissement en azote permettent l'installation dans ces sols de toute une population de microarthropodes, de vers et généralement de toute la faune des sols et des litières. La microflore bénéficie aussi considérablement de cet enrichissement. L'établissement de ces microniches écologiques dans des sols autrement condamnés à une quasi stérilité doit être mis à l'actif du Casuarina deplancheana. De plus d'autres plantes plus exigeantes sont susceptibles

de s'installer sous le couvert du Casuarina qui leur assure une protection dans leur jeune âge contre les deux dangers de ces sols : l'insolation trop forte ayant pour conséquence un échauffement considérable de la couche superficielle d'une part, le manque d'eau par défaut structural du sol d'autre part. 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 rebelle à tout peuplement végétal comme les déblais miniers dont la fixation pose en Nouvelle-Calédonie un problème chaque jour plus aigu.

— 8 —

BIBLIOGRAPHIE

=====

- BAYLIS G.T.S. - (1961) - The significance of mycorrhizas and root nodules in New Zealand vegetation.
Proc. Roy. NZ. - 89 -1 ; 45 -50
- BAYLIS G.T.S. - (1967) - Experiments on the ecological significance of phytomycetous mycorrhizas.
New Phytol. - 66 ; 231 - 243
- BAYLIS G.T.S. -, Mc NABB R.F.R. & MORRISON T.M. - (1963) - The mycorrhizal nodules of Podocarps.
Trans. Br. Mycol. Soc. - 46,3 ; 378 - 384
- BECKING J.H. - (1966) - Mycorrhizes de Podocarpus - Physiologie et morphologie
Ann. Inst. Pasteur - 111,3 ; 295 - 302
- BERGERSEN F.J. & COSTIN A.B. - (1964) - Root nodules on Podocarpus lawrencei and their ecological significance
Austr. J. Biol. Sc. - 17,1 ; 44-48
- BOND G. - (1963) - The root nodules of non leguminous angiospermes.
Symbiotic associations pp 72 - 91 - Cambridge
- BOSE S.R. - (1947) - Hereditary symbiosis in Casuarina equisetifolia
Nature (London) 159 ; 512 - 514
- BUTLER E.J. - (1939) - The occurrence and systematic position of the vesicular arbuscular type of mycorrhizal fungi.
Trans. Brit. Mycol. Soc. - 22 ; 274 ; 301.
- DOMMERGUES Y. - (1966) - Evaluation du taux de fixation de l'azote dans le sol dunaire reboisé en Filao.
Agrochimica - 7 ; 335 - 340
- DOMMERGUES Y. - (1966) - La fixation symbiotique de l'azote chez les Casuarina.
Ann. Inst. Pasteur - III, 3 ; 247 - 258
- GERDEMANN J.W. - (1955) - Relation of a large soil-borne spore to phycomycetous mycorrhizal infections.
Mycologia - 47,5 ; 619 - 632
- GIRARD G. & BRAQUAVEL R. - (1961) - Plaine des Lacs, note hydrologique sommaire.
ORSTOM, Centre de Nouméa, 30 pp, 15 cartes, 17 graph.
- 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. - 45,2 ; 190 - 199
- JANSE J.M. - (1897) - Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises.
Ann. Jard. Bot. Buitenzorg - 14 ; 53 - 201
- KESSLER K.J. - (1966) - Growth and development of mycorrhizae of sugar maple (Acer saccharum Marsh.)
Can. J. Botany. - 44,10 ; 1413 - 1425

.../...

- MADGWICK H.A.I. - (1963) - Nutrition research ; some problems of the total tree approach
Proc. Soil Sci. Soc. Am. - 27 ; 598 - 600
- MIERB H. - (1918) - Anatomische Untersuchungen der Pilzsymbiose bei Casuarina equisetifolia nebst einigen Bemerkungen über das Mykorrhizenproblem
Flora, N.F. - 11.12 - 431
- MORRISON T.M. - (1962) - Absorption of phosphorus from soil by micorrhizal plants.
New. Phytol. - 61 ; 10 - 20
- MORRISON T.M. & ENGLISH D.A. - (1967) - The significance of mycorrhizal nodules of Agathis australis.
New Phytol. - 66 ; 245 - 250.
- MOSSE Barbara - (1959) - Observations on the extra matrical mycelium, of a vesicular arbuscular endophytes.
Trans. Brit. Mycol. Soc. - 42,4 ; 439 - 448.
- MOWRY H. - (1933) - Symbiotic nitrogen fixation in the genus Casuarina
Soil Science - 36 ; 409 - 425
- 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, 3.4. ; 382 - 384
- 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.
Aust. J. Botany - 15,3 ; 467 - 480
- TERCIGNIER G. - (1962) - Les sols de la Nouvelle Calédonie.
Cah. ORSTOM. sér. Pédol. - 1, 53 pp, 1 carte.

PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES

PLANCHE I -

A - Casuarina deplanchiana : infection mycorrhizienne forte et ancienne sur un système racinaire. Les nodules sont nombreux et densément groupés.

B - Casuarina deplanchiana : infection mycorrhizienne plus légère. Les nodules sont plus lâchement répartis sur les racines.

C - Casuarina deplanchiana : coupe transversale d'une racine portant deux nodules mycorrhiziens.

D - Casuarina deplanchiana : coupe longitudinale d'un nodule montrant les divers tissus et l'envahissement du parenchyme par le mycelium de l'endophyte.

PLANCHE II -

A - Casuarina deplanchiana : détail d'une coupe longitudinale de nodule montrant la stèle, le parenchyme, et le cortex subérifié.

B - Casuarina deplanchiana : détail du raccordement de la stèle du nodule au cylindre central de la racine.

C - Casuarina deplanchiana : début d'infection d'un nodule montrant la pénétration en profondeur du mycelium par un enroulement spiralé dans les cellules parenchymatiques.

PLANCHE III -

A - Casuarina deplanchiana : structure primaire de la racine

B - Casuarina deplanchiana : cheminement intercellulaire du mycelium infectant dans le cortex subérifié. Le mycelium a pour origine une vésicule extramatrix.

C - Casuarina deplanchiana : cette coupe fait suite à la précédente et permet de suivre le mycelium entre les cellules du cortex jusqu'à sa pénétration dans une cellule parenchymatique.

D - Casuarina deplanchiana : coupe transversale de nodule montrant le mycelium symbiotique dans les cellules du parenchyme nodulaire.

PLANCHE IV -

A - Casuarina deplanchiana : trois arbuscules dans les cellules parenchymatiques d'un nodule.

B - Casuarina deplanchiana : détail d'un arbuscule

C - Casuarina deplanchiana : mycelium endophyte et vésicule dans le tissu parenchymatique d'un nodule.

D - Casuarina deplanchiana : vésicule intracellulaire

PLANCHE V -

A - Casuarina deplanchiana : vésicule intracellulaire et mycelium endophyte

B - Casuarina deplanchiana : vésicule en voie de digestion par la cellule hôte. Une cloison s'est formée dans le pédoncule/

C - Casuarina deplanchiana : coupe dans un nodule montrant un arbuscule en voie de digestion

D - Casuarina deplanchiana : coupe dans un nodule âgé montrant l'imprégnation tannique des tissus, la précipitation de globules de tannins dans les lumières cellulaires et la présence de nombreux restes de structure digérées.

PLANCHE VI -

A - Casuarina deplanchiana : détail d'une vésicule

B - Casuarina deplanchiana : passage du mycelium d'une cellule à une autre et formation d'une vésicule

C - Casuarina deplanchiana : mycelium et vésicules extramatricielles prélevés au niveau du rhizoplan.

D - Casuarina deplanchiana : détail du mycelium et d'une vésicule extramatricielle

