LES CASUARINACÉES ENDÉMIQUES

Caractéristiques écologiques et nutritionnelles

Tanguy JAFFRÉ
Daniel GAUTHIER
Frédéric RIGAULT
Stéphane McCOY
ORSTOM (Nouvelle-Calédonie)



Inflorescence mâle de *Gymnostoma deplancheanum*.
Male inflorescence of Gymnostoma deplancheanum.

Les Casuarinacées endémiques sont largement répandues en Nouvelle-Calédonie. Leur diversité et leur intérêt économique ont conduit les chercheurs à mieux connaître cette famille.

Au regard de sa modeste superficie, la Nouvelle-Calédonie possède une forte concentration de Casuarinacées endémiques. On y dénombre en effet 8 espèces du genre *Gymnostoma**, sur les 18 que compte le genre qui se répartit sur l'Australie, la Malaisie et la Mélanésie, et une espèce du genre *Casuarina* (JOHNSON, 1980, 1982 ; DILCHER *et al.*, 1990). *Casuarina equisetifolia*, espèce littorale à large distribution géographique, est également présent sur le territoire.

La diversité des Casuarinacées en Nouvelle-Calédonie ainsi que l'importance de différentes espèces dans plusieurs groupements végétaux a amené l'ORSTOM, le CIRAD-Forêt et l'URA-CNRS 1450 de l'Université de Lyon à développer des programmes de recherche destinés, d'une part à déterminer les conditions de développement des différentes espèces et leur action sur l'évolution du milieu, d'autre part à étudier les relations hôte-symbiote et les caractéristiques des bactéries symbiotiques.

Les premiers travaux, qui font l'objet de cet article, ont consisté à identifier les peuplements des différentes espèces, à préciser les conditions de milieu et les caractéristiques nutritionnelles de chacune d'entre elles, ainsi qu'à évaluer l'importance de l'association symbiotique dans différents cas.

QUELQUES CARACTÉRISTIQUES DES CASUARINACÉES

☐ L'association symbiotique des Casuarinacées avec des bactéries fixatrices d'azote du genre *Frankia*, qui leur permet de se développer sur des sols pauvres, a été largement décrite pour le genre *Casuarina* mais la symbiose *Gymnostoma-Frankia* a fait l'objet de peu de travaux. Ceux-ci concernent seulement *Gymnostoma papuanum* (RACETTE et TORREY, 1989) et *Gymnostoma sumatranum* (SAVOURÉ et LIM, 1991). En outre, une étude sur les nodules mycorhiziens de l'espèce endémique *Gymnostoma deplancheanum* a été réalisée par HUGUENIN, 1969.

☐ Les Casuarinacées ont un intérêt économique indéniable. Elles sont utilisées dans plusieurs régions du monde pour la production de bois de chauffe, comme brise-vent, comme espèce intercalaire en agroforesterie et pour la réhabilitation de sols dégradés (MIDLEY *et al.*, 1983 ; JAFFRÉ *et al.*, 1993). *Casuarina collina*, endémique à la Nouvelle-Calédonie, qui a fait l'objet d'essais et de plantations sur terrains nus depuis maintenant 15 ans, s'est également révélé bien adapté au réaménagement de certains sites dégradés (CHERRIER, 1990).

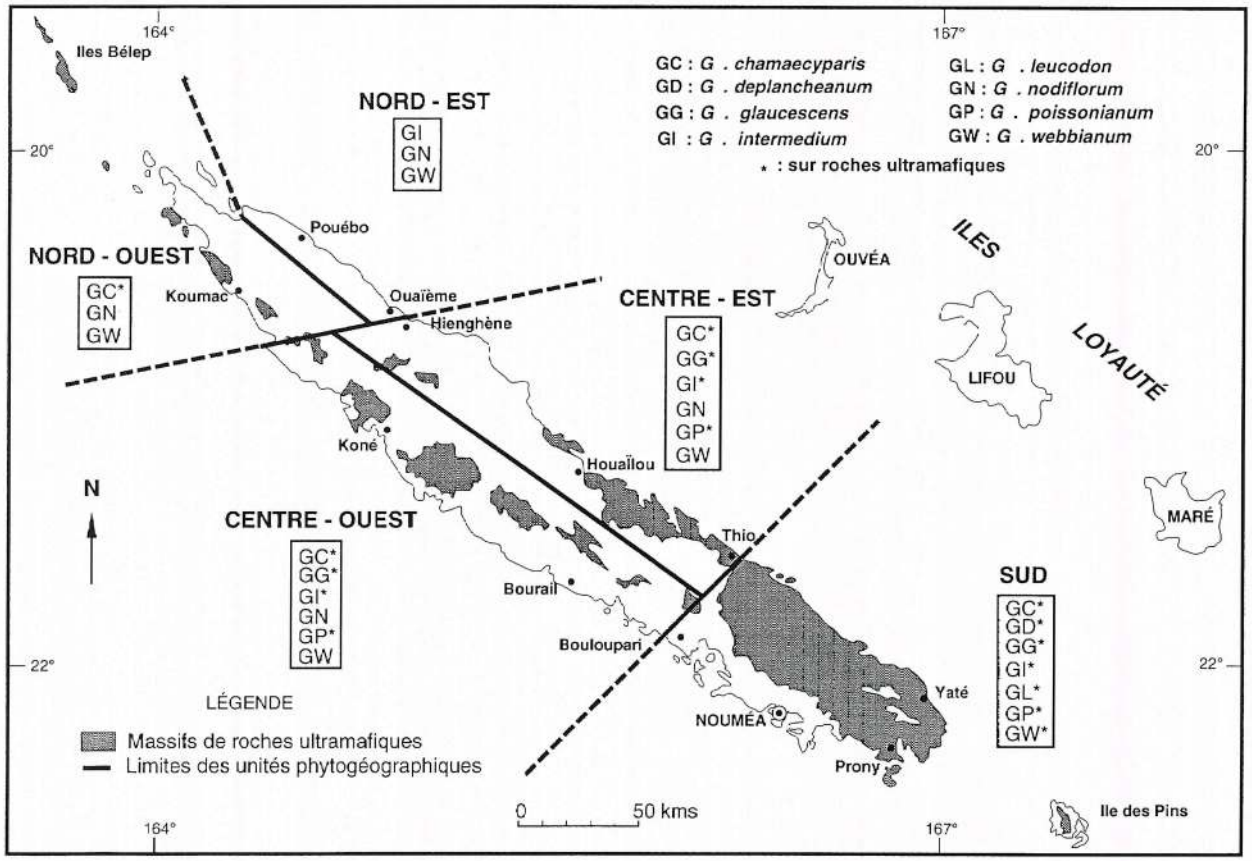
DISTRIBUTION ET ÉCOLOGIE

L'étude porte sur les espèces endémiques qui comprennent : *Casuarina collina* Poisson, *Gymnostoma chamaecyparis* (Poisson) L. Johnson, *G. deplancheanum* (Miquel) L. Johnson, *G. glaucescens* (Schlechter) L. Johnson, *G. intermedium* (Poisson) L. Johnson, *G. leucodon* (Poisson) L. Johnson, *G. nodiflorum* (Thunberg) L. Johnson, *G. poissonianum* (Schlechter) L. Johnson et *G. webbianium* (Miquel) L. Johnson.

