

RÉPUBLIQUE DE CÔTE-D'IVOIRE
UNION - DISCIPLINE - TRAVAIL

CS-02588

MINISTÈRE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
ET DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR



CENTRE UNIVERSITAIRE DE COCODY

N° d'ordre : 190/93

THÈSE

présentée à la

Faculté des Sciences et Techniques
de
L'UNIVERSITÉ NATIONALE DE CÔTE D'IVOIRE

pour l'obtention du Diplôme de

Doctorat ès Sciences Naturelles

par

Yao TANO

**LES TERMITIÈRES ÉPIGÉES D'UN BASSIN
VERSANT EN SAVANE SOUDANIENNE :
Répartition et dynamique des nids,
rôle sur les sols et la végétation**

Soutenue le 12 Août 1993 devant la Commission d'Examen :

MM. K. FOUA-BI	Professeur	Université d'Abidjan	Président
M. LEPAGE	Directeur de Recherche	Université Paris VI	
A. S. AOUTI	Professeur	Université d'Abidjan	Examineurs
A. ASSA	Professeur	Université d'Abidjan	
N. KOUASSI	Professeur	Université d'Abidjan	
E. E. EHILE	Professeur	Université d'Abidjan	

REMERCIEMENTS

Monsieur le Professeur Akossi Salomon AOUTI, Directeur du laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences et Techniques de l'Université Nationale de Côte-d'Ivoire jusqu'à une date récente, a accepté de participer à ce jury. Qu'il en soit remercié. Je n'oublierai pas tous les conseils qu'il n'a cessé de me prodiguer depuis que j'ai commencé ce travail. Il a toujours fait preuve d'une grande disponibilité malgré ses nombreuses charges.

Monsieur Michel LEPAGE m'a appris les tous premiers aspects de la recherche sur la faune du sol et n'a cessé de m'exhorter tout au long de ce travail. Qu'il soit remercié de la patience dont il a souvent fait preuve à mon égard. Je lui suis reconnaissant pour tout le soutien moral et scientifique tant sur le terrain que par la suite lors de la rédaction de ce mémoire.

Monsieur le Professeur Kouahou FOUA-BI, Directeur du Laboratoire de Zoologie de la FAST a accepté de présider le jury de cette thèse malgré ses nombreuses occupations à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Yamoussoukro, à l'Université d'Abidjan et dans diverses organisations et associations scientifiques nationales et internationales. Je l'en remercie très vivement. Je n'oublierai pas tous les conseils qu'il m'a prodigués à mon retour en Côte-d'Ivoire.

Que Monsieur le Professeur Ayémou ASSA du département des Sciences de la Terre de l'Université d'Abidjan soit également remercié pour avoir accepté, sans hésitation, d'apporter son concours à l'appréciation de ce travail.

Je remercie infiniment le Professeur N'Guessan KOUASSI qui a toujours fait preuve d'une grande sollicitude. Il a également accepté de juger ce travail. Je suis persuadé qu'il m'apportera beaucoup.

Le Professeur Etienne Ehouan EHILE du Laboratoire de Physiologie Animale et de Psychophysiologie de l'Université d'Abidjan a accepté de participer au jury de cette thèse. Je voudrais très sincèrement l'en remercier.

Je remercie Monsieur Charles NOIROT qui m' a donné l'occasion de m'initier à l'étude des termites. J'ai encore en mémoire tous les encouragements qu'il m'a prodigués. C'est encore lui qui m'a initié à la systématique des Apicotermatinae. Je ne le remercierai jamais assez pour tout cela.

Je tiens à remercier tous les chercheurs de l'équipe HYPERBAV pour le soutien à tout moment sur le terrain et pour leur contribution à la réalisation de ce mémoire: Daniel BOA, Maméri CAMARA, Pierre CHEVALLIER, Jean-Marc IRIS, Danièle MITJA, Olivier PLANCHON et Christian VALENTIN. Je n'oublie non plus les techniciens de recherche de cette équipe: Jean-Louis JANEAU et Jean-Marc LAPETITE en particulier. Une telle étude n'aurait pas progressé sans la participation de tous, à tous les niveaux, de collègues et d'amis qui ont su m'aider, me conseiller et m'orienter. Emmanuel FRITSCH m'aura consacré de longues heures sur le terrain. Qu'il trouve ici l'expression de ma profonde gratitude.

Je ne saurais trop remercier les collègues du département de Biologie et Physiologie Animales de la FAST de l'Université d'Abidjan qui, en acceptant très volontiers d'assurer certaines de mes charges d'enseignement, m'ont permis d'effectuer des missions de terrain à des moments où cela n'aurait pas été possible: Patrice TOKRO, Marcelin GOMEZ et Philippe KOUASSI. Avec ce dernier, j'ai eu également à travailler sur le terrain et son

concours m'a été d'une grande utilité. Mes remerciements vont également à Sun Heat HAN. Je ne saurais terminer sans rendre un grand hommage à feu Tiémoko DIOMANDE dont les conseils et suggestions m'ont beaucoup encouragé au début de ce travail.

Je voudrais remercier le Professeur Robert BARBAULT, Directeur du laboratoire d'Ecologie de l'Ecole Normale Supérieure, rue d'Ulm à Paris qui m'a fait l'honneur de m'accueillir au sein dudit laboratoire à plusieurs reprises pour me permettre de parfaire ma formation auprès de Monsieur Michel LEPAGE. J'aimerais aussi exprimer ma reconnaissance aux chercheurs et collègues de ce laboratoire qui m'ont fait l'amitié de discuter, critiquer mon travail et faire des suggestions. Je voudrais citer ici Monsieur Jean-Claude MENAUT et Luc ABBADIE. Je tiens à remercier Gérard LACROIX et Jacques GIGNOUX pour leur aide très appréciée concernant les exploitations statistiques.

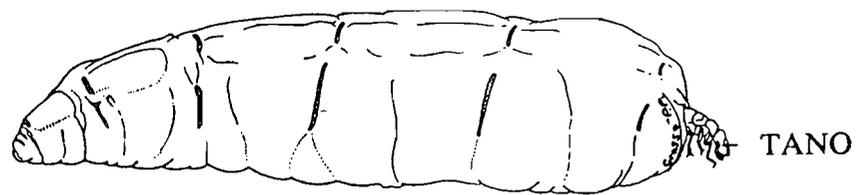
Mes remerciements vont enfin aux divers organismes qui ont accepté de financer en partie ce travail:

- le CNRS Français (programme "Biodynamique des sols tropicaux"; CNRS/ECOTROP)

- le PNUD, l'UNESCO et le gouvernement de la république de Côte-d'Ivoire ont beaucoup contribué à la poursuite de mes recherches avec le programme "Productivité des savanes de Côte-d'Ivoire" (Projet IVC/87/007). Que Monsieur Yaya SANGARE, Directeur de l'Institut d'Ecologie Tropicale, coordonnateur national dudit projet et feu Makuta KABALA, de la Division des Sciences Ecologiques de l'UNESCO, soient vivement remerciés.

- la Fondation Internationale pour la Science (Stockholm, Suède) a permis d'acquérir divers matériels (microordinateur, groupe électrogène, etc...) et d'effectuer de nombreuses missions de terrain dans le cadre de ce travail. Qu'elle en soit remerciée.

A



SOMMAIRE

	<u>Pages</u>
INTRODUCTION	1
CHAPITRE I: LE MILIEU	3
INTRODUCTION	3
1.1. SITUATION DU BASSIN VERSANT DE BOORO-BOROTOU	3
1.2. CLIMAT	3
1.2.1. La pluviométrie	3
1.2.2. Les températures	7
1.2.3. L'humidité relative	9
1.2.4. Les vents	9
1.2.5. L'évaporation	9
1.3. TOPOGRAPHIE DU BASSIN VERSANT	9
1.4. SOLS	11
1.4.1. Les différents types de sols	11
1.4.1.1. Le domaine ferrallitique	11
1.4.1.2. Le domaine ferrugineux et hydromorphe	16
1.4.2. Variations le long du versant de quelques constituants des sols	16
1.4.2.1. L'argile	16
1.4.2.2. La matière organique	16
1.4.3. Importance des gravillons	18
1.4.4. L'érosion	18
1.5. HYDROLOGIE	19
1.6. VEGETATION	19
1.6.1. Flore	20
1.6.2. Carte de la végétation	22
1.6.2.1. La forêt galerie	22
1.6.2.2. Les savanes boisées	22
1.6.2.3. Les savanes arborées	24
1.6.2.4. Les savanes arbustives	24
1.6.2.5. Les savanes herbeuses	24
1.6.3. Les jachères	25
1.6.4. Les feux	25
CHAPITRE II: METHODES ET TECHNIQUES	27
INTRODUCTION	27
2.1. INVENTAIRE DES TERMITES DU BASSIN VERSANT	27
2.2. DENOMBREMENT DES TERMITIERES EPIGEES	28
2.3. DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE TERMITIERES EPIGEES	30

2.4. CROISSANCE ET EROSION DES TERMITIERES	
DE <i>M. bellicosus</i>	30
2.4.1. Implantation de piquets sur les nids	30
2.4.2. Mesure des dimensions des nids épigés	30
2.5. MESURE DE L'ACTIVITE DE RECOLTE DE <i>MACROTERMES</i> ...	31
2.5.1. Mesure des surfaces de placages de récolte	31
2.5.2. Mesure du rapport entre surface de récolte, poids des placages et nombre d'orifices de récolte	31
2.6. ACTION DES TERMITES SUR LES SOLS	35
2.6.1. Prélèvements pour analyses	35
2.6.2. Simulations de pluies	35
2.7. ETUDE DES RELATIONS TERMITES/SOLS/VEGETATION	35
2.7.1. Recueil des paramètres du milieu	35
2.7.2. Etablissement des bordereaux	36
2.7.3. Exploitation statistique	36
CHAPITRE III: INVENTAIRE DES ESPECES DE TERMITES	40
INTRODUCTION	40
3.1. LISTE DES ESPECES	40
3.2. BIOLOGIE DES ESPECES	40
3.2.1. Description des nids des espèces	46
3.2.2. Description des espèces à nids épigés étudiés	58
3.2.3. Occupation des nids épigés	60
3.2.4. Les nids épigés étudiés au cours de ce travail	63
3.2.5. Bref aperçu de l'importance et de la répartition des populations hypogées de termites	64
3.2.5.1. Importance des populations hypogées de termites .	64
3.2.5.2. Répartition des populations hypogées de termites en fonction de la profondeur	66
3.3. CONCLUSION SUR LE PEUPEMENT EN TERMITES	68
CHAPITRE IV: DENSITES ET DISTRIBUTION DES TERMITIERES EPIGEES	71
INTRODUCTION	71
4.1. DISTRIBUTION DES NIDS SELON LES TOPOSEQUENCES	71
4.1.1. Distribution des nids de <i>Macrotermes</i>	71
4.1.2. Distribution des nids de <i>Cubitermes</i>	73
4.1.3. Distribution des nids de <i>Trinervitermes</i>	73
4.2. DISTRIBUTION DES NIDS SELON LES TYPES DE SOL	76
4.2.1. Densités des nids selon les types de sol	76
4.2.2. Surfaces et volumes des nids selon les types de sol	79
4.2.3. Répartition des termitières selon la densité apparente du sol .	84

4.3. DISTRIBUTION DES NIDS SELON LA VEGETATION	87
4.3.1. Répartition des nids selon la végétation	89
4.3.2. Répartition des nids dans les champs et les jachères	89
4.3.3. Surfaces et volumes des nids selon la végétation	92
4.4. ANALYSE MULTIVARIEE TERMITIERES EPIGEES /ENVIRONNEMENT	96
4.4.1. Rappel des paramètres choisis	96
4.4.2. Résultats de l'analyse	98
4.4.2.1. Rôle des facteurs environnementaux	98
4.4.2.2. Interrelation entre les caractéristiques des termitières et les facteurs environnementaux	102
4.4.2.3. Conclusions	105
4.5. REPARTITION DES TERMITIERES EPIGEES A L'ECHELLE DU BASSIN VERSANT	107
4.6. CONCLUSIONS SUR LA DISTRIBUTION DES NIDS EPIGES ...	109
4.6.1. Densités des nids	109
4.6.2. Surfaces basales et volumes épigés	113
4.6.3. Répartition des espèces	114
CHAPITRE V: DYNAMIQUE DES TERMITIERES EPIGEES	116
INTRODUCTION	116
5.1. RELATIONS ENTRE ESPECES	116
5.1.1. Méthode des quadrats contigus	120
5.1.2. Méthode des distances au plus proche voisin	127
5.2. DYNAMIQUE DES NIDS EPIGES DE <i>CUBITERMES</i> ET <i>TRINERVITERMES</i>	128
5.3. DYNAMIQUE DES NIDS EPIGES DE <i>MACROTERMES</i>	141
5.3.1. Evolution des densités	141
5.3.1.1. Densités totales	141
5.3.1.2. Densités en fonction de la végétation	145
5.3.1.3. Densités en fonction des sols	145
5.3.2. Croissance des nids vivants de <i>M. bellicosus</i>	145
5.3.3. Mortalité des nids de <i>M. bellicosus</i>	150
5.3.4. Erosion des nids morts de <i>Macrotermes</i>	157
5.4. TERMITES ET EVOLUTION DES JACHERES	161
5.4.1. Introduction	161
5.4.2. Relations termitières-végétation	164
5.4.2.1. Cas des termitières de <i>Cubitermes</i>	164
5.4.2.2. Cas de la termitière de <i>Macrotermes</i>	165
5.4.3. Dynamique des termitières dans les jachères	166
5.4.3.1. Evolution des densités, surface et volumes	166
5.4.3.2. Intervention des termites dans l'évolution du milieu	168
5.4.4. Conclusion	171
5.5. CONCLUSION SUR LA DYNAMIQUE DES NIDS EPIGES	172

CHAPITRE VI: ACTION DES TERMITES SUR LES SOLS DU BASSIN VERSANT	175
INTRODUCTION	175
6.1. LES NIDS EPIGES	175
6.1.1. Les volumes	175
6.1.2. Modifications physico-chimiques du sol apportées par les nids de <i>Cubitermes</i> et <i>Trinervitermes</i>	176
6.1.2.1. Analyse granulométrique	176
6.1.2.2. Modifications physico-chimiques des nids	176
6.1.2.2.1. Nids de <i>Cubitermes</i>	178
6.1.2.2.2. Nids de <i>Trinervitermes</i>	178
6.2. ACTIVITE DE REMANIEMENT DU SOL LIEE A LA RECOLTE DES NIDS DE <i>MACROTERMES</i>	182
6.2.1. Activité journalière	182
6.2.2. Orifices et activité de récolte mensuelle	185
6.2.3. Composition physico-chimique des placages de récolte	187
6.3. ACTION SUR LES ETATS DE SURFACE	187
6.3.1. <i>Trinervitermes</i>	187
6.3.2. <i>Macrotermes</i>	190
6.4. ACTION SUR LES SOLS PROFONDS	191
6.4.1. Structure du nid de <i>Macrotermes bellicosus</i>	191
6.4.1.1. Les matériaux de construction du nid	194
6.4.1.1.1. La muraille	194
6.4.1.1.2. L'habitable	195
6.4.1.2. Sol des horizons du profil	195
6.4.1.3. Le système des galeries	199
6.4.2. Modifications physico-chimiques apportées par le nid de <i>Macrotermes</i>	199
6.4.2.1. Analyse granulométrique	199
6.4.2.2. Modifications physico-chimiques du nid	199
6.4.3. Action des <i>Macrotermes</i> sur l'agrégation des sols profonds .	202
6.5. CONCLUSION SUR L'ACTION DES TERMITES SUR LE SOL ...	207
6.5.1. Action différente selon la biologie des termites	207
6.5.2. Rôle de l'activité de récolte de <i>Macrotermes</i> sur la porosité .	209
6.5.3. Action sur les états de surface	209
6.5.4. Modification des sols superficiels	209
6.5.5. Action des termites sur les sols profonds	211
DISCUSSION ET CONCLUSIONS	213
INTRODUCTION	213
1. BIOLOGIE ET ECOLOGIE DES ESPÈCES	213
2. ACTION SUR LES SOLS ET LA VÉGÉTATION	216
2.1. Apport de sol néogène	216
2.2. Augmentation du ruissellement	217
2.3. Augmentation de la porosité	218
2.4. Interaction avec la végétation	219
2.5. Action sur les sols profonds	219

BIBLIOGRAPHIE	221
LISTE DES FIGURES	237
LISTE DES TABLEAUX	241
LISTE DES ANNEXES	244
ANNEXES	245

INTRODUCTION

Les travaux qui font l'objet de ce mémoire ont été réalisés dans le cadre d'un programme interdisciplinaire: le programme d'**HYdro-PEdologie de Recherche sur Bassin Versant (HYPERBAV)**, initié par des chercheurs de l'Institut Français de Recherche pour le Développement en Coopération (ORSTOM). Cette étude analyse le peuplement en termites d'un bassin versant en zone soudanienne (nord-ouest de la Côte d'Ivoire) et caractérise le rôle des nids épigés sur les sols et la végétation.