1

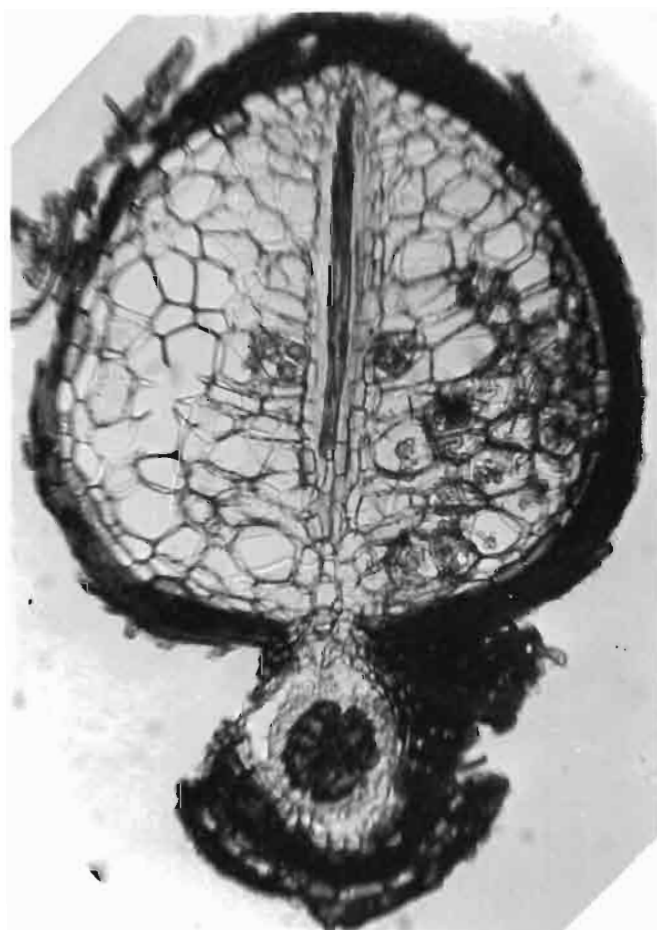


A

10 mm



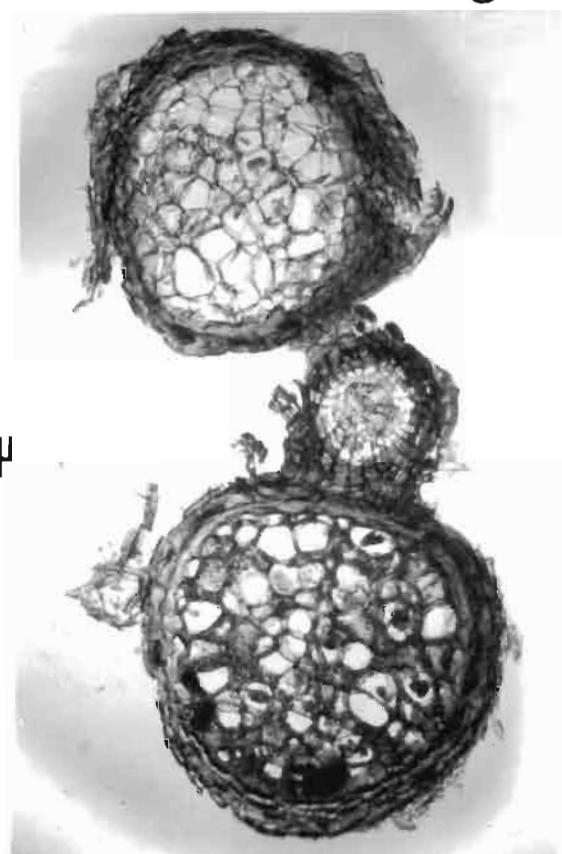
B



D

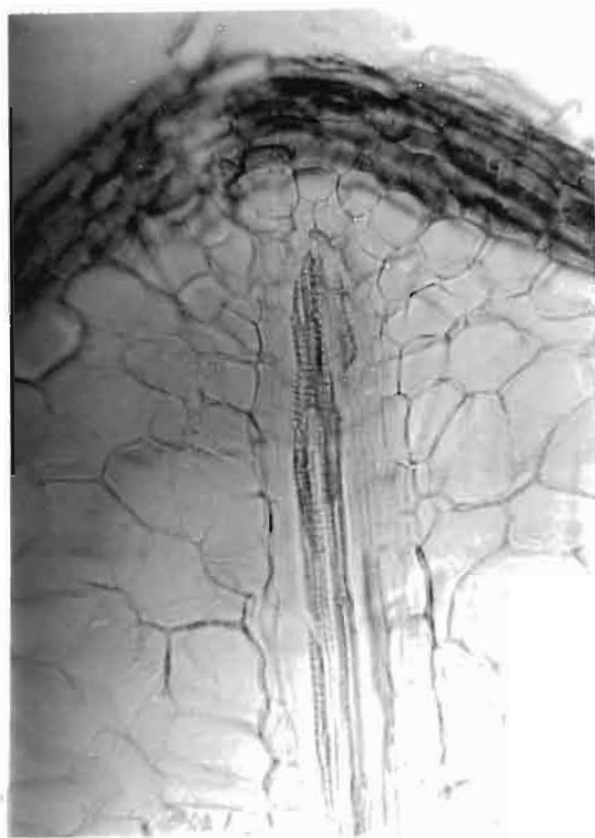
125 μ

500 μ