Elles appartiennent toutes à la flore de la Grande Terre (cf. carte) et sont à l'état naturel absentes des Iles Loyauté.

Toutes ces espèces sont nettement héliophiles et ont un comportement grégaire. Elles constituent généralement la strate dominante monospécifique de groupements végétaux,

* Initialement rassemblé dans le genre *Casuarina* par POISSON (1874), le genre *Gymnostoma*, qui s'en distingue par des rameaux chlorophylliens quadrangulaires ou arrondis mais non multisillonnés, en a été séparé par JOHNSON (1980).



Répartition des *Gymnostoma* de Nouvelle-Calédonie.
Distribution of Gymnostoma *species in New Caledonia.*

parfois nettement pionniers, auxquels elles impriment une physionomie caractéristique qui se distingue bien sur les photographies aériennes par des cimes arrondies et une structure homogène.

Gymnostoma chamaecyparis, G. deplancheanum, G. leucodon et *G. poissonianum* sont localisés exclusivement sur les massifs de roches ultramafiques, encore appelés localement « terrains miniers » en raison de la présence de minerai de nickel. *G. intermedium* est aussi, à une exception près, cantonné à ces substrats. Il a été signalé une seule fois sur substrat différent, à une altitude de 950 m (échantillon d'herbier de



Peuplement de *Gymnostoma deplancheanum* sur sol ferralitique ferritique dans la région de la Plaine des Lacs (Massif du Sud).
A stand of Gymnostoma deplancheanum *on ferralitic ferritic soil (Oxysol) in the Plaine des Lacs region (Southern Massif).*



Peuplement de *Gymnostoma chamaecyparis* sur sol brun hypermagnésien dans la région de Kouaoua.
Gymnostoma chamaecyparis *formation on brown hypermagnesian soil (hypermagnesian inceptisol) in the region of Kouaoua.*

J- F. CHERRIER *in* MAC KEE n° 36 003) sur le sommet de la Roche Ouaïeme, massif métamorphique d'accès difficile qui demeure floristiquement mal connu.

Gymnostoma chamaecyparis et *G. deplancheanum* appartiennent aux maquis arbustifs et aux maquis paraforestiers. Le premier est associé à des sols hypermagnésiens généralement au-dessous de 600 m d'altitude à la base des massifs de roches ultramafiques tandis que le second occupe, dans le Grand Massif du Sud, des sols ferralitiques ferritiques désaturés cuirassés ou gravillonnaires, à des altitudes comprises entre 200 et 1000 m.

G. glaucescens, G. intermedium et *G. poissonianum* ont un comportement plus nettement forestier que les autres espèces du groupe et atteignent couramment des tailles supérieures à 15 m. Les individus les plus gros (diamètre à 1,30 m de hauteur > 40 cm) ont été observés chez *G. glaucescens*. Ces trois espèces ont une répartition géographique assez étendue et forment, sur des sols ferralitiques ferritiques variés et également sur alluvions, dans le cas de *G. glaucescens,* la strate supérieure de forêts denses humides peu puissantes d'origine probablement secondaire comme tendent à le montrer les études en cours. *G. poissonianum* occupe, entre 200 et 700 m d'altitude, des pentes érodées tandis que *G. intermedium* se trouve à la fois sur des pentes érodées et des plateaux ferralitiques gravillonnaires ou cuirassés, le plus fréquemment entre 700 et 1 000 m d'altitude.

Casuarina collina, Gymnostoma leucodon, Gymnostoma webbianum et *Gymnostoma nodiflorum* ont leur optimum écologique et leur plus grande fréquence dans des formations ripicoles et s'en éloignent seulement au bénéfice de conditions hydriques privilégiées. *G. leucodon* est strictement localisé dans le Grand Massif du Sud qui contient d'ailleurs les différentes Casuarinacées, à l'exception de *G. nodiflorum* qu' on ne rencontre pas sur terrains miniers et dont la limite sud se situe entre Canala et Thio. *G. webbianum* est, quant à lui, moins abondant sur substrat ultramafique que sur schistes ; il est plus fréquent dans la moitié nord du Territoire que dans la moitié sud.

Casuarina collina est de loin l'espèce la plus commune. Il est fréquent sur tout le Territoire et possède des individus de grande taille le long des rivières. Il se développe aussi abondamment dans des formations secondaires sur sols variés à basse altitude (< 350 m). Il se trouve assez couramment en populations denses sur des croûtes calcaires le long de la côte ouest dans des zones peu arrosées (900 à 1 100 mn de pluie par an), dont le climax est la forêt sclérophylle (JAFFRÉ, MORAT, VEILLON, 1993). Dans le nord du Territoire, sa présence en dehors des zones rivulaires traduit l'existence de lentilles ou de filons de serpentinites au sein des roches métamorphiques.

CONDITIONS ÉDAPHIQUES, CARACTÉRISTIQUES NUTRITIONNELLES DES DIFFÉRENTES ESPÈCES

MÉTHODE D'ÉTUDE

Pour chacune des 9 espèces endémiques, 6 plants de 1 à 2 m de haut, dont on s'est assuré pour la clarté de l'étude qu'ils étaient nodulés, ont été prélevés dans un peuplement représentatif.

Les différentes parties de chaque plant (tissus chlorophylliens, branches + tiges, racines, nodules racinaires) ont été séparées et réduites en poudre pour analyse. Des échantillons de sol, prélevés au niveau du système racinaire de chaque plant sur une profondeur de 10 cm, ont été analysés. Les déterminations chimiques ont été effectuées par le laboratoire d'analyse du Centre ORSTOM de Nouméa selon les méthodes décrites par PÉTARD (1991).

A titre de comparaison, des échantillons d'une Rhamnacée pionnière non nodulée *Alphitonia neocaledonica* (Schlechter) Guillaumin ont été prélevés, lorsque c'était possible, dans les différentes stations, et traités de la même manière que les échantillons de Casuarinacées.

COMPOSITION MINÉRALE DES SOLS DES DIFFÉRENTES STATIONS ÉCHANTILLONNÉES

Tous les sols, hormis celui de la station à *Gymnostoma nodiflorum* sur alluvions d'origine volcano-sédimentaire, sont issus de roches ultramafiques* et sont, de ce fait, très pauvres en P, K et Ca. Parmi les bases échangeables, Mg est prépondérant dans les différents sols d'origine ultramafique à l'exception de celui très désaturé de la station à *G. deplancheanum* (tableau I).