L'objectif de ce programme était de caractériser les facteurs du milieu qui influent sur les couvertures pédologiques et végétales, afin de mieux comprendre le fonctionnement hydrique d'un petit bassin versant. Il s'agit, à terme, de mieux prévoir les mécanismes de ruissellement et d'infiltration des pluies et de mieux gérer l'eau du sol pour un meilleur développement agricole. C'est dans ce cadre interdisciplinaire qu'ont travaillé, de 1984 à 1988, Daniel BOA (gravillons), Maméri CAMARA (milieux cultivés), Pierre CHEVALLIER (hydrologie), Emmanuel FRITSCH (pédologie structurale), Jean-Marc IRIS (géostatistique), Danièle MITJA (végétation), Olivier PLANCHON (systèmes ravinaires), Christian VALENTIN (états de surface), Michel LEPAGE et moi-même (écologie, termites).

Le programme HYPERBAV étant venu à terme avant la fin de ce travail, le relai a été assuré par un projet pilote tripartite Gouvernement de Côte-d'Ivoire/PNUD/Unesco, consacré à la Productivité des Savanes de Côte d'Ivoire, dont la station de Booro-Borotou était l'une des implantations.

Nous nous sommes joints à l'équipe HYPERBAV afin d'étudier l'impact et le rôle des termites dans ce milieu, depuis l'échelle de quelques mètres carrés jusqu'à l'échelle du bassin versant entier. En effet, ces Insectes sociaux constituent le groupe d'Arthropodes dominant dans la plupart des écosystèmes tropicaux (LEE et WOOD, 1971b), et en particulier dans les écosystèmes de savanes. Leur rôle est d'autant plus accentué que le climat devient plus contrasté avec une saison sèche importante (LEPAGE, 1983).

Certaines espèces sont connues pour être responsables des dommages causés aux cultures, aux plantations (HARRIS, 1969; SANDS, 1973) et aux pâturages (WATSON et GAY, 1970; WOOD et OHIAGU, 1976), mais la majorité des espèces ne s'attaque pas aux végétaux vivants. Le rôle prédominant des termites dans les savanes tropicales a été démontré par de nombreux travaux (BODOT, 1966; ROY-NOEL, 1971; JOSENS, 1972; LEPAGE, 1974, COLLINS, 1977a; BUXTON, 1979). Les espèces appartenant à la sous-famille des Macrotermitinae sont encore appelées termites "champignonnistes", parce qu'elles édifient à partir du matériel végétal collecté, des constructions appelées "meules à champignons" sur lesquelles la colonie se nourrit. Elles représentent 37 à 75 p.c. de la

biomasse vivante totale en termites dans les écosystèmes étudiés (JOSENS, 1974; WOOD *et al.*, 1977a, b; ABE et MATSUMOTO, 1979). SANDS (1961a, 1965b, c et d) et BODOT (1967a, b) ont montré les préférences alimentaires, la distribution spatiale et l'activité saisonnière des termites de savanes ouest-africaines. Les stratégies de récolte de Macrotermitinae, *Macrotermes subhyalinus* Rambur au Sénégal (LEPAGE, 1972, 1974) et *Macrotermes michaelseni* Sjöstedt au Kenya (LEPAGE, 1977, 1979, 1981b, c), ont été étudiées. OHIAGU et WOOD (1976) et OHIAGU (1978, 1979a) ont étudié sur les fourrageurs du genre *Trinervitermes* d'une savane du Nigéria, la distribution et l'activité de récolte tandis que BENZIE (1986) se consacrait plus récemment à l'étude de l'effet du feu sur les populations des genres *Trinervitermes* et *Cubitermes*.

Tous ces travaux sont consacrés à la biologie de ces insectes. Notre objectif est de voir comment la présence des termites dans un biotope donné peut influencer celui-ci tant au niveau pédologique qu'à celui de la végétation.

Le présent travail comprend deux volets complémentaires:

1°) l'étude des nids épigés des espèces principales de termites rencontrées dans un bassin versant, l'analyse de leur répartition et de leur dynamique au cours du temps,

2°) la caractérisation de l'impact de ces nids sur l'écosystème et en particulier sur les sols et la végétation.

En d'autres termes, il s'agit de montrer si les remontées de matériaux plus ou moins profonds lors des activités de construction peuvent modifier le faciès pédo-morphologique de façon significative et si le lessivage des structures épigées influe localement sur les états de surface et sur la pédologie d'une façon plus globale.

On pourrait enfin se demander quelle est l'importance de l'activité de récolte des Macrotermitinae rencontrés sur le bassin versant de Booro-Borotou?. C'est pourquoi, après avoir situé le milieu d'étude et donné quelques informations sur les méthodes et techniques employées dans ce travail, nous allons faire l'inventaire des termites qui peuplent le bassin versant. Seront ensuite analysés le mode de distribution des termitières épigées et l'évolution de cette distribution au cours du temps. Enfin, l'action de ces termites et des populations de termitières épigées sur les sols et leurs interactions avec la végétation feront l'objet de nos investigations. La biologie, l'écologie des espèces de termites et leur action sur les sols et la végétation seront discutées.

CHAPITRE I

LE MILIEU

Une bonne connaissance des facteurs du milieu est nécessaire pour caractériser l'écosystème considéré. Nous présentons d'abord le cadre dans lequel nos études se sont déroulées: le milieu d'étude et les caractéristiques générales des sols et de la végétation. Dans cette partie, nous ferons souvent référence aux travaux réalisés par les différents membres du programme HYPERBAV.

1.1. SITUATION DU BASSIN VERSANT DE BOORO-BOROTOU

Le bassin versant ($8^{\circ}28'45''\text{N}$, $7^{\circ}34'42''\text{E}$), d'une superficie de 136 hectares, se situe à environ 1 km à l'ouest de Booro-Borotou, village du nord-ouest de la Côte-d'Ivoire, à 25 km au nord de la ville de Touba, le long de l'axe routier Touba-Odienné (**figure 1**). C'est l'un des bassins versants de la rivière Séné, affluent de la FéréDougouba.

Ce bassin versant est inclus dans un ensemble de bassins versants emboîtés (**figure 2**) selon le réseau hydrographique et il est représentatif d'une large zone de savanes du nord-ouest de la Côte-d'Ivoire. Il comporte une grande diversité de milieux.

1.2. CLIMAT

Le climat de la région est de type tropical de transition. D'après les travaux de ELDIN (1971), complétés par ceux de CHEVALLIER (1988) et CHEVALLIER *et al.* (1986, 1987, et 1988), il se caractérise par deux saisons (sèche et humide) et par la présence d'une période d'harmattan qui dure 3 à 5 mois (vent sec du nord-ouest). Il s'agit d'un climat subhumide qui est toutefois qualifié de climat humide par RIOU (1988).

Les observations climatiques sont réalisées, à la fois, sur le bassin versant et au niveau d'une station climatologique installée à 1 km au nord du village, dans l'enceinte d'une ancienne parcelle d'un bloc défriché mécaniquement par la Compagnie Ivoirienne Des Textiles (CIDT). Les mesures effectuées concernent la pluviométrie, la température, l'humidité, la vitesse et la direction du vent et enfin l'évaporation.

1.2.1. La pluviométrie

La saison sèche s'étend de novembre à avril, période pendant laquelle les pluviométries moyennes mensuelles sont inférieures à 50 mm. Elle est en alternance avec une saison des pluies de mai à octobre. Les mois les plus arrosés sont ceux de juin, juillet, août et septembre (**figure 3**). Les pluies diminuent dès le mois de septembre.

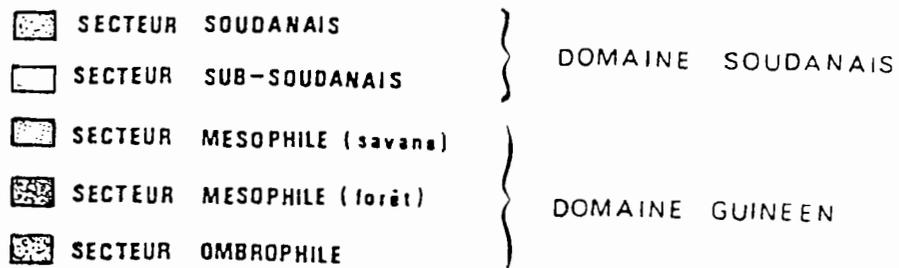
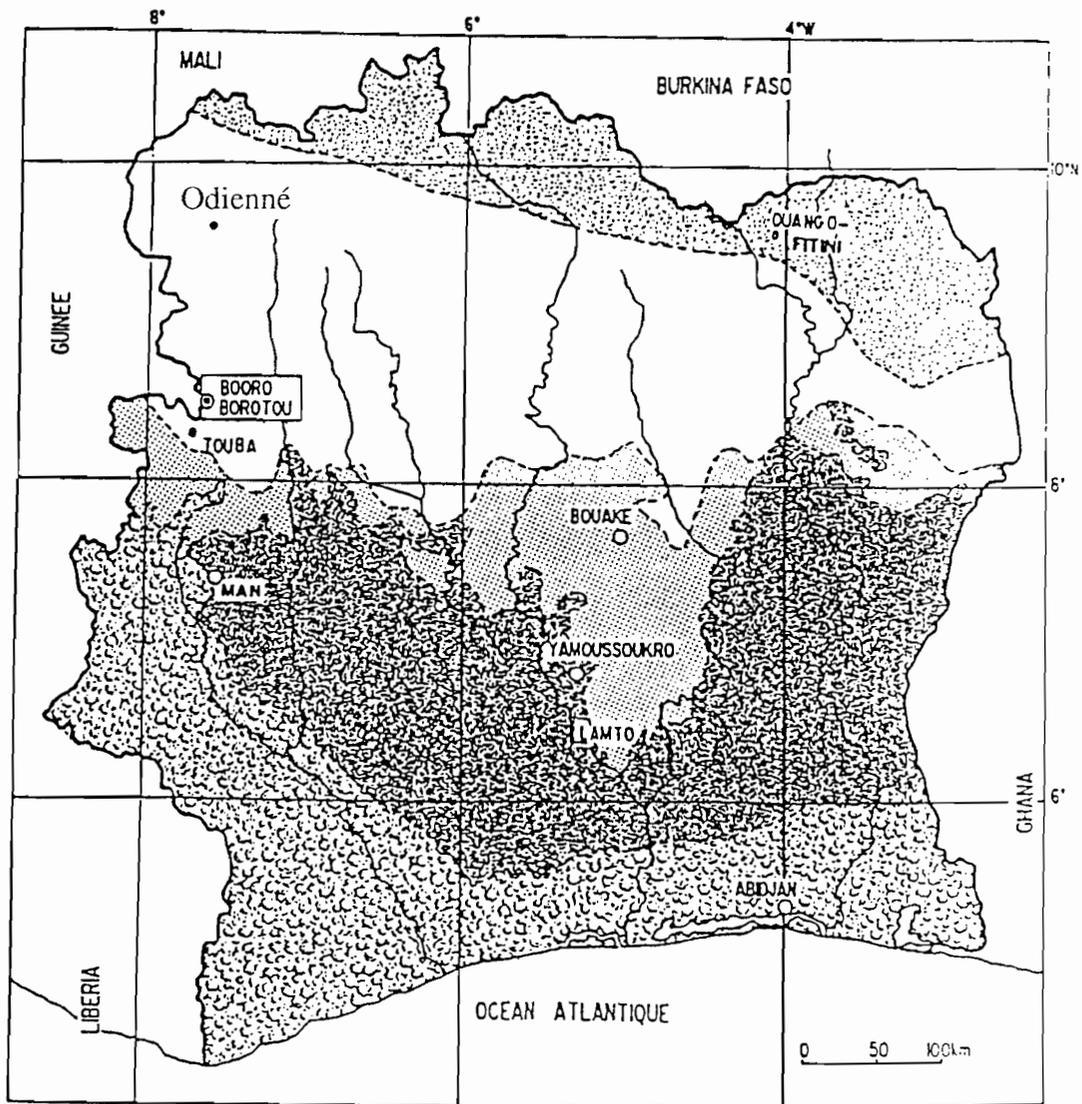


Figure 1

Carte montrant la localisation du site de Booro-Borotou
 (Végétation de la Côte-d'Ivoire, d'après GUILLAUMET et ADJANOHOUN, 1971,
 simplifiée in MITJA, 1990)

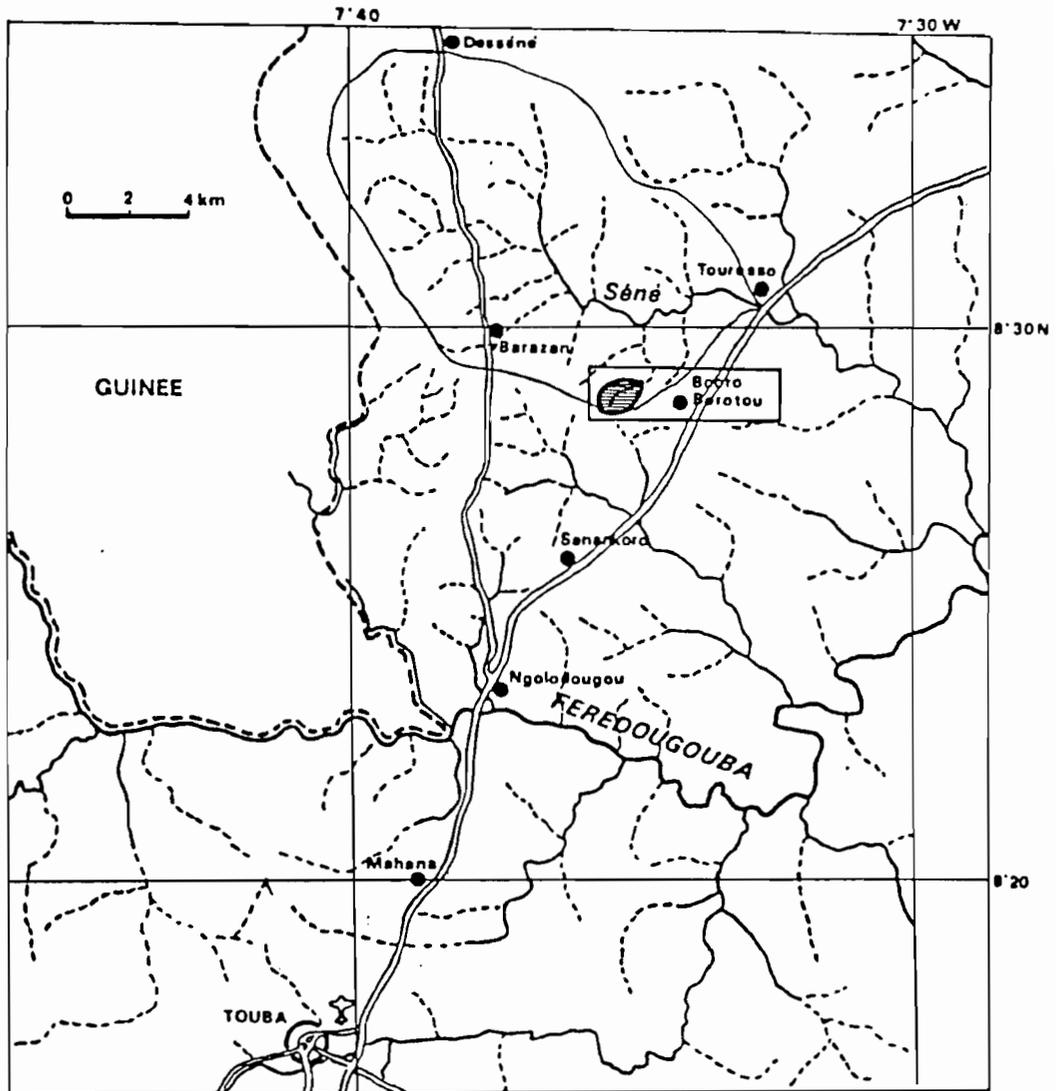


Figure 2

Le bassin versant de Booro-Borotou dans le réseau hydrographique montrant l'emboîtement successif des bassins versants: marigot, Séné, Férédougouba (in CHEVALLIER, 1988)