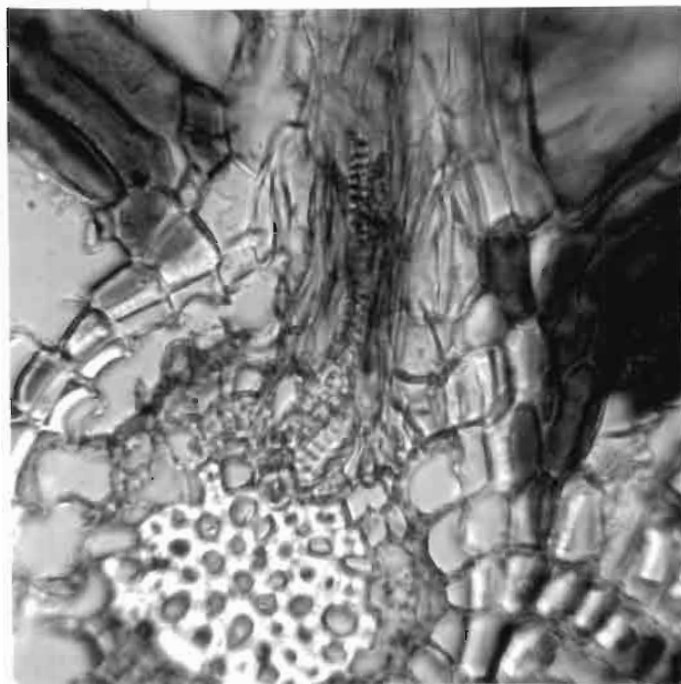
C

2



A

50 μ



B

50 μ

75 μ

C

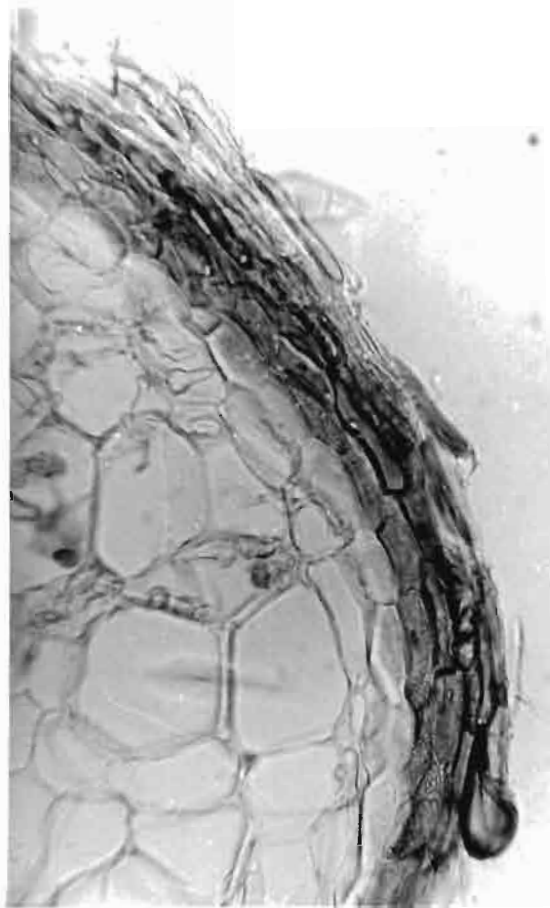


3

100 μ



A



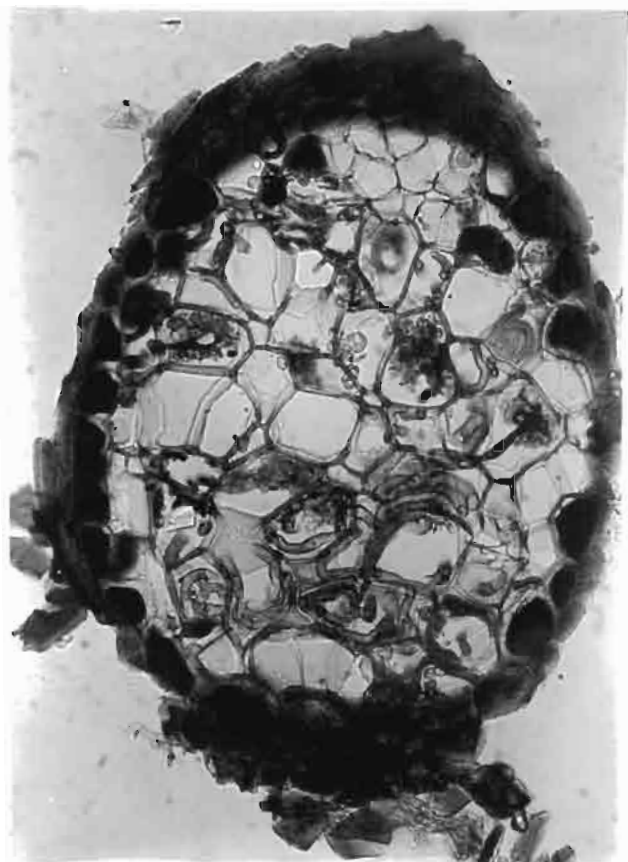