Le rapport Ca/Mg, qui régle l'alimentation minérale de Ca dans ces sols (JAFFRÉ, 1976), est excessivement défavorable dans le sol brun hypermagnésien de la station à *G. chamaecyparis* et moyennement défavorable dans les sols ferrallitiques ferritiques remaniés ou alluviaux des stations à *G. Glaucescens, G. Leucodon, G. poissonianum* et *G. webbianum*.

Les teneurs en N de l'horizon supérieur du sol, qui seul a été analysé, sont faibles à moyennement élevées et les variations non significatives.

Le rapport C/N se situe pour toutes les stations à des valeurs proches de 15 ou supérieures, ce qui indique

* Les roches ultramafiques (ou ultrabasiques) comprennent des péridotites et des serpentinites. Ce sont des roches constituées de silicates de magnésium renfermant du Fe et des traces de Ni, Co, Mn... La phase ultime de leur altération conduit à la formation de latérites dont le constituant principal est un hydroxyde de fer : la goethite. Les sols issus de roches ultramafiques sont, d'une part, des sols peu évolués riches en Mg (sols hypermagnésiens), d'autre part des sols très évolués : sols ferralitiques ferritiques (JAFFRÉ *et al.*, 1970 ; LATHAM, 1975) qui peuvent être secondairement rajeunis par érosion, colluvionnement et apport de Mg par lessivage oblique.

TABLEAU I

CARACTÉRISTIQUES CHIMIQUES DES SOLS DES DIFFÉRENTES STATIONS D'ÉCHANTILLONNAGES DES CASUARINACÉES

Espèces	pH	C (1) mg g^{-1}	N mg g^{-1}	P mg kg^{-1}	Eléments totaux (2) K %	Ca %	Mg %	Ni %	Mn %	Bases échangeables (3) K	Ca	Mg	Na
Casuarina													
C. collina	6,6 ± 0,3	12,8	0,58 ± 0,35	68 ± 12	0,036 ± 0,019	0,18 ± 0,16	2,86 ± 0,52	0,60 ± 0,19	0,38 ± 0,07	0,09	0,61	3,87	0,08
Gymnostoma													
G. chamaecyparis	6,7 ± 0,3	38,2	2,53 ± 0,6	52 ± 13	0,032 ± 0,009	0,08 ± 0,06	3,98 ± 1,24	0,42 ± 0,07	0,56 ± 0,06	0,19	1,59	57,47	0,37
G. deplancheanum	4,7 ± 0,2	25,6	0,99 ± 0,5	143 ± 28	0,01 ± 0,004	< 0,01	1,11 ± 0,04	0,20 ± 0,03	0,20 ± 0,05	0,06	0,67	0,42	0,12
G. glaucescens	5,3 ± 0,8	37,5	2,28 ± 0,6	113 ± 17	0,012 ± 0,009	< 0,01	1,89 ± 0,56	0,69 ± 0,11	0,57 ± 0,2	0,19	0,60	2,25	0,2
G. intermedium	5,1 ± 0,5	26,7	1,69 ± 0,33	93 ± 11	< 0,01	< 0,01	1,81 ± 0,47	0,71 ± 0,08	0,54 ± 0,23	0,20	0,80	1,12	0,22
G. leucodon	6,4 ± 0,2	11,7	0,73 ± 0,25	64 ± 5	0,017 ± 0,005	0,06 ± 0,05	2,97 ± 0,05	0,30 ± 0,07	0,26 ± 0,04	0,06	0,20	3,20	0,08
G. poissonianum	6,9 ± 0,2	8,4	0,55 ± 0,14	62 ± 19	0,017 ± 0,005	0,25 ± 0,09	8,52 ± 2,19	0,87 ± 0,12	0,48 ± 0,10	0,08	1,36	6,40	0,11
G. webbianum	5,8 ± 0,5	24,8	1,68 ± 0,82	171 ± 38	0,014 ± 0,006	< 0,01	3,63 ± 1,01	0,52 ± 0,15	0,43 ± 0,15	0,16	1,19	5,00	0,15
G. nodiflorum	5,6 ± 0,3	26,4	1,44 ± 0,2	350 ± 60	0,031 ± 0,005	2,05 ± 0,06	1,82 ± 0,05	0,016 ± 0,002	0,06 ± 0,01	0,18	5,69	3,86	0,17

(1) Moyennes de 2 valeurs.
(2) Moyennes de 6 valeurs.
(3) Moyennes de 2 valeurs (meq 100 g^{-1}).



Gymnostoma poissonianum (route du Dzumac, 300 m).
Gymnostoma poissonianum *(Dzumac road, 300 m altitude).*

que la décomposition organique est lente et N peu disponible.

On constate d'ailleurs, dans les différents peuplements, une accumulation au sol d'une litière mal décomposée qui semble s'opposer à l'installation des semis. Une étude à été entreprise pour expliquer ce phénomène.

Les teneurs en Ni sont relativement élevées dans tous les sols issus de roches ultramafiques. Elles s'échelonnent de 0,20 % pour la station à *G. deplancheanum* sur sol ferralitique ferritique induré à 0,87 % dans la station à *G. poissonianum* sur sol ferralitique ferritique érodé. Enfin, les teneurs en Mn sont également supérieures aux teneurs couramment rencontrées dans les sols. Les valeurs les plus élevées se trouvent dans celui de la station à *G. intermedium*. Il convient de souligner qu'en raison des différences de pH, Mn est moins disponible pour les plantes dans la station à *G. chamaecyparis* (pH : 6,7) que dans les sols des stations à *G. intermedium* (pH : 5,13) ou à *G. deplancheanum* (pH : 4,7).

COMPOSITION MINÉRALE DES ORGANES CHLOROPHYLLIENS

Les teneurs en éléments minéraux des organes chlorophylliens des différentes espèces ont été comparées aux valeurs moyennes obtenues à partir d'un grand nombre d'analyses foliaires de 72 à 118 espèces différentes, associées à diverses catégories de végétations et de sols sur roches ultramafiques (JAFFRÉ, 1980). Ces résultats sont présentés dans les tableaux II, III et IV.