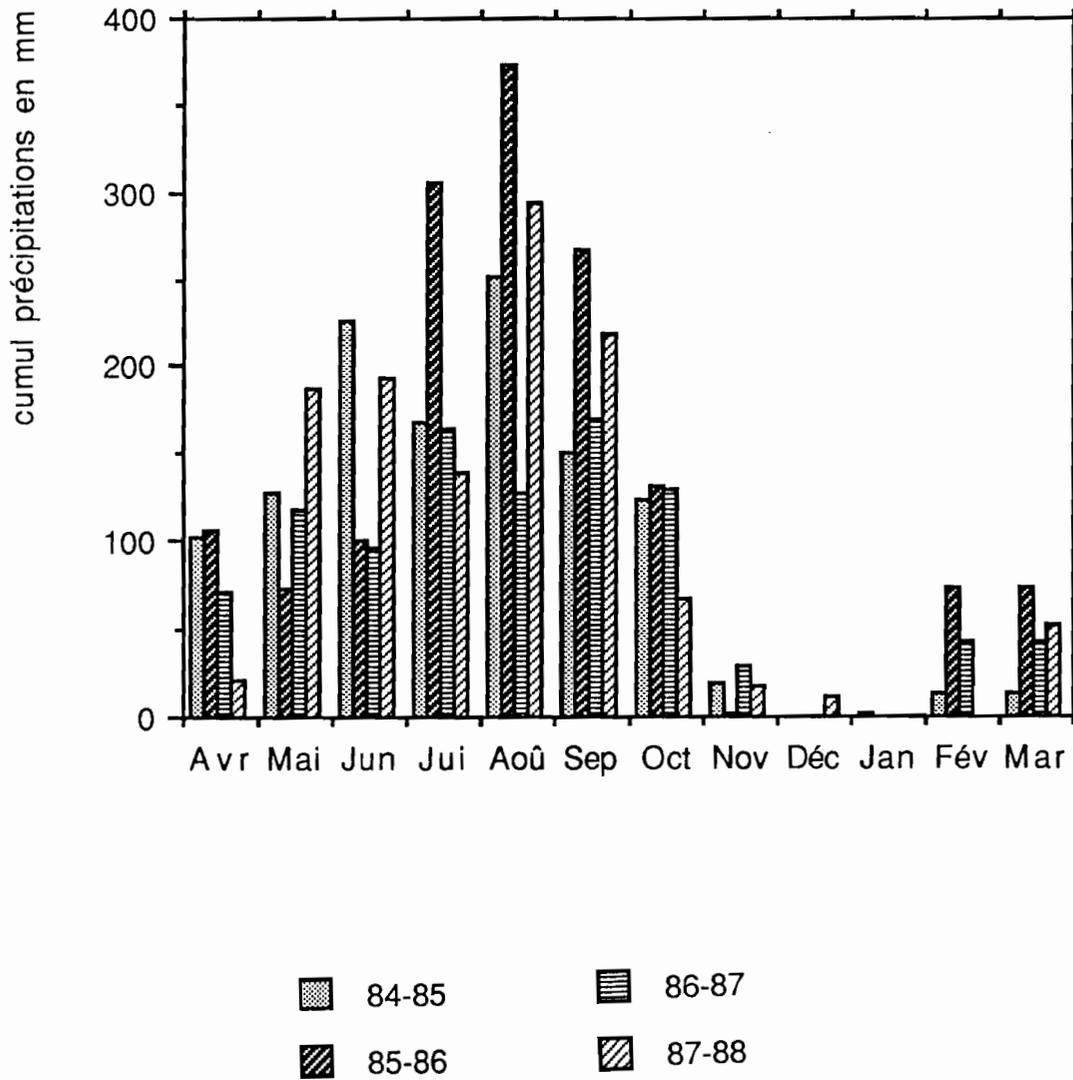


Figure 3
 Diagramme des pluviométries mensuelles, de 1984 à 1988
 (In CHEVALLIER, 1988)

Les précipitations sont faibles, voire nulles durant les mois de décembre et janvier. Suivant les années, le mois de mars est plus ou moins pluvieux. La durée de la saison sèche varie entre 4 et 5 mois et celle des pluies entre 8 et 7 mois. La rigueur de la saison sèche et la pluviométrie concentrée en quelques mois indiquent le caractère agressif du climat et l'importance des facteurs du milieu tels que le type de sol, la pente, la végétation sur les processus d'érosion. Une bonne connaissance de la pluviométrie mensuelle sur la zone d'étude est essentielle, car des différences annuelles importantes de pluviométrie agissent sur la biologie des termites et la faune du sol en général. Les données obtenues à partir d'une étude réalisée dans la station météorologique de Touba, de 1930 à 1981 (PHAM DINH TIEU, 1990) ont montré que la moyenne des pluies annuelles est de 1334,1 mm et que la saison sèche est de 4 mois en moyenne, mais elle peut être de 4 à 8 mois selon les années (76,5 p.c. des cas observés). Cet auteur conclut que la fréquence importante des "mois secs" en période de saisons des pluies constitue un risque climatique important pour la région.

Selon CHEVALLIER (1988), la moyenne des pluviométries mesurées sur 4 ans au niveau du bassin versant, est équivalente à la moyenne obtenue sur 33 ans à la station de météorologie de Touba. La valeur minimale pendant la période d'étude a été observée en 1986-1987 avec 991 mm et la valeur maximale en 1985-1986 avec 1504 mm. Les valeurs obtenues entre 1988 et 1990 (YORO, 1990) ne sont pas différentes des moyennes signalées par CHEVALLIER (1225 mm).

1.2.2. Les températures

Les mois de février, mars et avril sont les plus chauds (**tableau I**) tandis que le mois de décembre est le plus froid. Les variations interannuelles pour les 4 ans de relevés sont faibles.

Nous notons que le minima absolu a été observé en décembre 1986 (9°C) et le maxima absolu en avril 1987 (38°C). La température moyenne annuelle est de 26°C. L'amplitude thermique varie entre la moyenne des minima et celle des maxima de 8,8°C en juillet à 17,8°C en janvier.

Tableau I

Moyennes mensuelles, annuelles et interannuelles, des températures journalières (en °C): $TM = (9.T(6h) + 6.T(12h) + 9.T(18h))/24h$
(in CHEVALLIER, 1988)

	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jun	Jul	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
84			28,6	28,0	26,5	25,2	23,9	24,7	24,3	25,0	24,9	22,2
85	26,2	27,1	28,7	27,6	26,4	25,0	24,1	24,0	24,1	25,0	25,6	23,0
86	24,6	28,8	27,4	27,6	26,8	25,7	24,1	24,3	24,2	24,5	24,0	22,6
87	26,4	28,5	28,5	29,5	27,4	26,0	25,7	24,6	25,0	25,5	26,2	23,2
88	24,6	28,8	29,1									
Ia	25,4	28,3	28,5	28,2	26,7	25,5	24,4	24,4	24,4	25,0	25,2	22,8

Ia, Moyenne interannuelle; T, Température; TM, Température moyenne.

1.2.3. L'humidité relative

Les valeurs les plus basses de l'humidité relative correspondent aux mois de saison sèche: de décembre à mars (**figure 4**). A partir du mois de mars, l'humidité relative augmente à la suite des premières averses; elle devient supérieure à 80 p.c. de juin à novembre. Une variation journalière de l'humidité relative est observée avec des valeurs toujours supérieures à 80 p.c. à 6 heures du matin et des valeurs minimales parfois inférieures à 40 p.c. en décembre et janvier à 18 heures.

1.2.4. Les vents

La vitesse des vents est très élevée (1,6 m/s) pendant la période qui précède la saison des pluies (mars-avril); elle diminue par la suite. En décembre et janvier, l'harmattan domine, avec des vents venant de l'ouest, du nord et de l'est. En mai et juin, ce sont les vents du sud et de l'ouest qui sont les plus fréquents. De juillet à septembre, les vents viennent de l'ouest et enfin, en octobre et novembre, ils arrivent également de l'ouest mais aussi du sud-est et de l'est.

1.2.5. L'évaporation

L'évaporation mesurée sur bac Colorado-ORSTOM montre des valeurs maximales de février à avril, juste après les feux "de brousse" au cours de la saison sèche, et des valeurs minimales de juillet à septembre au cours de la saison des pluies (**figure 5**). L'évaporation annuelle est de 1898 mm. Cette valeur est donc supérieure à celle des précipitations, avec toutefois une grande variation interannuelle. Le bilan hydrique est donc plus ou moins déficitaire suivant les années.

1.3. TOPOGRAPHIE DU BASSIN VERSANT

L'étude topographique du bassin versant a été réalisée par les hydrologues et les pédologues de l'ORSTOM.

Un découpage du bassin versant en unités de 1 hectare a été fait et une carte topographique a été dressée. Celle-ci montre que le bassin versant est bordé de plateaux cuirassés qui sont les reliques d'une formation pédologique ancienne à l'origine des sols

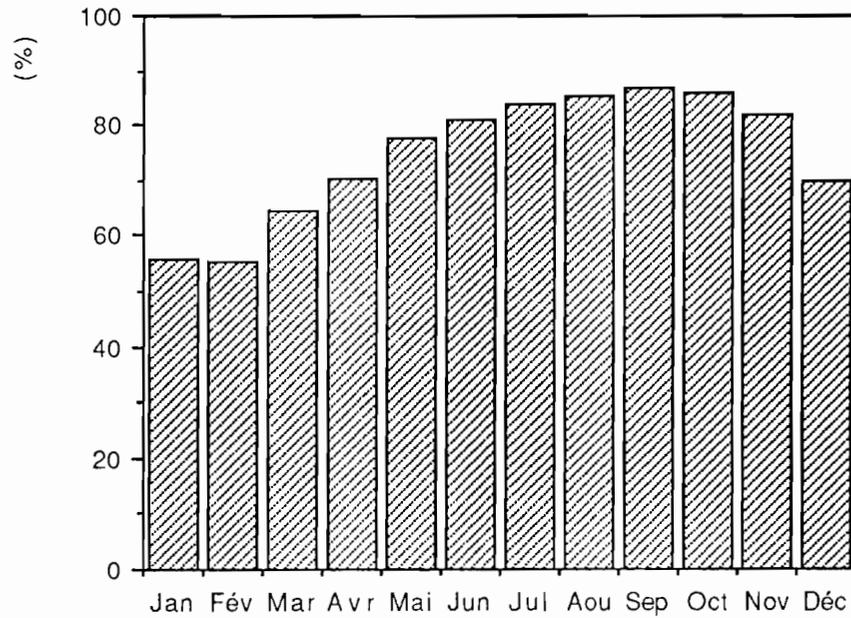


Figure 4
Humidité relative: moyennes mensuelles de 1984 à 1988
(In CHEVALLIER, 1988)

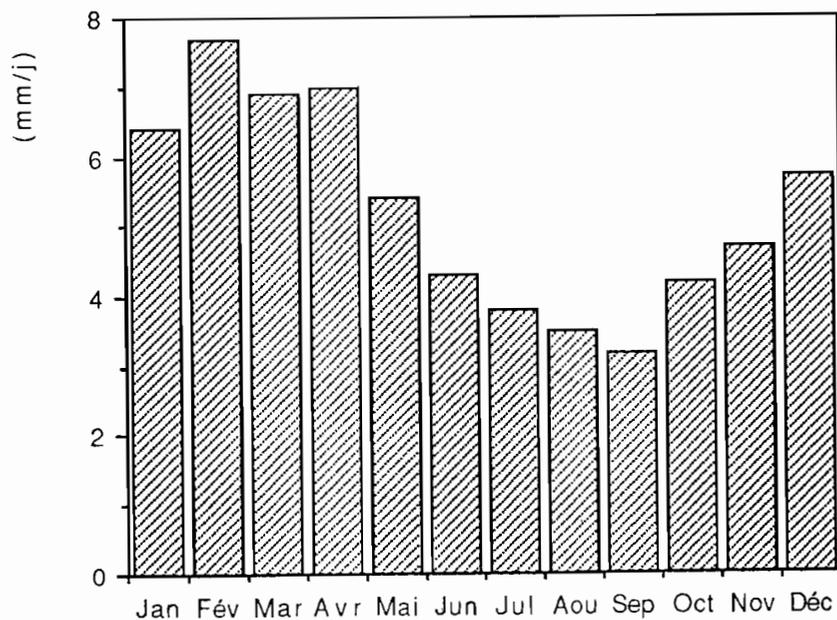


Figure 5
Evaporation sur bac Colorado (Type ORSTOM): moyennes mensuelles
de 1984 à 1988 (In CHEVALLIER, 1988)

actuels. La géomorphologie du bassin, comme la plus grande partie de la région nord de la Côte-d'Ivoire, présente les traits d'une pénéplaine (ESCHENBRENNER et BADARELLO, 1978; BEAUDOU et SAYOL, 1980; VIENNOT, 1983). Les points les plus bas se situent à 425 m et les sommets d'interfluves culminent à 475 m: soit une dénivellation maximale de 50 m. Les plateaux présentent des pentes assez faibles, inférieures à 4p.c.. Ils sont liés au bassin versant par des talus de forts dénivelés: jusqu'à 25 p.c. (**figures 6 et 7**).

Sur le flanc gauche du marigot, il n'existe pas de plateau cuirassé en surplomb, mais le haut de pente se termine en pente douce. On note une rupture de pente vers le premier tiers de la toposéquence (à 100-150 m du marigot), ce qui joue certainement un rôle important dans les phénomènes érosifs.

1.4. SOLS

1.4.1. Les différents types de sols

FRITSCH et PLANCHON (1987) ont distingué 8 types de sols (**figure 8**) qui sont les sols ferrallitiques de plateau et de flanc de cuirasse (unité S-1), les sols rouges ferrallitiques (unité S-2), les sols ocres ferrugineux (S-3), les sols jaunes ferrugineux (unité S-4), les sols hydromorphes sableux (unité S-5), les sols hydromorphes sableux à dépôt colluvio-alluvial (unité S-6), les sols colluvio-alluviaux argileux (unité S-7) et les sols hydromorphes sableux avec lentilles d'argile (unité S-8).

La carte des sols montre l'affleurement de chacun de ces sols. La représentation en coupe donne en fait plus d'informations en montrant comment ces types s'imbriquent les uns dans les autres en-dessous du niveau du sol. On peut ainsi les regrouper en deux grands domaines: le domaine ferrallitique amont d'une part et le domaine ferrugineux et hydromorphe aval d'autre part (**figure 9**).

1.4.1.1. Le domaine ferrallitique

Il regroupe deux systèmes: le système cuirassé de plateau qui affleure sur 10,7 p.c. de la superficie du bassin versant et correspond à l'unité S-1 et le système sol rouge qui affleure sur 39,4 p.c. de la surface et correspond à l'unité S-2. Ce sont des sols argileux. Les structures agrégatives sont fragmentaires et la cohésion est faible à moyenne.