B

50 μ

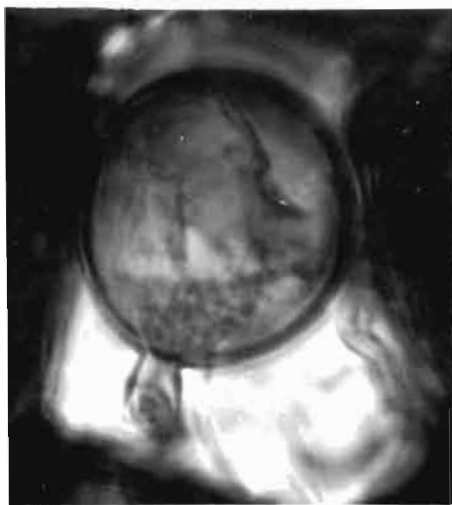
C



D

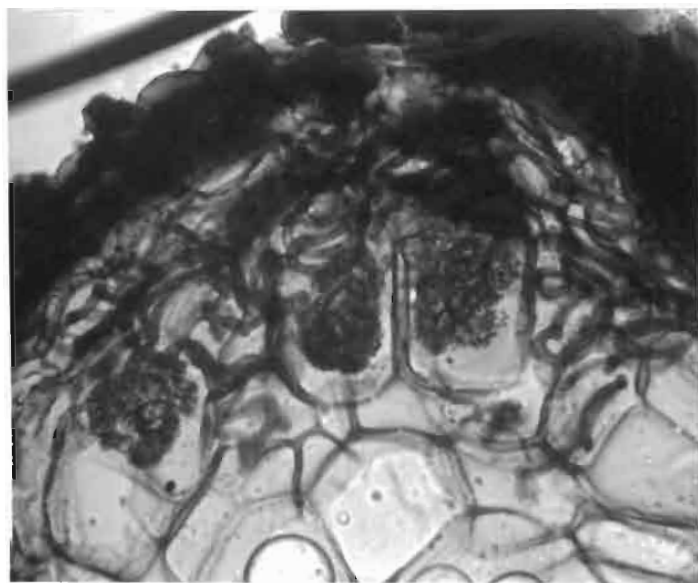


100 μ



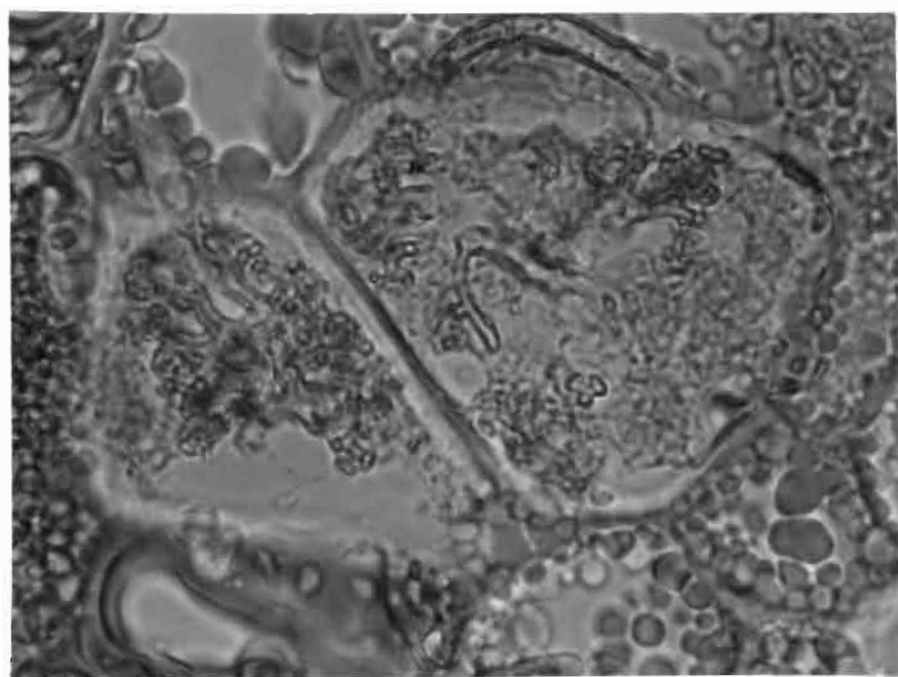
20 μ