Casuarinacées des maquis miniers

Les organes chlorophylliens de *G. chamaecyparis* et de *G. deplan-*

TABLEAU II

COMPARAISON DE LA COMPOSITION MINÉRALE DES TISSUS CHLOROPHYLLIENS DES *GYMNOSTOMA* DES MAQUIS SUR ROCHES ULTRAMAFIQUES AVEC LA COMPOSITION MOYENNE DES TISSUS CHLOROPHYLLIENS DE 100 DICOTYLÉDONES SUR SOLS ANALOGUES

Espèces	Tissus chlorophylliens							
	N %	P mg kg^{-1}	K %	Ca %	Mg %	Na %	Mn mg kg^{-1}	Ni mg kg^{-1}
Sur sol hypermagnésien								
G. chamaecyparis	0,81 ± 0,06	150 ± 20	0,29 ± 0,07	0,62 ± 0,14	0,37 ± 0,07	0,023 ± 0,03	70 ± 29	57 ± 23
Moyenne sur 100 Dicotylédones	1,03	340	0,81	1,04	0,51	0,16	270	110
Sur sol ferralitique ferritique désaturé								
G. deplancheanum	0,81 ± 0,03	160 ± 10	0,52 ± 0,11	1,17 ± 0,08	0,21 ± 0,04	0,48 ± 0,5	535 ± 427	15 ± 5
Moyenne sur 100 Dicotylédones	0,91	320	0,59	1,10	0,24	0,21	950	28

cheanum (tableau II) ont, excepté pour le Na, des teneurs en éléments minéraux inférieures ou sensiblement égales aux teneurs moyennes des Dicotylédones arbustives poussant sur les mêmes types de sol. Ce sont donc avant tout des espèces frugales en éléments majeurs, qui ont la capacité de limiter la pénétration des éléments en excès (Ni, Mn, Mg) dans leur tissus.

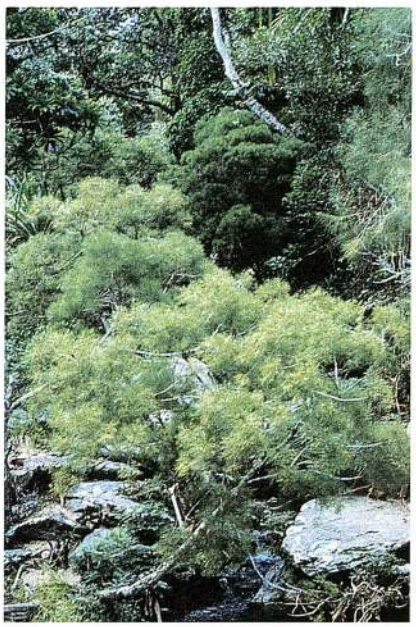
Casuarinacées forestières et paraforestières

Les teneurs en éléments minéraux des organes chlorophylliens des espèces à caractère forestier (*G. glaucescens, G. intermedium* et *G. poissonianum)* sont rapportées dans le tableau III. A l'exception de Na pour les trois espèces et de Mn pour *G. intermedium*, les teneurs observées dans ces trois espèces sont inférieures ou sensiblement égales aux teneurs moyennes des Dicotylédones de forêt ou de maquis paraforestiers sur roches ultramafiques.

Casuarinacées préférentiellement ripicoles

La composition minérale des organes chlorophylliens des Casuarinacées préférentiellement ripicoles (*C. collina, G. leucodon, G. nodiflorum* et *G. webbianum),* comparée à celle des Dicotylédones de forêts sur roches ultramafiques, est rapportée dans le tableau IV, p. 38.

Les teneurs en Ca, en K et en Mg des quatre Casuarinacées sont relativement basses, inférieures ou sensiblement égales à celles des Dicotylédones de forêt sur roches ultramafiques. L'inverse s'observe pour les teneurs en N et en P de *C. collina* et de *G. nodiflorum*, ainsi que pour les teneurs en Na de cette dernière espèce qui est la



Gymnostoma nodiflorum sur la berge d'un affluent de la rivière Tiwaka.
Gymnostoma nodiflorum *on the banks of a tributary of Tiwaka river.*

TABLEAU III

COMPARAISON DE LA COMPOSITION MINÉRALE DES TISSUS CHLOROPHYLLIENS DES *GYMNOSTOMA* DES FORÊTS ET MAQUIS PARAFORESTIERS AVEC LA COMPOSITION MINÉRALE DES TISSUS CHLOROPHYLLIENS DE 118 ET 72 DICOTYLÉDONES SUR SOLS ANALOGUES

Espèces	Tissus chlorophylliens							
	N %	P mg kg^{-1}	K %	Ca %	Mg %	Na %	Mn mg kg^{-1}	Ni mg kg^{-1}
G. glaucescens	0,96 ± 0,07	130 ± 10	0,70 ± 0,06	1,12 ± 0,19	0,19 ± 0,03	0,62 ± 0,1	539 ± 293	19 ± 10
G. intermedium	0,81 ± 0,07	140 ± 10	0,42 ± 0,07	0,92 ± 0,16	0,18 ± 0,05	0,36 ± 0,05	2 913 ± 1 181	14 ± 3
G. poissonianum	0,91 ± 0,06	190 ± 30	0,5 ± 0,15	0,82 ± 0,13	0,28 ± 0,04	0,27 ± 0,04	67 ± 23	15 ± 4
Moyenne sur 118 Dicotylédones de forêt sur sol ultramafique	1,34	440	0,86	1,55	0,49	0,25	250	110
Moyenne sur 72 Dicotylédones du maquis paraforestier	1,02	310	0,73	1,04	0,33	0,24	600	90

TABLEAU IV

COMPARAISON DE LA COMPOSITION MINÉRALE DES TISSUS CHLOROPHYLLIENS DES CASUARINACÉES RIPICOLES AVEC LA COMPOSITION MINÉRALE DES TISSUS CHLOROPHYLLIENS DE 118 DICOTYLÉDONES SUR SOLS ANALOGUES

Espèces	Tissus chlorophylliens							
	N %	P mg kg^{-1}	K %	Ca %	Mg %	Na %	Mn mg kg^{-1}	Ni mg kg^{-1}
C. collina	1,60 0,19	470 110	0,53 0,08	0,93 0,13	0,28 0,04	0,21 0,06	341 94	52 14
G. leucodon	1,38 ± 0,07	160 ± 10	0,42 ± 0,04	0,95 ± 0,10	0,16 ± 0,02	0,26 ± 0,09	177 ± 48	47 ± 14
G. nodiflorum	1,57 ± 0,06	640 ± 80	0,56 ± 0,06	0,65 ± 0,07	0,19 ± 0,01	0,56 ± 0,05	183 ± 26	9 ± 2
G. webbianum	1,14 ± 0,11	240 ± 20	0,60 ± 0,07	0,73 ± 0,14	0,20 ± 0,04	0,23 ± 0,05	458 ± 235	20 ± 5
Moyenne sur 118 Dicotylédones de forêt sur sol ultramafique	1,34	440	0,86	1,55	0,49	0,25	250	110

seule à être absente des massifs miniers.