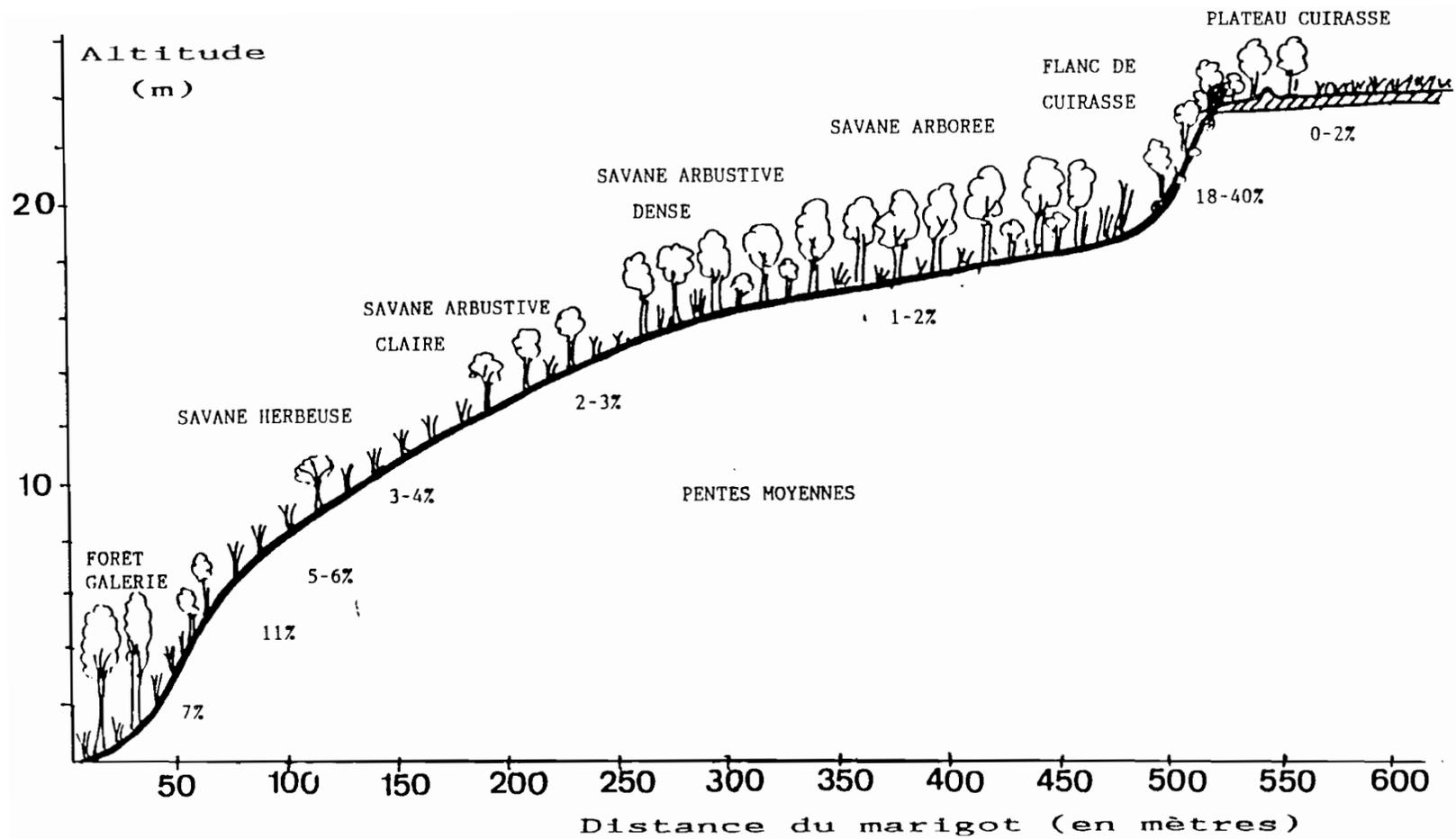
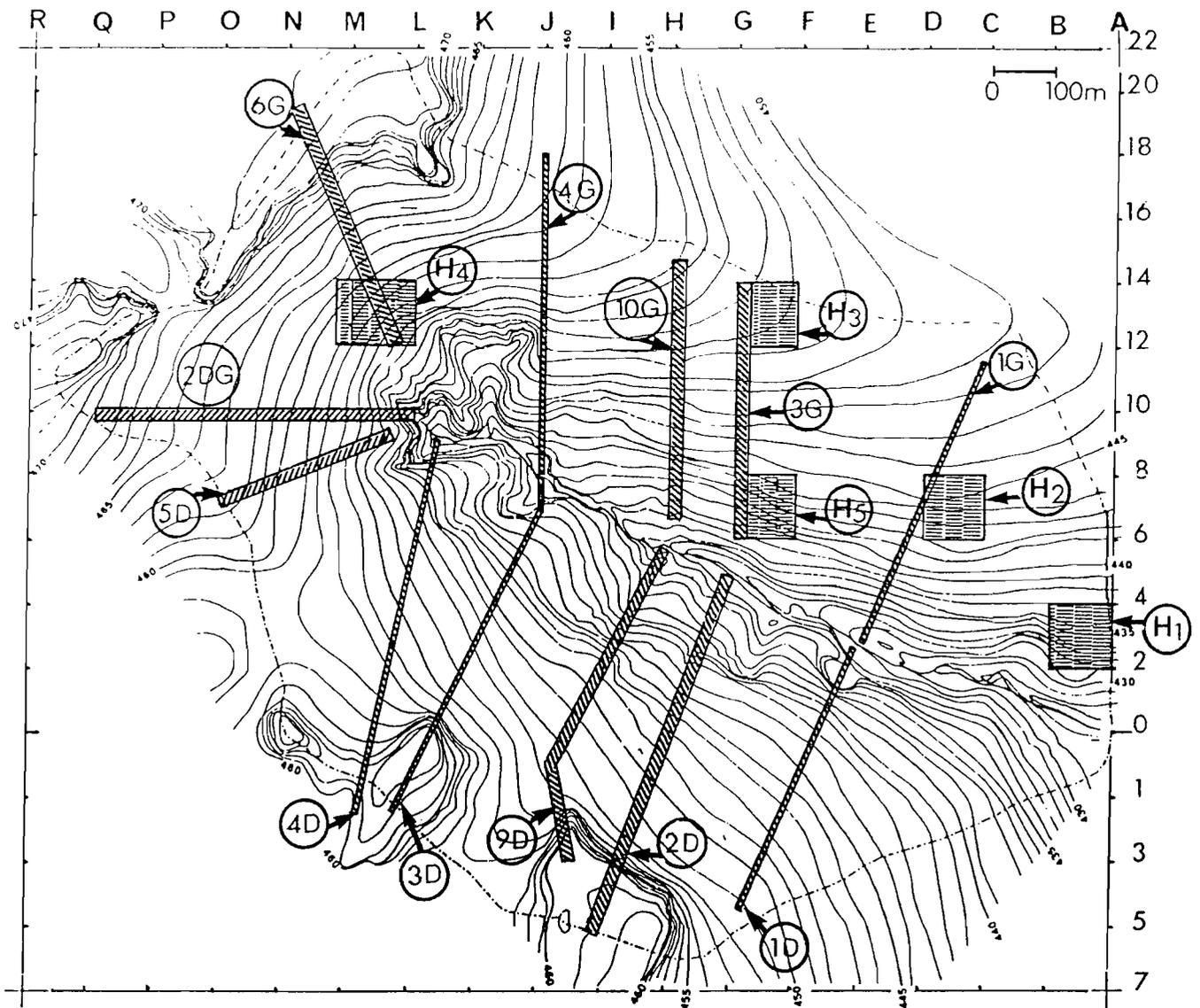
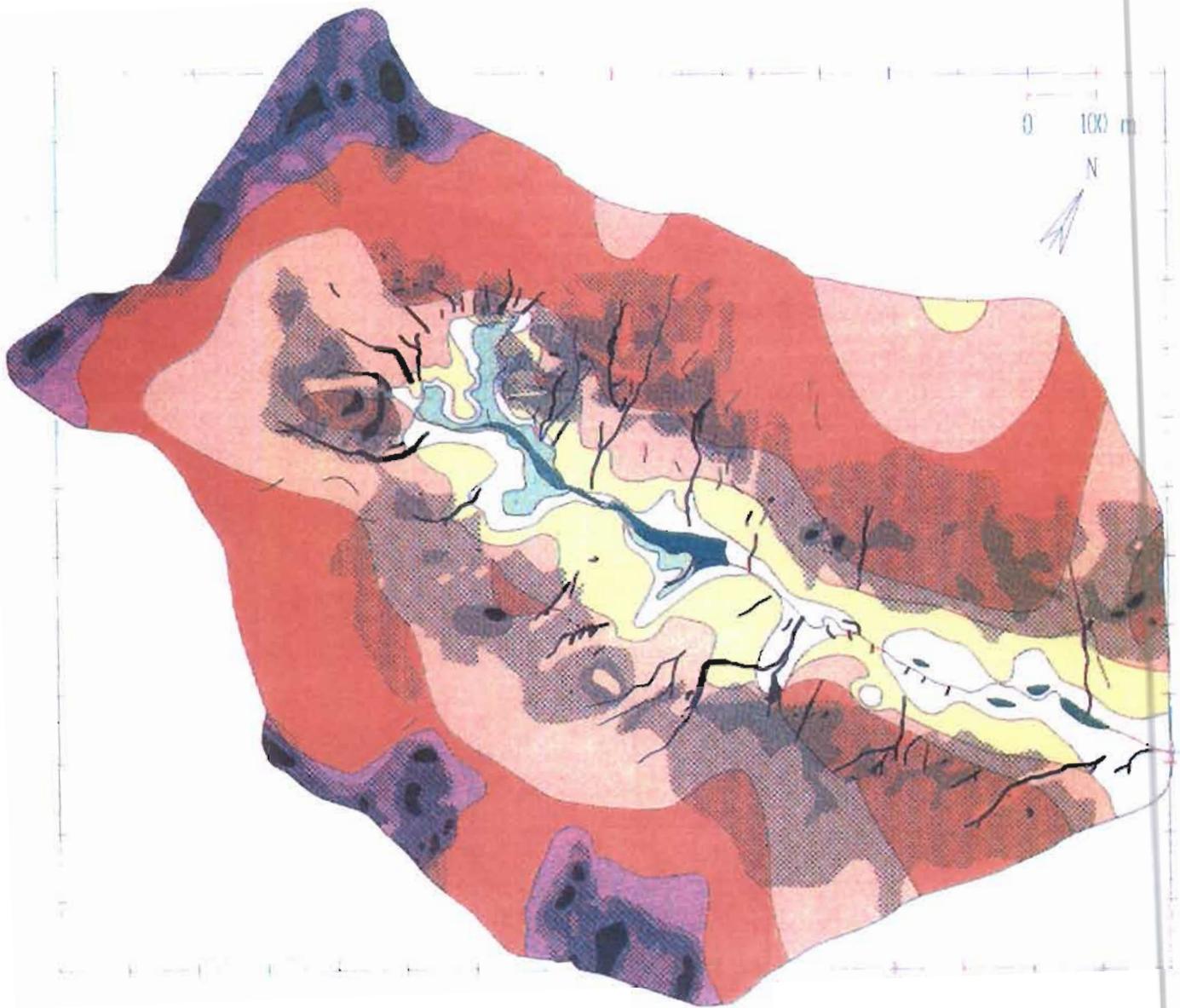


Figure 6
Schéma d'une coupe transversale du bassin versant de Booro-Borotou



(H, carrés de 1 ha numérotés de 1 à 5; D et G, transects des versants droit et gauche du bassin)

Figure 7
 Topographie (Courbes de niveau) du bassin versant (d'après JANEAU et MAHIEUX, 1985, modifié). Position des transects et hectares échantillonnés au cours de ce travail



Sols ferralitiques :

S-1  sols de plateau et de flanc de cuirasseS-2  sols rouges

Sols ferrugineux :

S-3  sols ocresS-4  sols jaunes

Sols hydromorphes :

S-5  sableuxS-6  sableux à dépôt colluvio-alluvial peu épaisS-7  colluvio-alluviaux argileuxS-8  sableux avec lentilles d'argile en profondeur

Figure 8
Les types de sols du bassin versant de Booro-Borotou
(FRITSCH et PLANÇION, 1987)

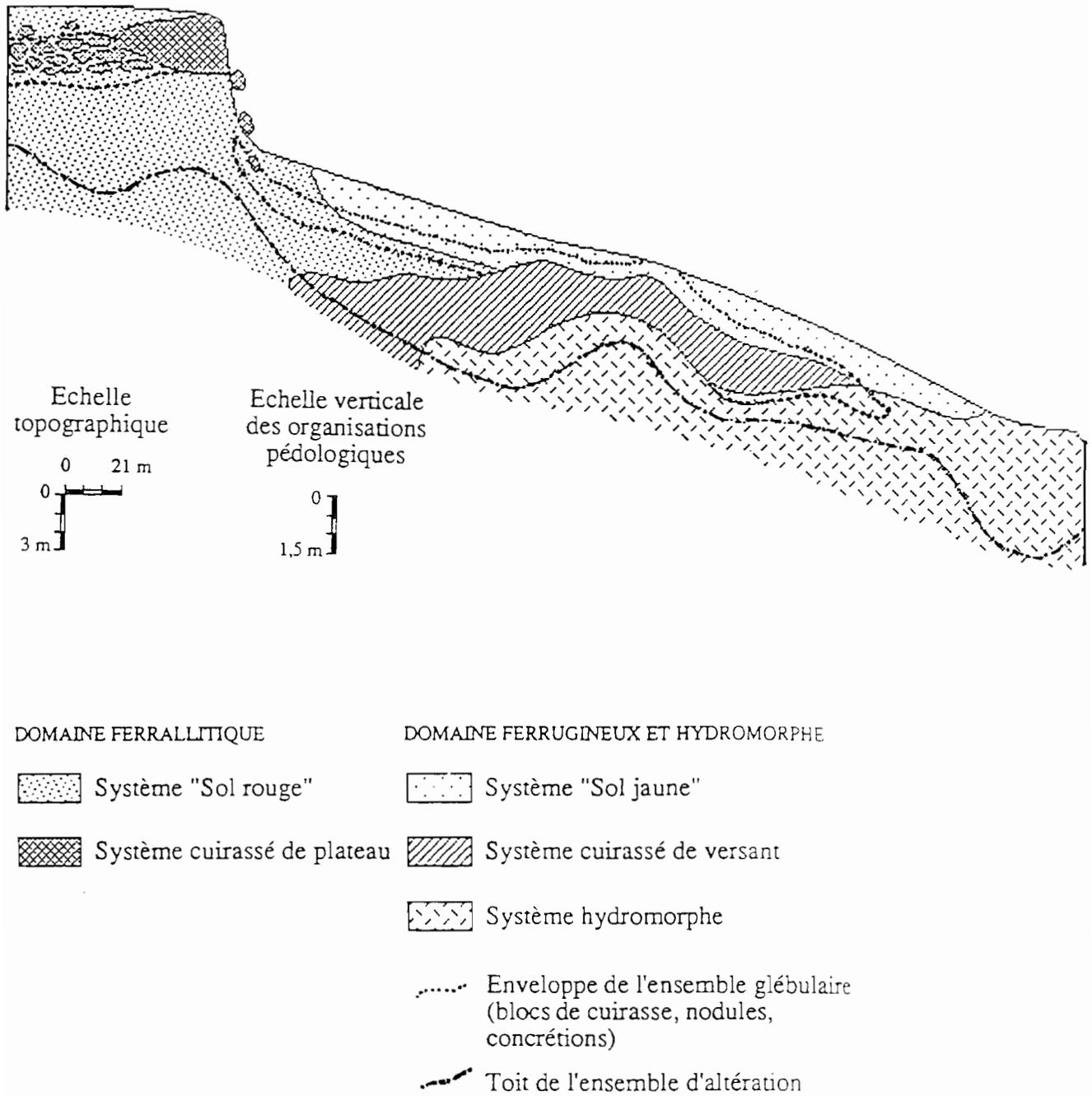


Figure 9
Les principaux systèmes transformants de la couverture pédologique du bassin versant (In FRITSCH *et al.*, 1990)

1.4.1.2. Le domaine ferrugineux et hydromorphe

Il comprend trois systèmes:

- le système sol ocre - sol jaune qui affleure respectivement sur 33 p.c. et 9,3 p.c. de la superficie du bassin versant (unités S-3 et S-4). C'est un système de dégradation superficiel. Ces sols sont caractérisés par un appauvrissement progressif en argile et une dégradation de la structure qui devient massive dans les sols ocres (unité S-3) et particulière dans les sols jaunes (unité S-4).

- le système cuirassé de versant situé de part et d'autre de la rupture de pente de mi-versant, n'affleure que rarement.

- le système hydromorphe de bas de versant affleure sur 7,5 p.c. de la surface et est représenté par les unités S-5, S-6, S-7 et S-8. Il est appauvri à la fois par exportation de l'argile et par celle du fer.

1.4.2. Variation le long du versant de quelques constituants des sols

1.4.2.1. L'argile

Le long d'un versant étudié par FRITSCH (comm. pers.), il a été observé une diminution de la teneur en kaolinite de l'amont vers l'aval. Cet auteur précise que "sur des représentations en coupe et sur la partie supérieure de la couverture pédologique, les courbes d'isoteneur en argiles kaolinitiques apparaissent emboîtées les unes dans les autres. Cet emboîtement se fait à partir de la surface topographique, le pôle le plus sableux et le plus interne à ces courbes étant toujours situé à l'aval des versants. Ces gradients révèlent aussi un appauvrissement en argiles kaolinitiques d'autant plus important que l'on se rapproche de la surface et que l'on se déplace vers l'aval".

Ce schéma local concorde bien avec une étude de IRIS (1987) portant sur la teneur en argile granulométrique et réalisée sur l'ensemble du bassin versant (**figure 10**).

1.4.2.2. La matière organique

La teneur en matière organique évolue en fonction de la distance au marigot (VALENTIN *et al.*, 1990). Cette teneur diminue jusqu'à la mi-versant puis augmente ensuite pour atteindre de fortes valeurs en bas de versant. Cette distribution peut être modifiée par l'anthropisation du milieu.