D



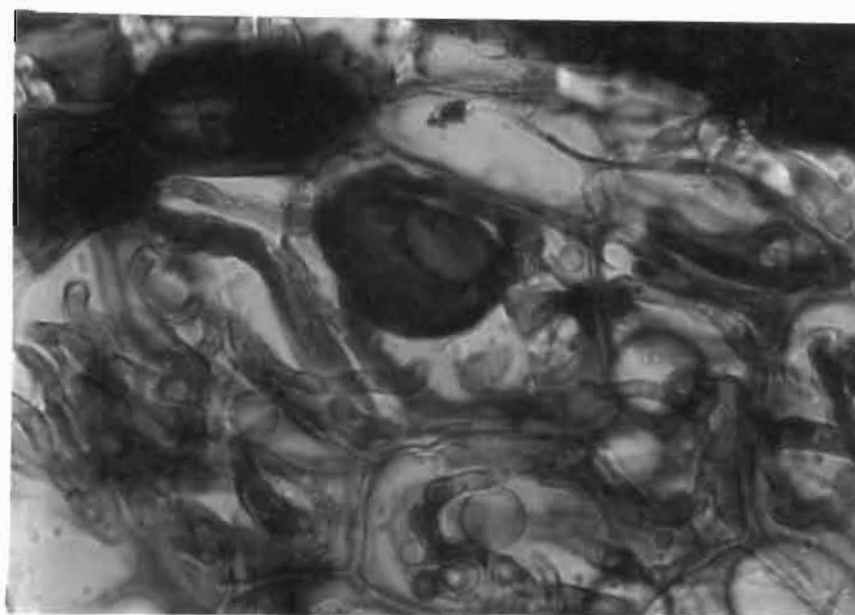
50 μ

A



B

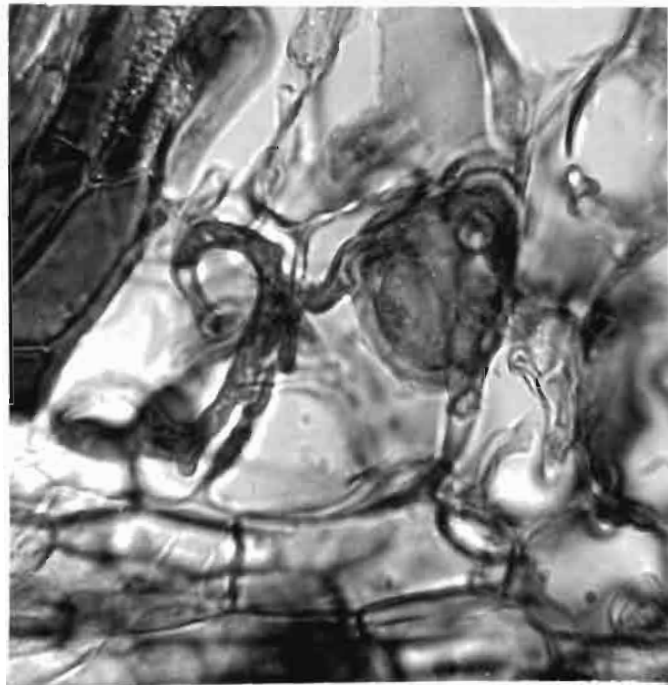
20 μ



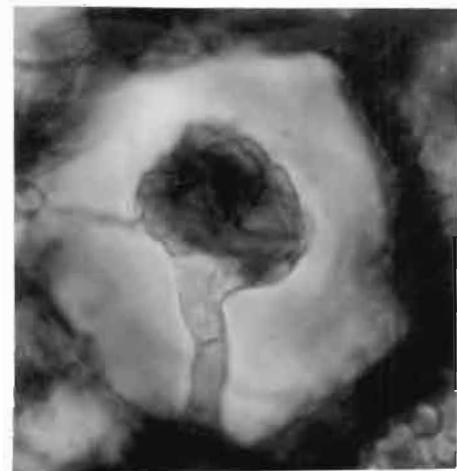
C

30 μ

5