COMPOSITION MINÉRALE DE LA PLANTE ENTIÈRE

La composition minérale de la plante entière de chaque espèce de Casuarinacées et celle d'une espèce témoin *(Alphitonia neocaledonica)*, lorsqu'elle est représentée dans la station, ont été calculées à partir de la composition en éléments minéraux des différentes parties de la plante dont les poids secs ont été préalablement déterminés. Ces résultats sont présentés dans le tableau V.

Les teneurs en K et en P sont peu élevées dans tous les cas. Elles sont pour une même station moins élevées chez les Casuarinacées que chez *Alphitonia neocaledonica*. Les teneurs les plus fortes dans ces 2 éléments s'observent chez *C. collina* (240 mg kg^{-1} de P et 0,38 % de K) et chez *G. nodiflorum* (360 mg kg^{-1} de P et 0,29 % de K).

Les teneurs en calcium sont relativement faibles mais le plus souvent, pour une même station, plus élevées chez les Casuarinacées que chez *Alphitonia*. La teneur la plus élevée a été enregistrée chez *G. glaucescens* (1,28 %) et *G. deplancheanum* (1,12 %). Toutes les autres espèces ont des teneurs en Ca inférieures à 1 %.

Les teneurs en Mg sont le plus souvent, pour une même station, du même ordre de grandeur chez les Casuarinacées et chez *Alphitonia*. La teneur la plus élevée s'observe chez *G. chamaecyparis* (0,22 %) qui se développe sur le sol le plus riche en Mg.

Le rapport Ca/Mg est supérieur à 3 chez toutes les Casuarinacées en dépit d'un déséquilibre de ces 2 éléments dans certains sols. Ceci montre que ces espèces rétablissent dans leurs tissus un rapport Ca/Mg normal.

D'une manière générale, les teneurs en Na des Casuarinacées sont relativement élevées et, dans tous les cas, supérieures à celles d'*Alphitonia neocaledonica*.

Les teneurs en N des Casuarinacées sont supérieures à celles de la plante témoin pour *C. collina* et *G. leucodon*, sensiblement identiques pour *G. webbianum*, *G. chamaecyparis* et *G. intermedium* et inférieures pour *G. deplancheanum*. Les valeurs les plus élevées s'observent chez *C. collina* (0,91 %) et *G. nodiflorum* (0,86 %). La valeur la plus basse appartient à *G. intermedium* avec 0,41 %.

TABLEAU V

COMPOSITION EN ÉLÉMENTS MINÉRAUX DE LA PLANTE ENTIÈRE DES DIFFÉRENTES ESPÈCES DE CASUARINACÉES COMPARÉE À CELLE D'*ALPHITONIA NEOCALEDONICA* (RHAMNACÉES) DANS LA MÊME STATION

Localités et espèces	Eléments minéraux (moyenne de 6 plants)					
	N %	P mg kg^{-1}	K %	Ca %	Mg %	Na %
Rivière des Pirogues						
Alphitonia	0,45 ± 0,10	130 ± 40	0,42 ± 0,11	0,48 ± 0,14	0,13 ± 0,01	0,04 ± 0,02
G. leucodon	0,68 ± 0,07	100	0,22 ± 0,02	0,78 ± 0,13	0,07 ± 0,01	0,11 ± 0,02
C. collina	0,91 ± 0,12	240 ± 70	0,38 ± 0,06	0,79 ± 0,10	0,17 ± 0,04	0,11 ± 0,03
Plaines des Lacs						
Alphitonia	0,72 ± 0,08	140 ± 10	0,38 ± 0,06	0,99 ± 0,29	0,08 ± 0,02	0,06 ± 0,01
G. deplancheanum	0,55 ± 0,04	100 ± 20	0,25 ± 0,04	1,12 ± 0,4	0,12 ± 0,02	0,27 ± 0,03
Rivière Bleue						
Alphitonia	0,41 ± 0,05	100	0,28 ± 0,04	0,41 ± 0,08	0,10 ± 0,03	0,03 ± 0,01
G. webbianum	0,43 ± 0,06	70 ± 20	0,23 ± 0,06	0,72 ± 0,07	0,11 ± 0,05	0,08 ± 0,01
Tontouta						
Alphitonia	0,44 ± 0,04	120 ± 100	0,26 ± 0,05	0,59 ± 0,13	0,21 ± 0,03	0,01 ± 0,00
G. chamaecyparis	0,41 ± 0,03	90 ± 20	0,17 ± 0,05	0,66 ± 0,14	0,22 ± 0,03	0,12 ± 0,02
Dzumac 1						
Alphitonia	0,38 ± 0,04	110 ± 20	0,30 ± 0,03	1,28 ± 0,14	0,09 ± 0,02	0,02 ± 0,01
G. intermedium	0,41 ± 0,03	80 ± 10	0,18 ± 0,03	0,86 ± 0,08	0,08 ± 0,01	0,13 ± 0,02
Dzumac 2						
G. poissonianum	0,47 ± 0,05	90 ± 10	0,25 ± 0,08	0,61 ± 0,07	0,13 ± 0,02	0,12 ± 0,02
Etoile filante						
G. glaucescens	0,44 ± 0,05	< 50	0,27 ± 0,06	1,28 ± 0,11	0,08 ± 0,11	0,22 ± 0,07
Ciu						
G. nodiflorum	0,86 ± 0,08	360 ± 110	0,29 ± 0,02	0,52 ± 0,03	0,12 ± 0,03	0,23 ± 0,02

NODULATION

L'aptitude à la nodulation des différentes Casuarinacées a été étudiée *in situ* sur 793 arbres d'une hauteur moyenne de 1 à 2 m. Toutes les espèces se sont révélées être nodulées. Le pourcentage de plantes nodulées varie de 28 % chez *Gymnostoma nodiflorum* à 77 % chez *Casuarina collina* (tableau VI, p. 40).

La masse de nodules représente 1,3 % du poids total de la plante chez *Casuarina collina* et varie de 0,3 % à 1,6 % chez les espèces de *Gymnostoma*. Les valeurs les plus élevées ont été observées pour *G. chamaecyparis* et *G. nodiflorum*.

CONCLUSION

L'étude de la distribution et de l'écologie des différentes espèces de Casuarinacées, endémiques à la Nouvelle-Calédonie, montre qu'elles sont préférentiellement liées aux affleurements de roches ultramafiques. *G. chamaecyparis*, *G. deplancheanum*, *G. glaucescens* et *G. leucodon* leur sont strictement inféodés, *G. intermedium* leur est préférentiellement lié, *G. webbianum* et *C. collina* y sont largement représentés. Seul *G. nodiflorum* se trouve principalement en dehors ou en limite des terrains miniers.