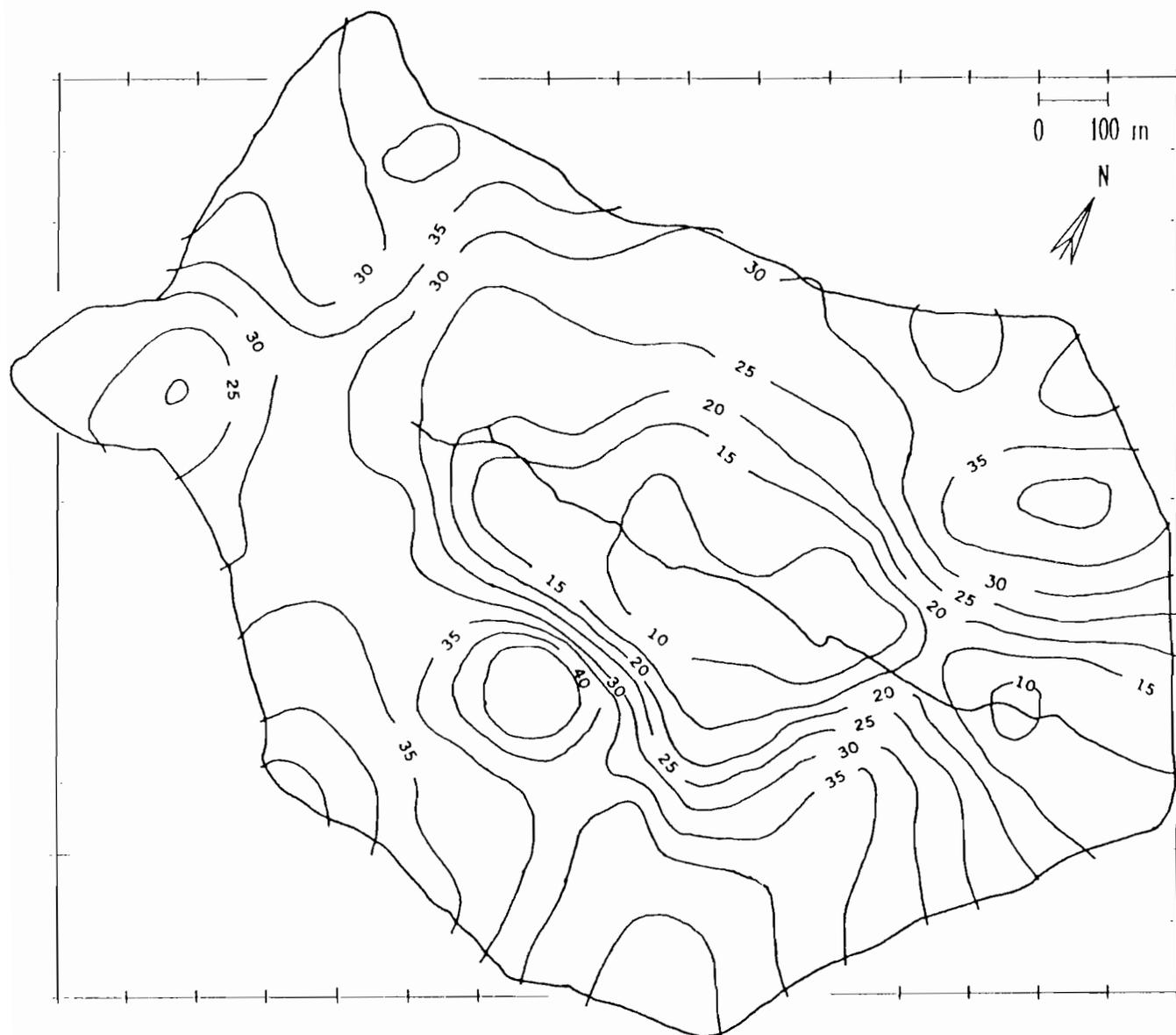


Figure 10
Carte des teneurs en argile à l'échelle du bassin versant
(d'après IRIS, 1987)

1.4.3. Importance des gravillons

Une carte de la profondeur d'apparition des gravillons dressée par BOA et FRITSCH (1987a) montre qu'elle est liée à la profondeur des deux zones d'indurations de mi-versant et du haut de versant. Les sols de bas-fond étant caractérisés par la localisation des gravillons à plus de 60 cm de profondeur. La relative simplicité de l'organisation des sols cache en réalité une complexité de ceux-ci.

BOA (1989) distingue 9 types de gravillons dont les capacités maximales de stockage d'eau sont très variables: de 10p.c. dans les gravillons concrétionnés (différenciation superficielle très marquée, surface lisse, cohésion forte) à 36p.c. dans les gravillons altéritiques (pseudo-nodules de couleurs hétérogènes, absence quasi-totale en profondeur de différenciation superficielle, dureté peu marquée). L'apparition de différenciation superficielle (patine, cortex) entraîne une réduction très importante d'eau. Concernant l'hydrodynamique des sols, la présence de gravillons en surface favorise l'infiltration et par conséquent ralentit le ruissellement.

1.4.4. L'érosion

Plusieurs formes d'érosion linéaire ont été identifiées (VALENTIN *et al.*, 1987) sur le bassin versant, en fonction de 4 classes de profondeur d'incision du sol par les eaux de ruissellement. Ces formes sont:

* Les protogriffes

Ce sont des zones nues à fortes réorganisations superficielles ne présentant pas encore d'incision véritable du sol. C'est dans ce type de surface que prennent naissance les ruissellements orientés qui vont créer les griffes.

* Les griffes

Il s'agit d'incisions peu profondes qui n'affectent pas les horizons de pénétration humifère. Elles se rencontrent fréquemment dans les champs actuels.

* Les ravinaux

Incisions profondes (<1 m) observées au niveau des zones de rupture de pente.

Ces trois premiers types d'érosion ne sont liés ni à un type de sol, ni à un type de surface.

* Les ravines

Elles sont plus profondes (>1 m) et se localisent le plus fréquemment dans les sols ocres non gravillonnaires, sous savane arbustive dense.

1.5. HYDROLOGIE

Le fonctionnement hydrodynamique d'un sol résulte de son organisation structurale et donc de sa porosité. L'étude de FRITSCH *et al.* (sous presse, *Sciences Géologiques*) montre une baisse de porosité d'environ 8p.c. lors du passage des sols rouges aux sols ocres, baisse liée à la disparition de la macroporosité inter-agrégats de type fissural. Lors du passage des sols ocres aux sols jaunes la porosité augmente du fait de l'accroissement de la macroporosité interstitielle due à la disparition de l'argile dans ces sols; ce fait se traduit par une bonne infiltration de l'eau dans ces sols rouges et les sols jaunes et un fort ruissellement pour les sols ocres.

Signalons que de nombreuses expériences de simulation de pluies (CASENAVE, 1982; CHEVALLIER, 1982) sur de petites parcelles de 1 m² ont permis à VALENTIN *et al.* (1990) de préciser les indicateurs de l'infiltrabilité des surfaces décrites sur le bassin versant.

Le bilan hydrologique à Booro-Borotou (CHEVALLIER, 1988) fait apparaître la faible part de l'écoulement au regard des apports par précipitations et la part encore plus faible des écoulements rapides de crue. Si l'on assimile en moyenne le déficit d'écoulement (hypothèse que le système hydrologique ne fuit pas) à l'évaporation réelle, on constate un déficit évapotranspiratoire d'environ 400 mm par an. Seuls les mois de juin, juillet, août et septembre sont nettement excédentaires, et ce n'est que pendant cette période d'excédent pluviométrique que les stockages sont possibles. Le niveau de la nappe souterraine atteint sa côte maximale fin octobre - début novembre. Il décroît par la suite pour atteindre son minimum vers la mi-juillet, c'est-à-dire en pleine saison des pluies.

1.6. VEGETATION

La végétation de la Côte-d'Ivoire a été décrite comme faisant partie de deux domaines (GUILLAUMET et ADJANOHOON, 1971) qui sont le domaine guinéen et le domaine soudanais, eux-même subdivisés en secteurs. Le bassin versant de Booro-Borotou appartient au domaine soudanais et au secteur sub-soudanais (**figure 1**). Malgré sa petite taille (136 ha), il se compose d'une mosaïque de formations végétales: savanes boisées,

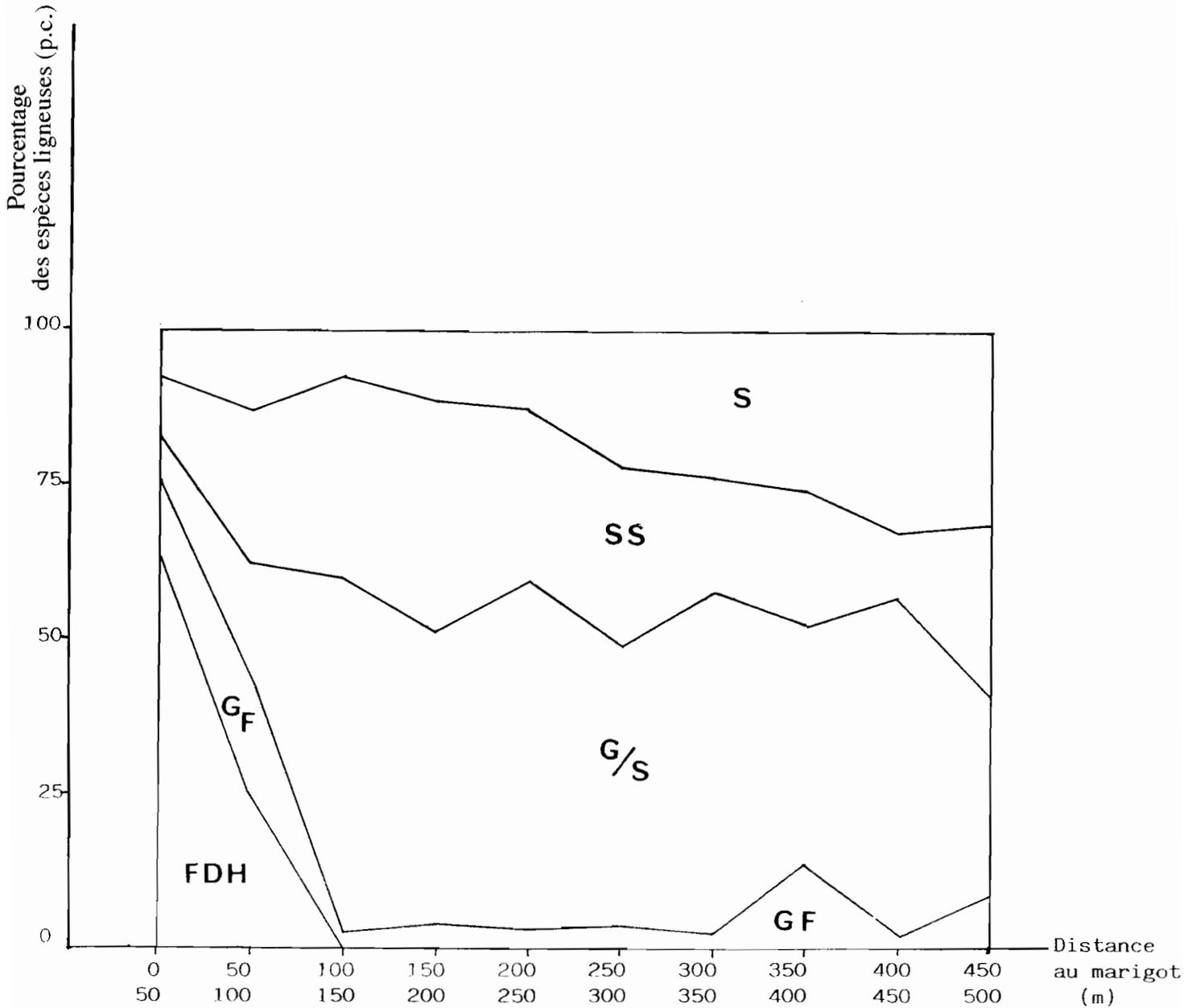
savanes arborées, savanes arbustives, savanes herbeuses, et d'une forêt galerie qui entoure le marigot. La présence de champs et de jachères est également notée.

1.6.1. Flore

La flore du bassin est très diversifiée et semble provenir d'origines différentes, guinéennes et/ou soudaniennes. L'illustration de cette complexité a été faite à l'aide de nos relevés des espèces ligneuses présentes à l'intérieur des transects échantillonnés selon la topographie. Les 41 espèces ligneuses déterminées ont été classées en 5 catégories selon leur répartition (d'après J.C. MENAUT, comm. pers.):

- a- espèces de forêt dense humide, comme *Elaeis guineensis*, *Carapa procera*;
- b- espèces de galerie forestière ou de forêt, comme *Cola gigantea*, *Malacantha alnifolia*, *Pseuospondias microcarpa* ou *Albizia zygia*;
- c- espèces guinéennes ou sub-soudaniennes, comme *Crossopteryx febrifuga*, *Parinari curatellifolia* ou *Detarium senegalense*;
- d- espèces à caractère plus soudanien, comme *Piliostigma thonningii*, *Daniellia oliveri*, *Hymenocardia acida* ou *Pterocarpus erinaceus*;
- e- espèces de savane, ubiquistes (y compris savanes sèches), comme *Grewia mollis*, *Cussonia barteri*, *Combretum molle*, *Naucea latifolia* ou *Pavetta crasipes*.

A partir de ces données, nous avons construit la **figure 11** qui indique le pourcentage des individus ligneux à l'intérieur de chaque catégorie ainsi définie, calculé par portion de 50 m, le long de la toposéquence partant du marigot vers le plateau cuirassé. On constate, à part la répartition des espèces de forêt dense humide autour du marigot, une présence des espèces forestières en bas de pente et aussi en haut de pente, bien que ces espèces ne disparaissent pas totalement du profil. Les espèces d'origine guinéenne maintiennent une relativement bonne proportion (près de 50 p.c. des densités) tout au long de la toposéquence. Quant aux espèces soudaniennes, réparties préférentiellement dans la première partie de la toposéquence, elles diminuent ensuite en abondance, au profit des espèces ubiquistes de savane. Cette figure exprime bien l'intrication des flores et leurs variations relatives selon les variables du milieu.



(**FDH**, espèces de forêt dense humide; **GF**, espèces de galerie forestière; **G/S**, espèces guinéennes ou sub-soudaniennes; **SS**, espèces soudaniennes; **S**, espèces ubiquistes de savane)

Figure 11
Répartition des individus des 41 espèces ligneuses identifiées
selon la distance au marigot

1.6.2. Carte de la végétation

Une carte de la végétation (**figure 12**) à l'échelle du bassin versant a été dressée par MITJA (1990) à partir d'unités qu'elle définit suivant la physionomie des formations végétales (C.S.A.,1956; TROCHAIN,1957; AUBREVILLE, 1957).

1.6.2.1. La forêt galerie

De type forestier, c'est une étroite bande qui longe les berges du cours d'eau et comporte de nombreux ligneux dépassant la hauteur de 20 m. Elle couvre 7,4 p.c. de la superficie totale du bassin versant (MITJA, 1990). Le recouvrement des couronnes (de 100 p.c.) est généralement assuré par plus de 4 couches d'interception. Le sol est couvert d'une litière très épaisse. Les espèces caractéristiques de ce milieu sont *Carapa procera*, *Elaeis guineensis*, *Uapaca paludosa*, *Xylopia aethiopica*, ...

1.6.2.2. Les savanes boisées

Elles présentent une forte densité de ligneux avec un tapis herbacé bien développé, formé principalement de *Poaceae* (*Andropogon gayanus*, *A. tectorum*, *Hyparrhenia smithiana*,...) de plus de 80 cm de haut. Des lianes sont présentes. Ces savanes, qui couvrent 31,2 p.c. de la superficie totale, comportent 3 unités:

- Savane boisée hygrophile dans laquelle s'observent des ligneux caractéristiques des savanes humides comme *Uapaca togoensis* (dominant) et *Cola cordifolia*, *Khaya senegalensis* mais aussi *Lophira lanceolata*, *Bridelia ferruginea*, ...
- Savane boisée haute comportant *Bridelia ferruginea*, *Hymenocardia acida*, *Terminalia glaucescens*, *Lophira lanceolata* avec des *Poaceae* en mélange avec des herbacées unicaules annuelles comme *Hyparrhenia welwischii*.
- Savane boisée basse dans laquelle se rencontrent *Lophira lanceolata*, *Afrormosia laxiflora*, *Terminalia macrocarpa* et *T. glaucescens*, ...

On remarque dans la savane boisée haute et dans la savane boisée basse une co-dominance d'espèces tandis que la savane boisée hygrophile est largement dominée par l'espèce *Uapaca togoensis*. La savane boisée haute présente quelques ligneux de plus de 20 m, appartenant à l'espèce *Daniellia oliveri*. Le recouvrement linéaire est dans tous les cas supérieur à 50 p.c. et est assuré par 1 ou 2 volumes d'interception.

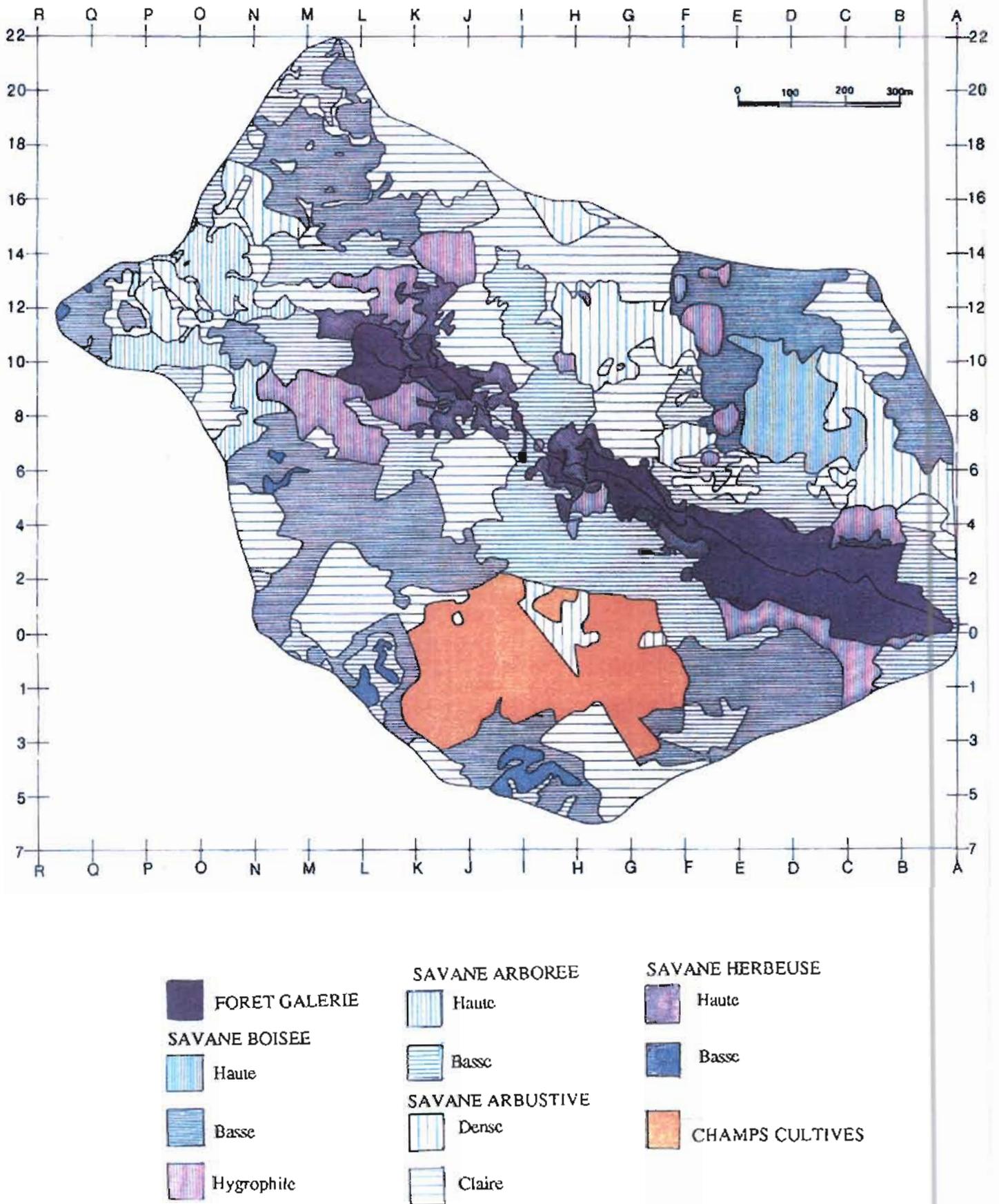


Figure 12
Carte de la végétation du bassin versant (MITJA, 1987)

1.6.2.3. Les savanes arborées

Elles constituent 31,6 p.c. des différents milieux et sont à arbres et arbustes disséminés, avec un tapis herbacé continu (*Poaceae* pérennes cespiteuses de plus de 80 cm de haut). La plupart des individus ligneux sont des arbustes. Les lianes sont absentes. Les 2 unités qui la composent sont:

- la savane arborée haute avec une dominance de *Lophira lanceolata*.
- la savane arborée basse à dominance *Hymenocardia acida* et *Lophira lanceolata*.