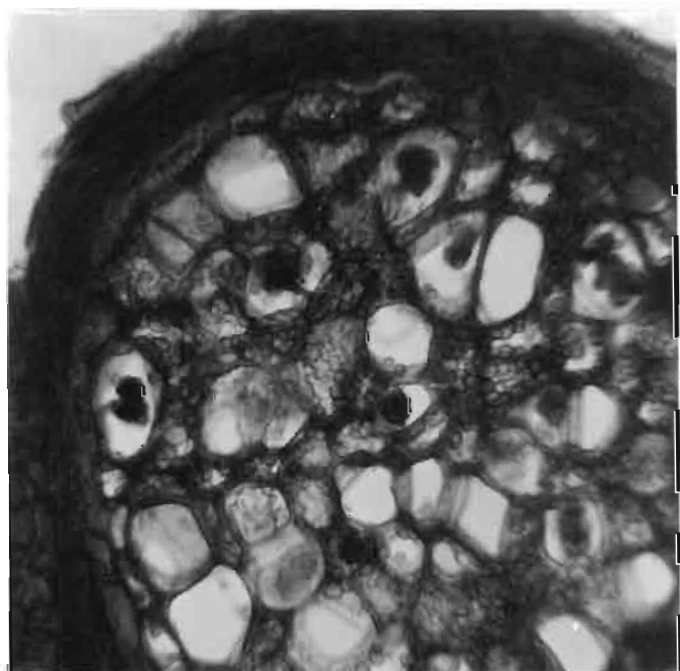


30 μ A

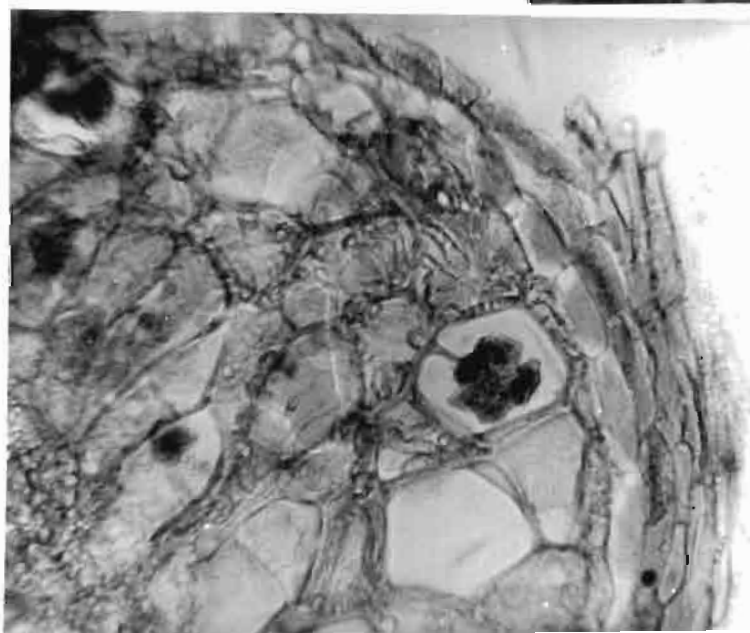


24 μ B

D



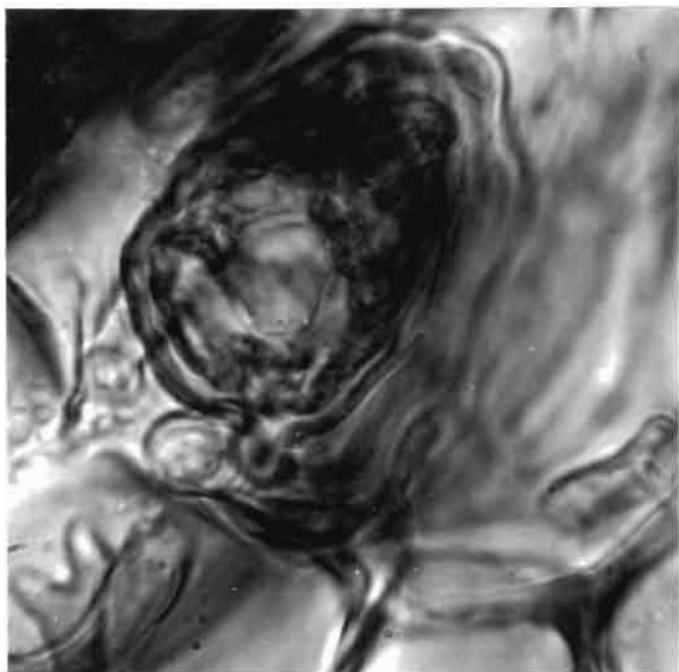
120 μ C