Il est vraisemblable que le caractère héliophile et pionnier des Casuarinacées leur confère une prédilection pour les groupements

TABLEAU VI

NODULATION DES CASUARINACÉES *IN SITU*

Espèces	% de plants nodulés	% du poids sec total de la plante
Casuarina		
C. collina	77	1,3 ± 0,5
Gymnostoma		
G. deplancheanum	29	1,3 ± 0,5
G. poissonianum	47	0,8 ± 0,4
G. chamaecyparis	38	1,6 ± 1,1
G. intermedium	45	0,8 ± 0,3
G. nodiflorum	28	1,5 ± 0,5
G. glaucescens	33	0,6 ± 0,3
G. webbianum	66	0,3 ± 0,1
G. leucodon	47	0,9 ± 0,6



Nodosité actinorhizienne sur racines de *Gymnostoma deplancheanum*.
Actinorhizian nodosity on roots of Gymnostoma deplancheanum.

végétaux ouverts (maquis ou maquis paraforestiers) ou de lisière (formations ripicoles ou cicatricielles).

La composition minérale des organes chlorophylliens des différentes espèces ne permet pas de différencier, de manière nette, les Casuarinacées des autres espèces des terrains miniers. Leurs concentrations en P, K et Ca sont faibles, les teneurs en Ni sont relativement basses au regard des teneurs de cet élément dans le sol. Quant aux teneurs en Mn, bien qu'assez élevées chez *G. intermedium*, elles n'ont rien d'exceptionnel pour des espèces croissant sur des sols ferralitiques ferritiques désaturés issus de roches ultramafiques. Enfin, seule la teneur relativement élevée en Na de la plupart des Casuarinacées apparaît comme une caractéristique particulière peu commune, par ailleurs, chez les espèces des terrains miniers.

En ce qui concerne N, la nodulation des *Gymnostoma* ne se traduit guère, contrairement à ce qui se passe pour les légumineuses des maquis miniers (JAFFRÉ, 1980), par une augmentation corrélative de leurs teneurs en cet élément. Ainsi les Casuarinacées des maquis et celles des forêts non ripicoles ne présentent-elles pas des concentrations en N qui permettent de les distinguer des autres espèces associées aux mêmes groupements végétaux. Une augmentation des teneurs en N par rapport aux valeurs moyennes observées chez d'autres Dicotylédones est seulement sensible chez les *Gymnostoma* ripicoles et surtout chez *Casuarina collina* qui, en dépit de quantités très faibles en N dans le sol, présente la concentration la plus forte dans ses tissus.

En définitive, les Casuarinacées étudiées apparaissent parfaitement adaptées aux sols pauvres et déséquilibrés sur lesquels elles poussent puisque peu exigeantes en éléments majeurs (P, K, Ca) et peu sensibles à la toxicité du sol. Il n'est cependant pas exclu que certains des facteurs édaphiques défavorables puissent avoir un effet négatif sur l'efficacité de la nodulation.

Il convient aussi de souligner le caractère dominant, aussi bien en taille qu'en biomasse par individu, des Casuarinacées dans les formations pionnières ou de lisière où elles se développent. Leur particularité nutritionnelle et notamment fixatrice d'azote agirait, hormis pour *Casuarina collina* qui associe croissance rapide et teneurs élevées en azote, davantage sur la vitesse de croissance que sur la concentration en éléments minéraux dans la plante. Ceci est parfaitement illustré par *C. chamaecyparis* et *G. deplancheanum*, toutes deux relativement pauvres en éléments minéraux dans leurs tissus, qui surciment toujours dans les formations secondaires où

se développent la plupart des espèces du même âge.

Il est vraisemblable, comme souligné pour différents *Casuarina* australiens (REDDELL *et al.*, 1986), que la capacité fixatrice de N_2 par des *Frankia* associés permette aux espèces pionnières et cicatricielles du genre *Gymnostoma* en Nouvelle-Calédonie de bénéficier d'une croissance plus rapide, qui les rendrait compétitives pour coloniser des sols nus ou dégradés.

Les Casuarinacées endémiques de la Nouvelle-Calédonie présentent donc, compte tenu de leur diversité et de leurs particularités écologiques, un intérêt indéniable en ce qui concerne leur utilisation pour la réhabilitation de sols dégradés et de déblais miniers. En outre, du fait de leur endémisme et pour certaines de leur localisation exclusive sur des sols issus de roches ultramafiques, les *Gymnostoma* pourraient se révéler être une source de souches de *Frankia* très originales. □

Tanguy JAFFRÉ, Frédéric RIGAULT, Stéphane McCOY
Laboratoire de Botanique
ORSTOM
B.P. A 5
NOUMÉA (Nouvelle-Calédonie)

Daniel GAUTHIER
Laboratoire de Microbiologie
ORSTOM
B.P. A 5
NOUMÉA (Nouvelle-Calédonie)

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CHERRIER (J.-F.), 1990.
Reverdissement des terrains miniers en Nouvelle-Calédonie. Bois et Forêts des Tropiques 225 (3) : 5-23.

DILCHER (D. L.), CHRISTOPHEL (D. C.), BHAGWANDIN (H. D.) and SCRIVEN (L. J.), 1990.
Evolution of the Casuarinaceae :morphological comparisons of some extant species. Amer. J. Bot. 77 (3) : 338-355.

HUGUENIN (B.), 1969.
Les nodules mycorhiziens du *Casuarina deplancheana* de Nouvelle-Calédonie. Thèse de 3e cycle de la Faculté des Sciences de Rouen. Multigr. 59 p.

JAFFRÉ (T.), LATHAM (M.), QUANTIN (P.), 1970.
Les sols des massifs miniers de Nouvelle-Calédonie et leur relation avec la végétation. Rapp. Multigr. 20 p., ORSTOM, Nouméa.

JAFFRÉ (T.), 1976.
Composition chimique et conditions de l'alimentation minérale des plantes sur roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie. Cah. ORSTOM, Sér. Biologie, Vol. XI, n° 1 : 53-63.

JAFFRÉ (T.), 1980.
Etude écologique du peuplement végétal des sols dérivés de roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie. Travaux et Documents de l'ORSTOM, n° 124, 273 p. ORSTOM, Paris.

JAFFRÉ (T.), MORAT (Ph.), VEILLON (J.-M.), 1993.
Etude floristique et phytogéographique de la forêt sclérophylle de Nouvelle-Calédonie. Bull. Mus. natl. Hist. nat. 4e sér., sect. B, Adansonia 15 (1-4) : 107-147.

JAFFRÉ (T.), RIGAULT (F.), SARRAILH (J.-M.), 1993.
Essais de revégétalisation par des espèces locales d'anciens sites miniers de la région de Thio. Rapp. Tech. n° 7. ORSTOM-CIRAD-Forêt-Province Sud, Nouméa, 31 p.

JOHNSON (L. A. S.), 1980.
Notes on Casuarinaceae. Telopea. 2 : 82-84.