Le recouvrement des couronnes est dans les 2 cas inférieur à 50 p.c. , assuré à 90 p.c. par un seul volume d'interception.

1.6.2.4. Les savanes arbustives

Ce sont des formations végétales présentant des arbustes avec toujours un tapis herbacé continu, et qui se subdivisent en:

- savane arbustive claire (recouvrement inférieur à 20 p.c. et assuré par un seul volume d'interception)
- savane arbustive dense (recouvrement supérieur à 20 p.c. et assuré par un ou deux volumes d'interception).

Elles participent pour 28,1 p.c. de la couverture totale du bassin versant. La densité des ligneux peut atteindre 1600 individus de plus de 2 m par hectare dans la savane arbustive dense avec une dominance de *Terminalia glaucescens* et *T. macroptera* contre cinq cents dans la savane arbustive claire à *Lophira lanceolata* .

1.6.2.5. Les savanes herbeuses

Elles sont exemptes de ligneux avec un tapis herbacé continu. On distingue:

- Une savane herbeuse haute dont les espèces caractéristiques sont *Andropogon macrophyllus*, *Chasmopodium caudatum*, et *Schizachyrium platiphyllum* qui sont des *Poaceae* pérennes.
- Une savane herbeuse basse très peu représentée sur le bassin versant. La hauteur des *Poaceae* souvent annuelles est inférieure à 2 m et les espèces représentées sont principalement *Ctenium newtonii*, *Cyanotis lanata*, *Loudetia sp.*

1.6.3. Les jachères

Les jachères ont été répertoriées sur le bassin versant par enquête auprès des villageois. La **figure 13** (MITJA, 1990) représente les zones actuellement cultivées et les jachères d'âges différents en cours de reconstitution. L'ensemble de ces zones est estimé à 47 p.c. de la superficie du bassin versant. Les enquêtes menées auprès des villageois (MITJA, 1990) ont permis d'expliquer pourquoi les jachères les plus anciennes sont localisées loin du village, en opposition avec les plus récentes. Pour éviter d'être réquisitionnés par le colon pour les "travaux obligatoires", les paysans créaient leurs champs assez loin du village et y passaient le plus clair de la journée. Depuis la suppression de ces réquisitions, les champs se créent plus près du village.

Diverses unités de végétation sont représentées dans les jachères actuelles. Ainsi les jachères les plus récentes sont des savanes arbustives claires ou denses, tandis que les jachères les plus anciennes (plus de 30 ans) sont des savanes boisées basses ou hautes, des savanes arborées basses, hautes ou même des savanes arbustives claires. Globalement, la moyenne de la hauteur des grands individus augmente avec l'âge de la jachère.

Au niveau floristique, MITJA a observé un nombre d'espèces ligneuses et herbacées faible dans les jachères très récentes qui, de plus, sont caractérisées par la présence d'espèces typiques des champs et par l'absence de certaines espèces de la flore humide ou même sèche typiques des jachères anciennes. L'installation d'espèces de la forêt galerie dans quelques jachères âgées témoigne d'une "tentative" de colonisation de la savane par la forêt. De nombreux auteurs (VUATTOUX, 1976, 1977; MENAUT, 1977; DEVINEAU *et al.*, 1984) ont montré, dans d'autres savanes, que la colonisation peut devenir effective s'il y a protection de ces zones de savanes contre les feux de brousse.

1.6.4. Les feux

La région de Booro-Borotou, comme la plupart des savanes en Côte-d'Ivoire, est parcourue, chaque année en saison sèche, par des feux dits "de brousse". Ce sont des feux allumés par les villageois en vue d'éclaircir la végétation et surtout faciliter la chasse. Ainsi, la végétation du bassin versant (hormis la forêt galerie) est brûlée généralement en janvier de chaque année. Le rôle écologique de ce type de feux sur les jeunes pousses d'arbustes (MONNIER, 1968; MENAUT, 1971) et la structure du peuplement en arthropodes de strate épigée ont été montrés à LAMTO, en savane préforestière (GILLON, 1970).



■ Champs cultivés en 1987

Jachères :

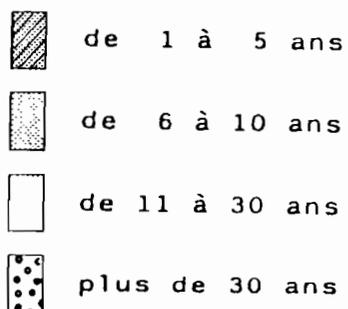


Figure 13
Carte des jachères du bassin versant de Booro-Borotou (In MITJA, 1990)

CHAPITRE II

METHODES ET TECHNIQUES

La caractérisation des populations de termites et de termitières épigées du bassin versant a été réalisée par diverses techniques d'échantillonnage, de dénombrement et de mesure. La quantification de l'activité de récolte a été faite par mesure des surfaces de placages et des trous de récolte: interception de lignes-transects rayonnantes et photographies à la verticale. L'action des termites sur les sols a été étudiée à partir d'observations sur le terrain et d'analyses physico-chimiques.

2.1. INVENTAIRE DES TERMITES DU BASSIN VERSANT

L'inventaire des termites a été effectué au moyen de plusieurs méthodes en fonction de la localisation des espèces (arboricoles, épigées et hypogées).

Dans un premier temps, nous avons parcouru des transects tracés selon les layons mis en place par les hydrologues de l'équipe HYPERBAV et recoupant les différents milieux du bassin versant. Selon ces transects, nous avons systématiquement prélevé des échantillons: individus des différentes castes provenant des nids épigés et arboricoles, des galeries sur les arbres et arbustes, des bois morts à divers stades de décomposition et de la litière. Des fouilles du sol ont été également opérées avec une houe pendant ces parcours.

Par la suite, en collaboration avec Philippe KOUASSI, nous avons prospecté quelques faciès de savane que nous avons échantillonnés par la technique de fouille de carrés de 0,25 m de côté, découpés par tranches successives de 5 ou 10 cm d'épaisseur, tel que préconisé par le réseau TSBF (Tropical Soil Biology and Fertility). Le premier carré à échantillonner (10 au minimum par milieu) est choisi au hasard. Les autres carrés sont alignés et distants de 5 m les uns des autres (ANDERSON et INGRAM, 1989). Quand la structure du sol le permettait, nous avons été au-delà de 30 cm de profondeur (jusqu'à 60 cm). Cette technique a été souvent appliquée, surtout à la Station d'Ecologie de Lamto, à des carrés beaucoup plus grands (1 à 16 m²) pour l'étude des fourmis (LEVIEUX, 1971), des vers de terre (LAVELLE, 1978), des termites (JOSENS, 1972) et des larves endogées de coléoptères (GIRARD, 1983).

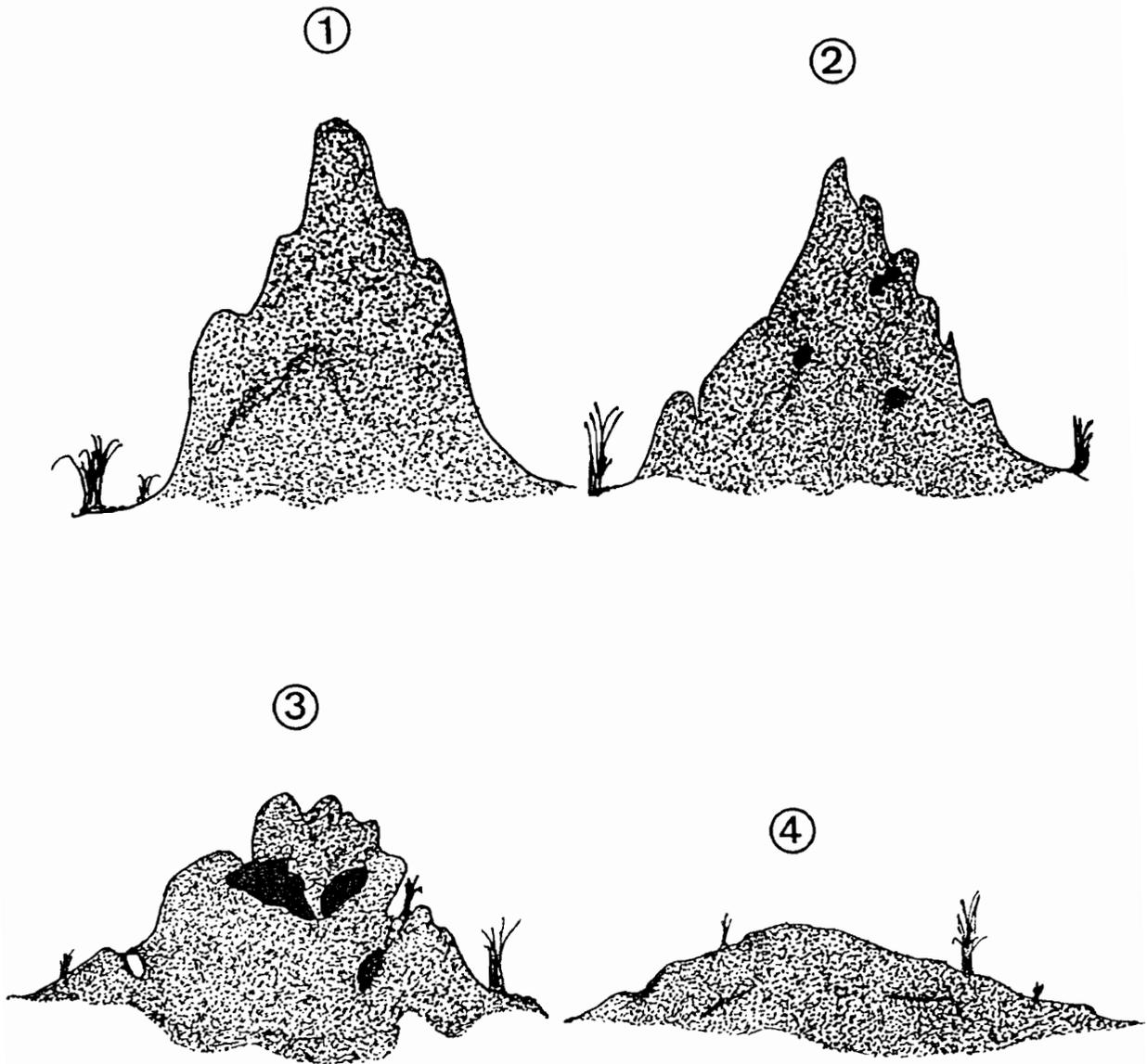
Enfin, des essaimants ailés ont été capturés en plein jour lors de l'ouverture de nids épigés ou après des pluies. Très peu de résultats en provenance des captures nocturnes par piègeages lumineux ont été utilisés. En effet, étant donnée la taille réduite du bassin versant, il est difficile d'affirmer que les ailés capturés proviennent bien du milieu qui nous intéresse, même si cet argument semble discutable.

Les clés des genres des termites africains (BOUILLON et MATHOT, 1965, 1966 et 1971) et les révisions du genre *Amitermes* (SANDS, 1959), de la sous-famille des Nasutitermitinae (SANDS, 1965a), du genre *Coptotermes* (HARRIS, 1966a), du genre *Ancistrotermes* (HARRIS, 1966b), du genre *Schedorhinotermes* (HARRIS, 1968), du genre *Macrotermes* (RUELLE, 1970) et des termites humivores sans soldats (SANDS, 1972) nous ont permis dans un premier temps de déterminer la quasi-totalité des genres et quelques espèces. Un stage au British Museum (Natural History) à Londres, sous la direction des Drs SANDS et BACCHUS, a permis de compléter nos déterminations, et de vérifier les reconnaissances antérieures.

2.2. DENOMBREMENT DES TERMITIÈRES ÉPIGÉES

Ce travail est réalisé dans les premières semaines qui suivent le passage des feux de brousse, afin de pouvoir répertorier la totalité des termitières épigées, y compris les plus petites. Nous avons utilisé la méthode des parcours ou transects et celles des carrés de dénombrement (COATON, 1951; SANDS, 1965d; BODOT, 1966; HEBRANT, 1970; JOSENS, 1972).

Nous avons prospecté 12 transects (5 transects de 6 m et 7 de 20 m de large) d'une longueur moyenne de 500 m, soit une longueur totale de 5 785 m et 7,8 ha en surface) disposés selon les toposéquences du bassin versant. Nous avons également prospecté 4 carrés d'un hectare de superficie (H1 à H4). Sur un cinquième (H5), nous n'avons relevé que les termitières de *Macrotermes*. La **figure 7** situe la position des transects et hectares prospectés dans le bassin versant. Le long de ces transects, les coordonnées de chaque nid par rapport à deux axes orthogonaux, ainsi que le genre constructeur, les genres et espèces inquilines sont notés. Chaque termitière peut ainsi être positionnée avec précision. Nous ne considérons à l'intérieur d'un transect ou d'un carré que les termitières dont l'apex se trouve effectivement dans l'aire déterminée. Les paramètres mesurés sont: l'état du nid (vivant ou mort; c'est-à-dire contenant ou non des termites), sa circonférence de base et sa hauteur. En ce qui concerne *Macrotermes bellicosus*, 4 stades de dégradation ont été distingués sur les nids morts selon l'action plus ou moins importante et visible de l'érosion (**figure 14**).



- (1, nid récemment "abandonné" et d'aspect extérieur intact;
 2, nid "abandonné" présentant des signes nets d'érosion;
 3, nid érodé et effondré; 4, nid très érodé en forme de dôme plus ou moins aplati)

Figure 14

Caractérisation des stades d'érosion
 de la termitière abandonnée de *Macrotermes bellicosus*

2.3. DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE TERMITIERES EPIGEES

La dynamique des nids épigés a été suivie sur un certain nombre de ces mêmes parcelles (4 hectares et 6 transects) parcourues à différents intervalles au cours de notre étude: à t_0 , $t+1\text{an}$, $t+2\text{ans}$ et $t+3\text{ans}$, en mesurant les paramètres retenus au paragraphe précédent. Certains transects n'ont pu être pris en compte en totalité lors des deuxième et troisième échantillonnages, en raison de perturbations anthropiques intervenues et qui ont modifié les faciès. En effet, d'une année à l'autre, des parcelles "naturelles" ont été coupées et sont devenues des champs villageois.

2.4. CROISSANCE ET EROSION DES TERMITIERES DE *M. bellicosus*

2.4.1. Implantation de piquets sur les nids

Une première méthode a consisté à implanter des piquets métalliques (15 par nid) en 4 lignes perpendiculaires sur un ensemble de 11 nids. La mesure périodique de la hauteur de ces piquets était supposée permettre une estimation de la variation de volume intervenue entre 2 mesures, mais la croissance et l'érosion des nids n'étant pas homogène dans l'espace, les résultats ont été trop irréguliers et nous a amené à opter pour une autre méthode.

2.4.2. Mesure des dimensions des nids épigés

Cent-trente-deux (132) termitières de *Macrotermes* balisées et numérotées ont été suivies au moyen des paramètres décrits précédemment (état, stade de dégradation, circonférence de base et hauteur) tous les deux mois, pendant 3 ans. Pour la plupart des nids, nous disposons également de photographies prises au cours de ces 3 années de l'étude. Cette méthode nous a permis d'obtenir des résultats fiables dans la mesure où le nombre de termitières concernées est suffisamment élevé.