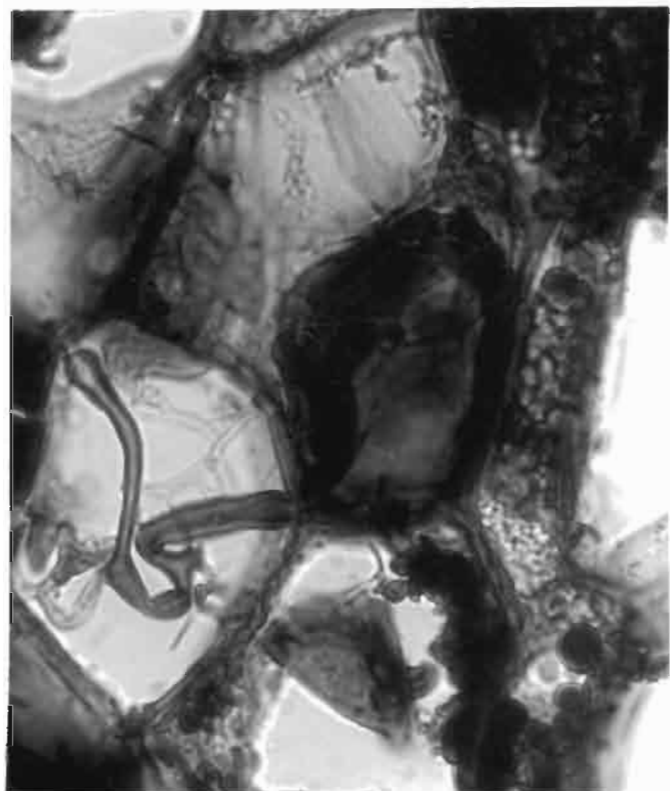
50 μ

6

A

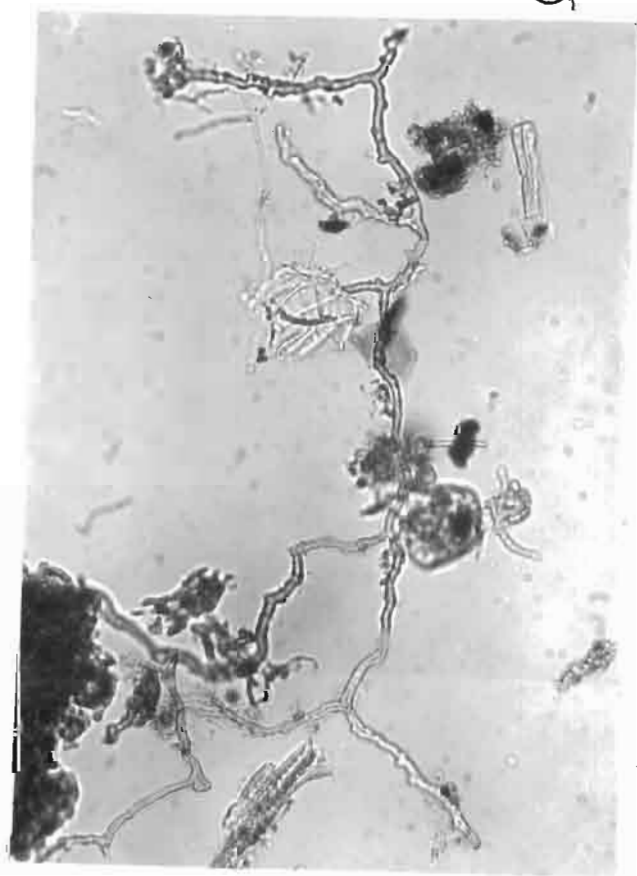


16 μ

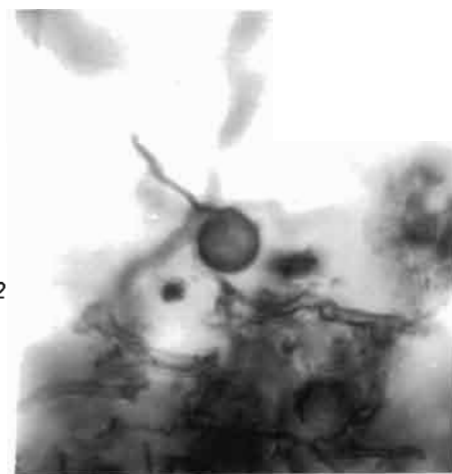


20 μ

B

C₁

100 μ

C₂

60 μ

D

20 μ