JOHNSON (L. A. S.), 1982.
Note on Casuarinaceae II. J. Adelaide Bot. Gard. 6 : 73-87.

LATHAM (M.), 1975.
Les sols d'un massif de roches ultrabasiques de Nouvelle-Calédonie : Le Boulinda. Les sols à accumulation ferrugineuse relative. Cah. ORSTOM. Sér. Péd., vol. XIII, n° 2 : 159-172.

MIDGLEY (S. J.), TURNBULL (J. W.) and JOHNSTON (R. D.) Eds, 1983.
Casuarina ecology management and utilization. CSIRO, Melbourne, Australia, 286 p.

PETARD (J.), 1991.
Méthodes d'analyses employées au Laboratoire du Centre ORSTOM de Nouméa. Rapp. Tech. ORSTOM, Nouméa. 20 p.

POISSON (J.), 1874.
Recherches sur les *Casuarina* et en particulier sur ceux de la Nouvelle-Calédonie. Nouvelle archives du Mus. natl. Hist. nat., Paris, 10 : 59-111.

RACETTE (S.), TORREY (J. G.), 1989.
The isolation, culture and infectivity of a *Frankia* strain from *Gymnostoma papuanum* (Casuarinaceae). Plant and Soil 118 : 165-170.

REDDELL (P.), BOWEN (G. D.), ROBSON (A. D.), 1986.
Nodulation of Casuarinaceae in relation to host species and soil properties. Aus. J. Bot. 34 : 435-444.

SAVOURÉ (A.), LIM (G.), 1993.
Characterization of an effective *Frankia* (ISU 0224887) isolated from nodules of *Gymnostoma sumatranum*. Plant and Soil 131 : 21-27.

RÉSUMÉ

LES CASUARINACÉES ENDÉMIQUES DE NOUVELLE-CALÉDONIE
Caractéristiques écologiques et nutritionnelles

Les différentes espèces de Casuarinacées endémiques, 8 *Gymnostoma* et 1 *Casuarina*, dont la répartition et les conditions écologiques sont précisées dans cet article, ont un comportement grégaire et une préférence marquée pour les groupements ouverts (maquis et maquis paraforestiers) ou de lisière (formations ripicoles ou cicatricielles). Elles sont adaptées aux sols pauvres et souvent déséquilibrés sur lesquels elles poussent. Elles sont peu exigeantes en éléments majeurs (P, K, Ca), certaines tolèrent de forts déséquilibres Ca/Mg dans le sol, la plupart sont peu sensibles à la toxicité de Ni ou à celle de Mn. La plupart des espèces ont des teneurs relativement élevées en Na dans leurs tissus. Bien que toutes soient nodulées, on n'enregistre pas de teneurs élevées en N. Toutefois l'augmentation de la teneur des organes chlorophylliens en cet élément est sensible chez les *Gymnostoma* ripicoles et surtout chez *Casuarina collina*.

Les Casuarinacées endémiques de la Nouvelle-Calédonie présentent, compte tenu de leur diversité et de leurs particularités écologiques, un intérêt indéniable en ce qui concerne leur utilisation pour la réhabilitation de sols dégradés et de déblais miniers. En outre, du fait de leur endémisme et pour certaines de leur localisation exclusive sur sols issus de roches ultramafiques, les *Gymnostoma* sont peut-être associés à des souches de *Frankia* très originales.

Mots-clés : *Casuarina. Gymnostoma. Frankia.* Roche. Teneur en éléments minéraux. Nouvelle-Calédonie.

ABSTRACT

ENDEMIC CASUARINACEAE OF NEW CALEDONIA
Ecological and nutritional characteristics

The different species of Casuarinaceae, 8 *Gymnostoma* species and 1 *Casuarina*, whose distribution and ecological conditions are given in this article are of a gregarious nature and exhibit a marked preference for vegetation formations such as open shrubland, tall closed shrubland, large rain forest gaps and riparian forest formations. They are perfectly suited to the poor, often imbalanced edaphic nature of ultramafic substrates. They have a low demand for essential elements (P, K, Ca) and several species tolerate soils in which there is a strong imbalance between Ca and Mg. Most species tolerate Ni and Mn toxicity and possess an elevated concentration of Na in their tissue. Even though all the species of Casuarinaceae in New Caledonia nodulate, the percentage of N was not higher in the *Casuarina* photosynthetic tissue than in those of the non nodulating associated plants. The fixation of this element is only slightly higher in the riparian *Gymnostoma* species and notably higher in *Casuarina collina*.

Because of their high diversity and their ecological particularities, the endemic Casuarinaceae of New Caledonia are particularly valuable in the rehabilitation of degraded soils and mine waste. In addition to the endemic nature and exclusive occurrence on ultramafic substrates of *Gymnostoma*, the genus may also be associated with a new source of *Frankia* of unknown potential.

Key words : *Casuarina. Gymnostoma. Frankia.* Rocks. Mineral content. New Caledonia.

RESUMEN

LAS CASUARINACEAS ENDEMICAS DE NUEVA CALEDONIA
Características ecológicas y nutricionales

Las distintas especies de Casuarináceas endémicas, 8 *Gymnostoma* y 1 *Casuarina* cuya distribución y condiciones ecológicas se precisan en el presente artículo, tienen un comportamiento gregario y una preferencia señalada por las agrupaciones abiertas (matorrales convencionales y matorrales paraforestales) o de linderos (formaciones ripícolas o cicatriciales). Estas especies están adaptadas a los suelos pobres y frecuentemente desequilibrados en los cuales crecen. Tales especies son poco exigentes en elementos mayores (P, K, Ca), algunas toleran desequilibrios acusados Ca/Mg en el suelo, y en su mayor parte son poco sensibles a la toxicidad del Ni o de aquella del Mn. La mayor parte de las especies presentan concentraciones relativamente elevadas de Na en sus tejidos. Aún cuando todas ellas estén noduladas, no se observan concentraciones elevadas de N. No obstante, el aumento de la concentración de los órganos clorofilianos en cuanto a este elemento es apreciable en el caso de las *Gymnostoma* ripícolas y, sobretodo, en la *Casuarina collina*.

Las Casuarináceas endémicas de Nueva Caledonia presentan, habida cuenta de su diversidad y sus particularidades ecológicas, un interés indiscutible por lo que se refiere a su empleo para la rehabilitación de suelos degradados o escoriales mineros. Además, debido a su endemismo y, para algunas de ellas, de sus ubicaciones exclusivas en suelos procedentes de rocas ultramáficas, las *Gymnostoma* se podrán combinar, posiblemente, con cepas de *Frankia* muy originales.

Palabras clave : *Casuarina. Gymnostoma. Frankia.* Roca. Contenido mineral. Nueva Caledonia.