Pour les calculs de volumes d'accroissement et d'érosion des nids, il a été nécessaire d'adopter quelques simplifications. En effet, comme COLLINS (1979) et LEPAGE (1984), nous avons assimilé les termitières à un cône parfait même si en réalité les volumes sont irréguliers, et utilisé la formule $V=\pi.D^2/4.H/3$ où V = volume, H = hauteur et D le diamètre moyen. Il faut noter qu'il s'agit là d'une estimation du volume externe, puisque le volume total des galeries internes n'est pas pris en compte.

2.5. MESURE DE L'ACTIVITE DE RECOLTE DE *MACROTERMES*

Macrotermes bellicosus est un termite champignonniste qui récolte de grandes quantités de litière recouverte au préalable de placages de terre dans un rayon assez important autour du nid. Ces placages sont construits à partir d'orifices ou sorties de récolte. Leur surface est donc un indice de l'activité de récolte des termites.

2.5.1. Mesures des surfaces de placages de récolte

La récolte de nourriture de *Macrotermes bellicosus* a été suivie en saison sèche et en saison pluvieuse sur une série de 33 lignes-transects de 15 m de long, mises en place selon 2, 3 ou 4 directions perpendiculaires à partir de 11 termitières vivantes (**figure 15**). Dans quelques cas, la proximité d'autres termitières nous a obligé à ne délimiter que 3, voire 2 transects afin d'éviter les interactions entre surfaces de récolte de nids différents, compte tenu de la surface assez importante sur laquelle *Macrotermes* peut récolter, selon les observations effectuées par DARLINGTON (1982a) au Kenya sur l'espèce *Macrotermes michaelseni* Sjöstedt. Les mesures journalières sont faites tôt le matin quand les placages sont encore frais; elles sont effectuées le long d'un double décimètre déployé entre 2 piquets fixes (à 1 et à 16 m de l'apex de la termitière), pour chaque ligne-transect. Des grilles de 0,16 m² (**figure 16a**), divisées en 100 sous-unités sont disposées à intervalle de un mètre; les surfaces de placages sont relevées dans chaque sous-unité (de 4 x 4 cm). Ces placages sont ensuite détruits avant les mesures du lendemain.

2.5.2. Mesure du rapport entre surface de récolte, poids des placages et nombre d'orifices de récolte

Une autre série de termitières de *Macrotermes* est dotée du même dispositif de lignes-transects. Nous avons réalisé des photographies à la verticale des placages en disposant un cadre de 0,16 m² à tous les mètres le long de chaque ligne (**figure 16b**). Les surfaces sont calculées ensuite au laboratoire à partir des photographies, à l'aide d'un planimètre. Les placages sont prélevés avec soin et pesés. La surface du sol est ensuite déblayée et les orifices de récolte sont comptés. Une deuxième photographie à la verticale de ces mêmes sous-unités de 0,16 m² permet de vérifier les comptages et de mesurer le nombre et le diamètre moyen des orifices de récolte par unité de surface (**figure 16c**).

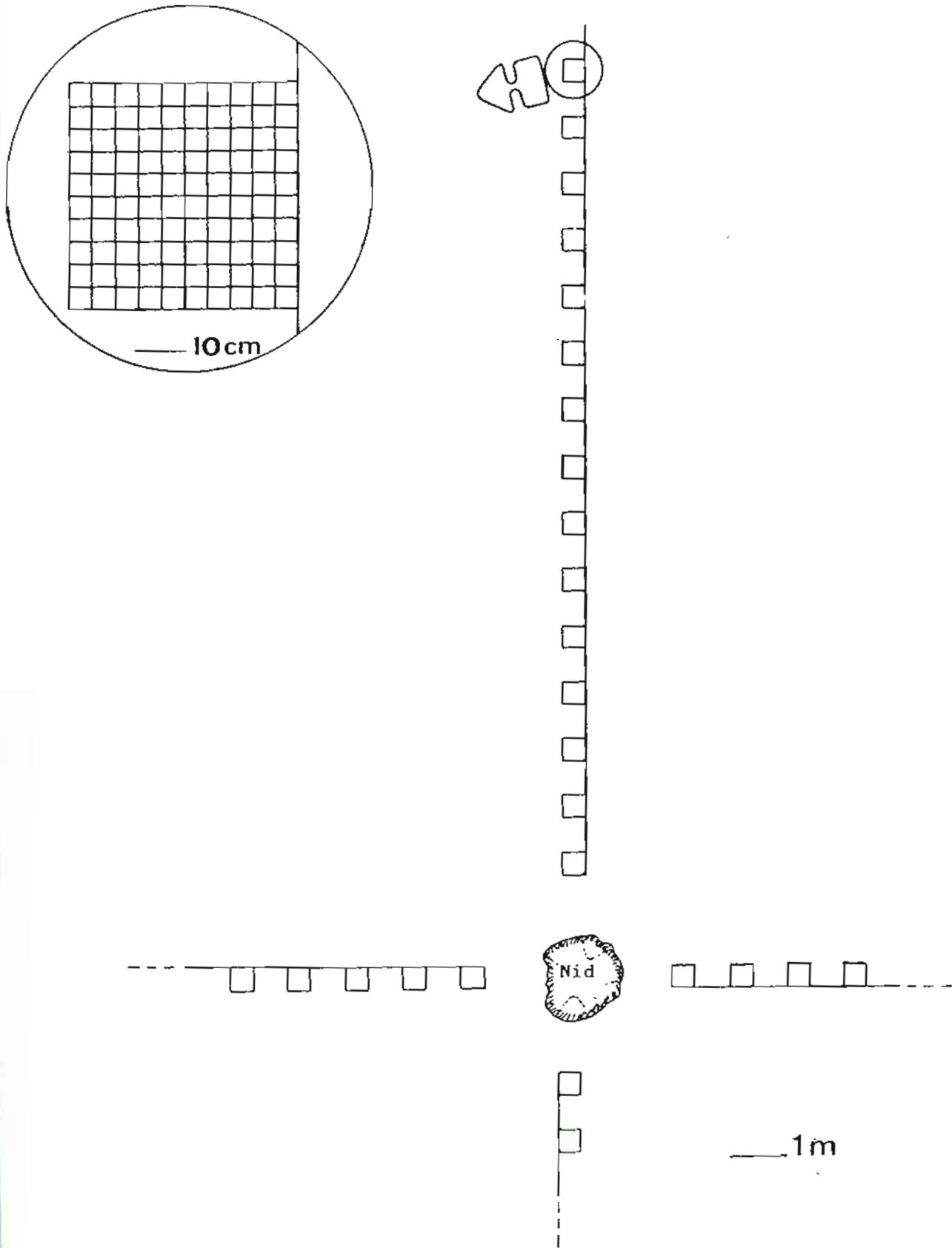


Figure 15
 Dispositif utilisé pour le suivi de la récolte de *Macrotermes bellicosus*
 (placages et trous de récolte), à partir d'un nid d'observation

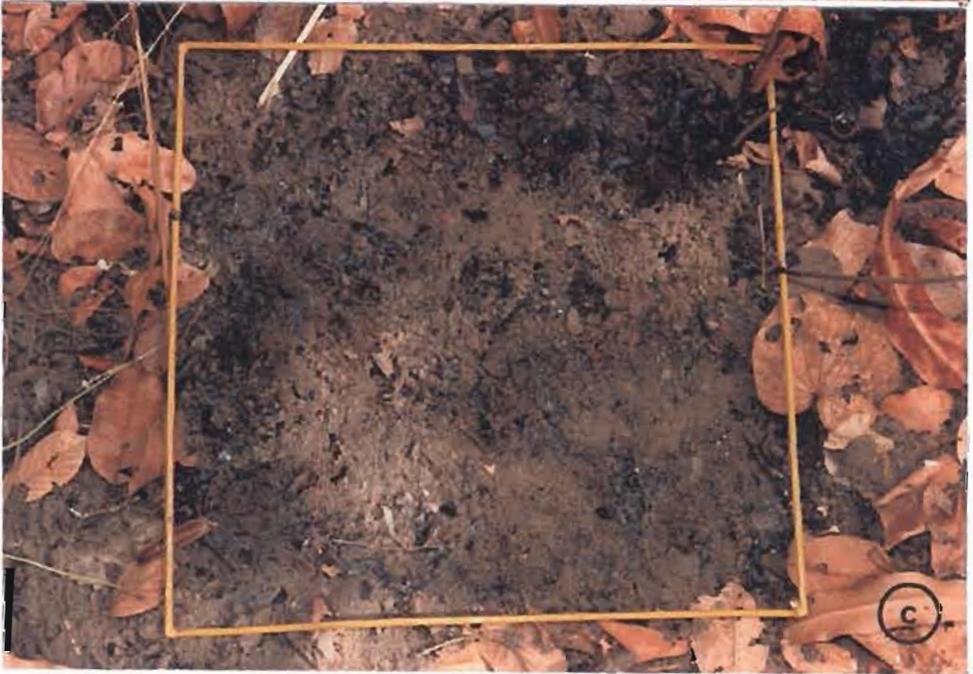
Figure 16

Mesure de l'activité de remaniement du sol liée à la récolte
de *Macrotermes bellicosus*

Photo 16 a: Grille de mesure (100 unités de 16 cm²).

Photo 16 b: Cadre de 0,40 x 0,40 m pour photographie des placages de récolte. On remarquera les placages sur la tige de graminée et certaines feuilles partiellement consommées par les termites.

Photo 16 c: Sol déblayé des placages et des feuilles mortes en vue de la mesure des orifices de récolte sur la même surface.



2.6. ACTION DES TERMITES SUR LES SOLS

2.6.1. Prélèvements pour analyses

Pour les genres *Cubitermes* et *Trinervitermes*, nous avons prélevé des portions de nids et des sols témoins à différents niveaux, pour des analyses pédologiques: analyses granulométriques et physico-chimiques, effectuées au laboratoire d'Analyse des Sols de l'INRA d'Arras (France).

Pour le genre *Macrotermes* nous avons réalisé des coupes jusqu'à une profondeur de 4 m, en ayant choisi des nids de taille moyenne. Les différents compartiments ont été décrits et des échantillons (portions du nid, horizons situés sous le nid et horizons témoins) ont été prélevés pour des analyses mécaniques et physico-chimiques.

Certaines termitières, particulièrement intéressantes en termes de croissance et d'érosion, ont également fait l'objet d'analyses physico-chimiques, de même que des placages de récolte.

2.6.2. Simulation de pluies

Cette méthode a été décrite par CASENAVE (1982), CHEVALLIER (1982), et ALBERGEL (1987). Il s'agit d'un appareil mis au point par l'ORSTOM (ASSELIN et VALENTIN, 1978), permettant de reproduire des averses d'intensité variable et programmée, sur une parcelle de 1 m² délimitée au sol. On enregistre le volume d'eau ruisselée par le moyen d'un limnigraphe, et l'on peut déduire les principaux paramètres hydrodynamiques de la parcelle.

Il a été ainsi comparé (travaux de VALENTIN *et al.*) des parcelles situées dans les zones de récolte de *Macrotermes bellicosus* et des parcelles situées en dehors de cette action.

2.7. ETUDE DES RELATIONS TERMITES/SOLS/VEGETATION

2.7.1. Recueil des paramètres du milieu

Le long des transects parcourus (5 785 m), nous recueillons les paramètres relatifs aux espèces de termites (15 variables, selon l'espèce, le stade, la surface au sol et le volume

au-dessus du sol), en même temps que les paramètres en rapport avec le milieu (**tableau II**): soient 11 variables reliées à la végétation, 8 reliées aux sols, 6 reliées à l'induration, 7 reliées à la pente et à la géomorphologie, 6 reliées aux champs et aux jachères et 11 reliées aux états de surface des sols.

La position des transects et carrés échantillonnés est reportée sur la **figure 7**.

2.7.2. Etablissement de bordereaux

Les variables sont recueillies sur des bordereaux, en codifiant toutes les variables. Les paramètres reliés au milieu sont déterminés en superposant la carte de localisation des termitières aux différentes cartes établies par l'équipe HYPERBAV (JANEAU et MAHIEUX, 1985; FRITSCH *et al.*, 1986; BOA et FRITSCH, 1987a et b; FRITSCH et PLANCHON, 1987; IRIS, 1987; PLANCHON *et al.*, 1987; VALENTIN, 1987; MITJA, 1987, 1990). Chaque termitière épigée est donc caractérisée par l'ensemble des variables du milieu correspondant à sa localisation (cf. **Annexe A**).

2.7.3. Exploitation statistique

a)- Nous avons utilisé le programme informatique STAT-ITCF (VALES, 1987). Ce programme permet d'effectuer entre autres, des analyses factorielles des correspondances (LEBART *et al.*, 1979; BENZECRI et BENZECRI, 1980; FENELON, 1981; GREENACE, 1984). La méthode utilise les distances du KHI-2 généralisé.

L'analyse factorielle des correspondances (AFC) consiste à réaliser un ou plusieurs graphiques à partir d'un tableau de données en réduisant les dimensions de l'espace de représentation des données, tout en essayant de ne pas perdre trop d'informations au moment de cette réduction. Cette réduction du nombre de dimensions (calculs d'axes principaux d'inertie ou axes factoriels) aboutit à la projection d'un nuage de points dans quelques plans privilégiés. Cette méthode permet, en outre, de représenter sur la même figure les relevés et les variables. Chaque axe factoriel rend compte d'une partie de l'information totale contenue dans le tableau. L'inertie (ou variance) expliquée par l'axe 1 est la plus élevée. Elle décroît pour les axes 2, 3, 4, ... Plus le tableau est grand, plus le seuil de signification de l'inertie expliquée par un axe est petit (LEBART, 1975; LEBART *et al.*, 1979).

Tableau II

Variables et modalités utilisées au cours de ce travail

<u>Espèce:</u>	<u>Etat:</u>
1 = <i>Cubitermes</i>	11 = vivant 12 = mort
2 = <i>Trinervitermes</i>	21 = vivant 22 = mort
3 = <i>Macrotermes</i>	31 = vivant 32 = mort, stade 1 33 = mort, stade 2 34 = mort, stade 3 35 = mort, stade 4
<u>Végétation:</u>	
1 = Forêt galerie	
2 = Savane boisée haute	
3 = Savane boisée basse	
4 = Savane boisée hygrophile	
5 = Savane arborée haute	
6 = Savane arborée basse	
7 = Savane arbustive dense	
8 = Savane arbustive claire	
9 = Savane herbeuse haute	
10 = Savane herbeuse basse	
11 = Champs.	
<u>Sols:</u>	
1 = Sols ferrallitiques de plateau et de flanc de cuirasse	
2 = Sols rouges ferrallitiques	
3 = Sols ocres ferrugineux	
4 = Sols jaunes ferrugineux	
5 = Sols hydromorphes sableux	
6 = Sols hydromorphes sableux à dépôt colluvio-alluvial	
7 = Sols hydromorphes colluvio-alluviaux argileux	
8 = Sols hydromorphes sableux avec lentilles d'argile.	
<u>Profondeur d'apparition de l'induration:</u>	
1 = Superficielle	
2 = 0 - 15 cm	
3 = 15 - 30 cm	
4 = 30 - 45 cm	
5 = 45 - 120 cm	
6 = Très profonde ou absente	

(A suivre...)

Tableau II (suite)

Pente et géomorphologie:

- 1 = Plateau
- 2 = Talus
- 3 = Zone d'incisions de ruissellement aux ruptures de pente
- 4 = Zone de dépression concave (pente maximale = 40 p.c.)
- 5 = 0 - 2 p.c.
- 6 = 2 - 4 p.c.
- 7 = > 4 p.c.

Profondeur d'apparition des gravillons:

- 1 = 0 - 15 cm
- 2 = 15 - 30 cm
- 3 = 30 - 45 cm
- 4 = 45 - 60 cm
- 5 = > 60 cm
- 6 = rares ou absents

Age des jachères:

- 0 = Champs
- 1 = 0 à 5 ans
- 2 = 6 à 10 ans
- 3 = 11 à 30 ans
- 4 = 30 à 40 ans
- 5 = Végétation naturelle (milieu n'ayant pas été cultivé de mémoire d'homme et ne présentant pas un faciès de jachère).

Etat de surface:

- 1 = Forêt galerie
- 2 = Savane arborée
- 3 = Savane arbustive claire
- 4 = Flanc de cuirasse
- 5 = Champs cultivés
- 6 = Savane boisée
- 7 = Savane arbustive dense
- 8 = Surface présentant des indices de ruissellement
- 9 = Jachères
- 10 = Buttes
- 11 = Savanes herbeuses

Les relevés et les variables ne contribuent pas tous également à l'inertie des divers axes. Ceux dont la contribution sur chaque axe est la plus élevée seront interprétés en premier lieu. La projection des relevés et des variables d'un espace multidimensionnel dans le plan formé par les axes 1 et 2 (meilleure représentation possible) entraîne inévitablement des déformations. Les points qui ont une bonne projection (cosinus carré élevé) qui exprime convenablement la position relative du point dans le nuage initial sont donc considérés comme bien représentés dans ce plan et donc interprétables. Inversement, la localisation dans le plan considéré de ceux ayant une mauvaise projection (cosinus carré faible) n'a pas de signification. Les autres plans (2, 3, 4,...) peuvent être considérés en fonction de leur niveau d'inertie.