SYNOPSIS

ENDEMIC CASUARINACEAE OF NEW CALEDONIA
Ecological and nutritional characteristics

TANGUY JAFFRÉ, DANIEL GAUTHIER, FRÉDÉRIC RIGAULT, STÉPHANE McCOY

In comparison to its modest surface area of 19,000 km^2, New Caledonia possesses an abundance of endemic Casuarinaceae : 8 species of *Gymnostoma* out of the 18 which make up this genus, and one endemic species of *Casuarina*.

The focus of this paper is on preliminary work in which characteristics of the different species formations were identified and site conditions examined. In addition, foliar samples taken of each species were analysed to determine their mineral nutrient content and also to evaluate the symbiotic *Frankia* / Casuarinaceae association for the different species.

DISTRIBUTION AND ECOLOGY

The two genera tend to occur on soils derived from ultramafic rock. The genus *Gymnostoma* possesses 4 species which exist solely on ultramafites, 3 species on a variety of ultramafic and non-ultramafic substrates and 1 species, *G. nodiflorum*, found on non-ultramafic substrates. All species are gregarious in behaviour and favour open vegetation formations (maquis and paraforest maquis) or boundary formations (riparian or forest gaps).

Gymnostoma chamaecyparis and *G. deplancheanum* belong to shrub maquis and paraforest maquis formations. *G. chamaecyparis* is associated with hypermagnesian soils (hypermagnesian inceptisol) below 600 m altitude at the base of ultramafic massifs. *G. deplancheanum* occurs on ferralitic ferritic desaturated hardpan or gravelly soils (Oxisol) on the southern massif at altitudes between 200 and 1,000 m.

Gymnostoma glaucescens, *G. intermedium* and *G. poissonianum* are forest species and attain heights of 15 m or more. These three species have a widespread geographic distribution, grow on various types of ferralitic ferritic soils and in the case of *G. glaucescens* on alluvial soils. They tend to also dominate the canopy of secondary rain forest formations. *G. poissonianum* occurs between 200 and 700 m on eroded slopes. Most often found between 700 and 1,000 m, *G. intermedium* exists on eroded slopes, ferralitic gravelly and hardpan soils of plateau areas.

Casuarina collina, *Gymnostoma leucodon*, *G. webbianum* and *G. nodiflorum* are most often encountered in riparian formations yet they may exist in neighbouring formations when hydric conditions are favourable. *G. leucodon* is restricted to the southern massif. *G. nodiflorum* and *G. webbianum* are more common in the northern half of the Grande Terre.

Casuarina collina is common throughout New Caledonia. It is frequently encountered as tall riparian formations, yet is equally abundant in low-rainfall (900 to 1,100 mm annually) secondary formations on a wide range of soils below 350 m altitude. In the northern region of Grande Terre, the presence of this species outside riparian formations is due to the presence of lenses or veins of serpentinite included within metamorphic rock formations.

EDAPHIC CONDITIONS OF SURVEY

Apart from the alluvial soils associated with *G. nodiflorum* which are of volcano-sedimentary origin, all the other soil types originate from ultramafic rock. Soils derived from ultramafites are deficient in N, P, K and Ca. Among the exchangeable bases, Mg is dominant in the different soils originating from ultramafic material, with the exception of heavily desaturated soil associated with *G. deplancheanum* formations.

The Ca/Mg ratio, which regulates Ca assimilation in these soils, is extremely unfavourable in brown hypermagnesian soils (Hypermagnesian inceptisol) underneath *G. chamaecyparis* formations and slightly unfavourable in ferralitic ferritic soils associated with *G. glaucescens*, *G. leucodon*, *G. poissonianum* and *G. webbianum*.

Ni content is relatively high in all soils derived from ultramafic rock. Values range from 0.20 % in *G. deplancheanum* ferralitic ferritic hardpan substrates to 0.87 % in eroded ferralitic ferritic substrates underneath *G. poissonianum*. Mn content is also relatively high in all ultramafic soils. The highest levels are found in edaphic substrates associated with *G. intermedium*.

FOLIAR MINERAL NUTRIENTS OF THE DIFFERENT SPECIES

Foliar analysis is unable to show any definite difference between Casuarinaceae and other ultramafic plant species. Levels of P, K, and Ca tend to be low in the endemic Casuarinaceae. Foliar Ni concentrations are relatively low in comparison with levels of this element in the soil. Mn content in *G. intermedium* is notably high in contrast to the negligible amount found in other *Gymnostoma* species occurring on similar ferralitic ferritic desaturated soils. The relatively high foliar concentration of Na found in all species appears to be a distinguishing characteristic of Casuarinaceae which is uncommon in other ultramafic species.

Nodulation in *Gymnostoma*, in contrast to that on ultramafic legumes, shows no correlation with increases in foliar N. The Casuarinaceae found in maquis and non-riparian forests contain similar amounts of N to that of species occupying the same formation. Riparian species of *Gymnostoma* contain slightly higher levels of nitrogen and *Casuarina collina* possesses foliar concentrations of N notably higher than underlying substrates and other Dicotyledon plants.

In conclusion, the Casuarinaceae studied appear to be perfectly suited to nutrient poor, imbalanced soils. They require little in major elements (P, K, Ca) and are resistant to soil toxicity. However, it cannot be discounted that certain unfavourable edaphic factors may have a negative effect on nodule nitrogen fixing efficiency.

Another remarkable feature of the Casuarinaceae found in pioneer and canopy gap formations is their monospecific nature, not only in height but in biomass produced by individual trees. Their ability to selectively absorb nutrients combined with a symbiotic association with nitrogen fixing *Frankia* bacteria possibly has a greater effect on growth rates than on mineral nutrient accumulation of the plant. This is clearly illustrated in stands of *Gymnostoma chamaecyparis* and *G. deplancheanum*. Both species contain relatively low levels of foliar mineral nutrients, yet dominate the canopy of secondary formations where neighbouring species may be of similar age.

NODULATION

Nodulating ability of different Casuarinaceae was studied *in situ* on 793 trees (mean height 1-2 m). All species surveyed were nodulated. The percentage of plants nodulated per species ranges from 28 % for *Gymnostoma nodiflorum* to 77 % for *Casuarina collina*.

Nodule mass represents 1.3 % of the total weight of the plant *Casuarina collina* and varies between 0.3 % and 1.6 % in the *Gymnostoma* species. The highest values were recorded in *G. chamaecyparis* and *G. nodiflorum*.

As indicated for Australian Casuarinaceae, it is plausible to point out the possibility that the nitrogen fixing capacity of associated *Frankia* may permit pioneer and canopy-gap *Gymnostoma* and *Casuarina* species of New Caledonia to remain competitive colonisers of exposed and eroded substrates due to their rapid growth.