Dans ce travail, l'analyse factorielle des correspondances est utilisée pour essayer de faire ressortir les facteurs environnementaux qui ont déterminé la présence et l'abondance des divers types de termitières épigées sur le bassin versant de Booro-Borotou. Les variables se rapportant au milieu sont utilisées comme variables supplémentaires dans un premier temps. Elles n'interviennent pas dans la formation des axes.

L'interrelation entre les caractéristiques des termitières et les facteurs du milieu est ensuite étudiée en introduisant toutes les variables en tant que variables actives et participant donc à l'analyse.

b)- La méthode des quadrats contigus de GREIG-SMITH (1952) a également été utilisée pour caractériser la distribution spatiale des nids et les corrélations entre les distributions des "espèces" (coefficients de corrélation de SPEARMAN et de KENDALL).

c)- L'étude des types de distribution des nids épigés est effectuée par la méthode des distances au plus proche voisin (DIGGLE, 1973; cité par UPTON et FINGLETON, 1983). C'est un test basé sur le même principe que celui utilisé par CLARK et EVANS (1954) et par COLLINS (1977a) et qui permet de déterminer si une distribution se fait au hasard, de façon agrégative ou uniforme.

CHAPITRE III

INVENTAIRE DES ESPECES DE TERMITES

Une bonne connaissance des populations de termites qui peuplent le bassin versant passe par un inventaire des espèces et une description de leur biologie. C'est ce que nous avons fait dans ce chapitre.

3.1. LISTE DES ESPECES

Nous avons récolté sur le bassin versant 42 espèces réparties en 2 familles, 6 sous-familles et 24 genres (**tableau III**).

La famille des RHINOTERMITIDAE Light comporte les deux sous-familles des COPTOTERMITINAE Holmgren avec 2 espèces et des RHINOTERMITINAE Froggat avec une seule espèce.

La famille des TERMITIDAE Westwood comprend les sous-familles des TERMITINAE Kemner (8 genres et 13 espèces), des APICOTERMITINAE Sands (5 genres et 7 espèces), des MACROTERTERMITINAE Kemner (5 genres et 10 espèces) et celle des NASUTITERMITINAE Sjöstedt (4 genres et 9 espèces).

Ce tableau fait donc apparaître une assez grande diversité d'espèces et de groupes écologiques dans ce petit bassin versant de 1,36 km² de superficie. Même en tenant compte des espèces rencontrées seulement en savane, ce total d'espèces place le milieu de Booro-Borotou parmi les plus riches des savanes africaines échantillonnées: 19 espèces au Sahel (16°13', LEPAGE, 1972), 28 espèces dans une savane nord guinéenne du Nigéria (11°N, SANDS, 1965d), 30 espèces dans une savane sud guinéenne du Nigéria (9°8'N, WOOD *et al.*, 1977a), 36 espèces à Lamto, dans une savane pré-forestière (6°13'N, JOSENS, 1972), 22 espèces dans une savane de Basse Côte d'Ivoire (5°30'N, BODOT, 1967a), 20 espèces dans une savane sud-africaine, à Nylsvley (24°39'S, FERRAR, 1980).

3.2. BIOLOGIE DES ESPECES

La **figure 17** représente la distribution des espèces de termites du bassin versant, selon leur habitat.

La répartition des espèces selon les biotopes, habitats et régimes alimentaires (**tableau IV**) permet de dénombrer 19 espèces localisées en forêt et 33 en savane (tous

Tableau III

Les espèces de termites rencontrées
sur le bassin versant de Booro-Borotou

SOUS FAMILLES	GENRES	ESPECES
COPTOTERMITINAE Holmgren	<i>Coptotermes</i> Wasmann	<i>C. intermedius</i> Silvestri <i>C. sjoestedti</i> Holmgren
RHINOTERMITINAE Froggat	<i>Schedorhinotermes</i> Silvestri	<i>S. lamanianus</i> (Sjöstedt)
TERMITINAE Kemner	<i>Amitermes</i> Silvestri	<i>A. evuncifer</i> Silvestri
	<i>Cubitermes</i> Wasmann	<i>C. oculatus</i> Silvestri <i>C. severus</i> Silvestri <i>C. subcrenulatus</i> Silvestri
	<i>Euchilotermes</i> Silvestri	<i>E. acutidens</i> Silvestri <i>E. tensus</i>
	<i>Microcerotermes</i> Silvestri	<i>M. fuscotibialis</i> (Sjöstedt) <i>M. sp. A</i> <i>M. sp. B</i>
	<i>Noditermes</i> Sjöstedt	<i>N. aburiensis</i> (Sjöstedt)
	<i>Ophiotermes</i> Sjöstedt	<i>O. grandilabius</i> (Emerson)
	<i>Pericapritermes</i> Silvestri	<i>P. urgens</i> Silvestri
	<i>Procubitermes</i> Silvestri	<i>P. sjoestedti</i> (Von Rosen)
APICOTERMITINAE Sands	<i>Adaiphrotermes</i> Sands (1)	<i>A. sp.</i>
	<i>Aderitotermes</i> Sands	<i>A. cavator</i> Sands
	<i>Anenteotermes</i> Sands	<i>A. improcintus</i> Sands <i>A. polyscolus</i> Sands
	<i>Astalotermes</i> Sands	<i>A. quietus</i> (Silvestri)
	<i>Astratotermes</i> Sands	<i>A. prosenus</i> Sands <i>A. sp.</i>

(A suivre)

Tableau III (suite)

SOUS FAMILLES	GENRES	ESPECES
MACROTERTMITINAE Kemner	<i>Ancistrotermes</i> Silvestri	<i>A. cavithorax</i> (Sjöstedt) <i>A. crucifer</i> Silvestri <i>A. guineensis</i> Silvestri
	<i>Macrotermes</i> Holmgren	<i>M. bellicosus</i> (Smeathman) <i>M. subhyalinus</i> (Rambur)
	<i>Microtermes</i> Wasmann (2)	<i>M. sp.A</i> <i>M. sp.B</i>
	<i>Odontotermes</i> Holmgren	<i>O. pauperans</i> (Silvestri) <i>O. smeathmani</i> (Fuller)
	<i>Pseudacanthotermes</i> Sjöstedt	<i>P. spiniger</i> Sjöstedt (3)
NASUTITERTMITINAE Sjöstedt	<i>Fulleritermes</i> Coaton	<i>F. tenebricus</i> Silvestri
	<i>Mimeotermes</i> Silvestri	<i>M. sp.</i>
	<i>Nasutitermes</i> Dudley	<i>N. arborum</i> (Smeathman) <i>N. elegantulus</i> (Sjöstedt) <i>N. fulleri</i> Emerson
	<i>Trinervitermes</i> Holmgren	<i>T. geminatus</i> (Wasmann) <i>T. oekonomus</i> (Trägårdh) <i>T. togoensis</i> (Sjöstedt) <i>T. trinervius</i> (Rambur)

Notes: (1) Selon SANDS (comm. pers.), *Adaiphrotermes sp.* serait sans doute une nouvelle espèce.

(2) *Microtermes sp.A* et *Microtermes sp.B* sont probablement apparentées, respectivement, aux espèces *M. toumodiensis* et *M. subhyalinus* (la révision du genre est en cours).

(3) *Pseudacanthotermes militaris* qui a déjà été signalée dans la région semble absente sur le bassin versant.

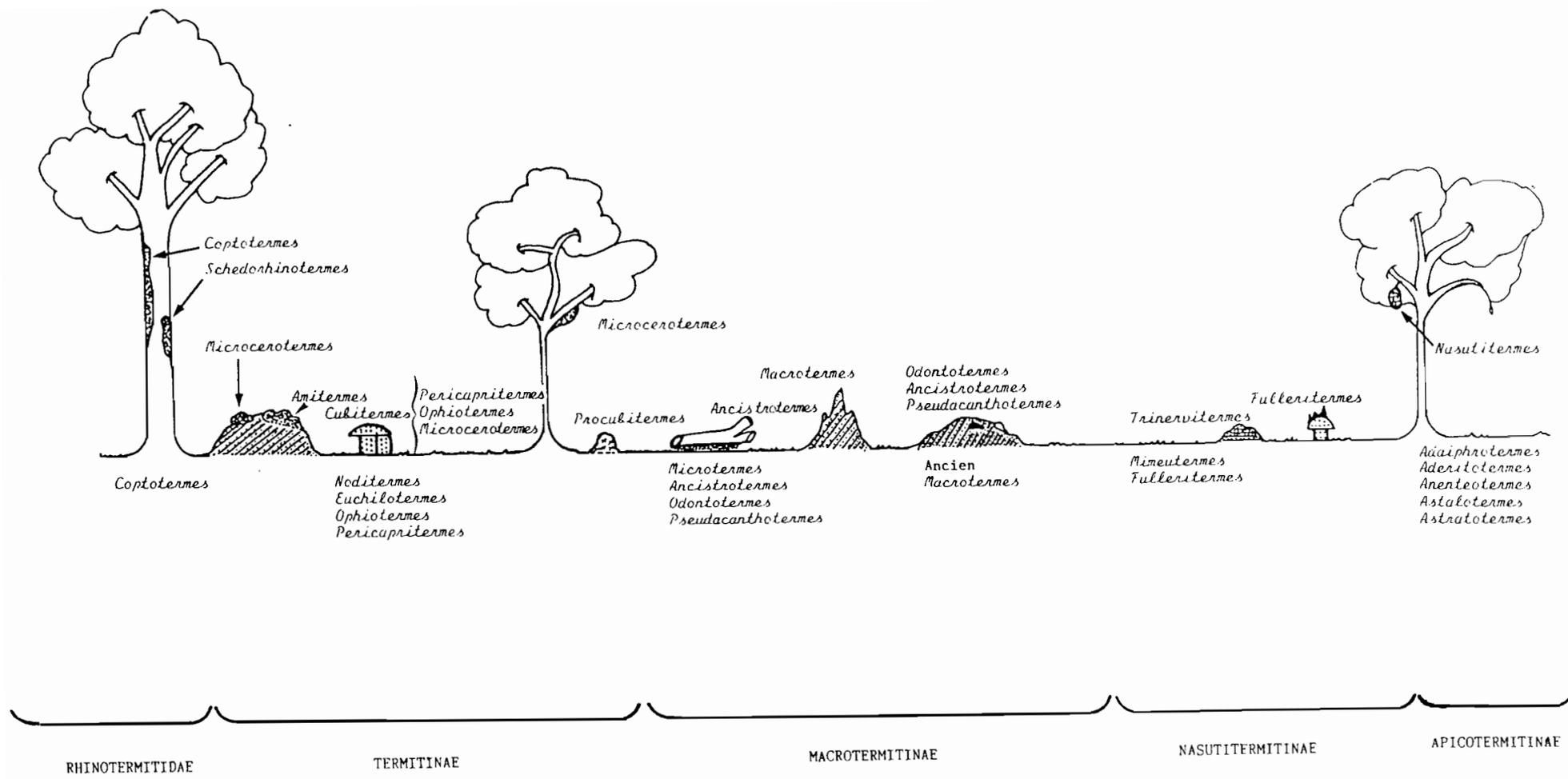


Figure 17
 Diagramme représentant la distribution des termites selon leur habitat
 dans le bassin versant de Booro-Borotou

Tableau IV

Distribution des espèces de termites du bassin versant de Booro-Borotou
selon le biotope, l'habitat et le régime alimentaire

TAXONS	BIOTOPE	HABITAT	REGIME ALIMENTAIRE
RHINOTERMITIDAE			
- COPTOTERMITINAE			
<i>Coptotermes intermedius</i>	S	H, I	B
<i>Coptotermes sjoestedti</i>	S	H, B	B
- RHINOTERMITINAE			
<i>Schedorhinotermes lamanianus</i>	F, S	B	B
TERMITIDAE			
- TERMITINAE			
<i>Amitermes evuncifer</i>	S	E, I	B
<i>Cubitermes oculatus</i>	S	E	H
<i>Cubitermes severus</i>	S	E	H
<i>Cubitermes subcrenulatus</i>	S	E	H
<i>Euchilotermes tensus</i>	S	S	H
<i>Euchilotermes acutidens</i>	F, S	S, I	H
<i>Microcerotermes sp.A</i>	F	A	B
<i>Microcerotermes sp.B</i>	F, S	E, I	B
<i>M. fuscotibialis</i>	F	A	B
<i>Noditermes aburiensis</i>	F	H	H
<i>Ophiotermes grandilabius</i>	S	H, I	H
<i>Pericapritermes urgens</i>	F, S	H, I	H
<i>Procubitermes sjoestedti</i>	S	E	H
- APICOTERMITINAE			
<i>Adaiphrotermes sp.</i>	F	H	H
<i>Aderitotermes cavator</i>	S	H, I	H
<i>Anenteotermes improcintus</i>	S	H, I	H
<i>Anenteotermes polyscolus</i>	F, S	H, I	H
<i>Astalotermes quietus</i>	F, S	H	H
<i>Astratotermes sp.</i>	S	H	H
<i>Astratotermes prosenus</i>	S	H, I	H

(A suivre...)

Tableau IV (suite)

TAXONS	BIOTOPE	HABITAT	REGIME ALIMENTAIRE
- MACROTERTERMITINAE			
<i>Ancistrotermes cavithorax</i>	F, S	H, I	B, F
<i>Ancistrotermes crucifer</i>	F, S	H	B, F
<i>Ancistrotermes guineensis</i>	F, S	H, I	B, F
<i>Macrotermes bellicosus</i>	F, S	E	B, F
<i>Macrotermes subhyalinus</i>	S	E	B, F
<i>Microtermes sp.A</i>	F, S	H, I	B, F
<i>Microtermes sp.B</i>	S	E, I	B, F
<i>Odontotermes pauperans</i>	S	H	B, F
<i>Odontotermes smeathmani</i>	S	H	B, F
<i>Pseudacanthotermes spiniger</i>	S	H, I	B, F
- NASUTITERMITINAE			
<i>Fulleritermes tenebricus</i>	F, S	H, I	B
<i>Mimeutermes sp.</i>	S	H	H
<i>Nasutitermes arborum</i>	F	A	B
<i>Nasutitermes elegantulus</i>	F	A	B
<i>Nasutitermes fulleri</i>	F	A	B
<i>Trinervitermes geminatus</i>	S	E, I	G
<i>Trinervitermes oeconomus</i>	S	E	G
<i>Trinervitermes togoensis</i>	S	E	G
<i>Trinervitermes trinervius</i>	S	E, I	G

Biotope: F, forêt galerie; S, savane.

Habitat: A, nid arboricole; B, nid dans le bois mort; E, nid épigé; I, espèce trouvée dans le nid d'autres espèces (nid inquilin); H, nid hypogé.

Régime alimentaire: B, bois, F, feuilles mortes, G, feuilles de graminées (vertes et/ou mortes); H, humus.

faciès confondus). Sur les 19 espèces observées en forêt, 12 se retrouvent également en savane.

Les trois principaux groupes trophiques connus chez les termites sont rencontrés dans notre zone d'étude:

- les xylophages, consommateurs de bois et de feuilles qui comprennent les xylophages purs (11 espèces) et les champignonnistes (10 espèces) consommateurs de litière, agissant en symbiose avec un champignon;

- les fourrageurs (4 espèces), consommateurs de graminées sur pied, vertes ou séchées ou sous forme de litière;

- les humivores (17 espèces), qui consomment de l'humus - ou plutôt de la matière organique plus ou moins décomposée, mélangée à des particules minérales. Hormis *Procubitermes sjostedti* et les *Cubitermes*, tous les autres humivores construisent des nids hypogés (**tableau IV**).

La **figure 18** présente quelques spécimens de chacun de ces groupes: le champignonniste *Macrotermes bellicosus*, l'humivore *Cubitermes* et le fourrageur *Trinervitermes*. L'illustration de quelques représentants de ces trois groupes (genres) de termites qui édifient des nids épigés et de deux autres termites à nids hypogés est donnée par la **figure 19**.

Nous décrivons donc les nids des espèces dans un premier temps en partant des nids peu individualisés, diffus et souterrains aux nids spécialisés et spécifiques. Dans un second temps, nous décrivons les nids épigés sur lesquels va porter plus particulièrement notre étude.

3.2.1. Description des nids des espèces

Sur le bassin versant, la plupart des espèces à nids hypogés se trouvent associées le plus souvent à des nids épigés. L'ouverture de termitières de *Macrotermes* (mortes en particulier) et surtout de *Cubitermes* révèle la présence de nombreuses espèces comme *Coptotermes intermedius*, *Ophiotermes grandilabius*, *Pericapritermes urgens*, *Aderitotermes cavator*, *Anenteotermes improcintus*, *A. polyscolus*, *Astratotermes prosenus*, *Ancistrotermes cavithorax*, *A. guineensis*, *Microcerotermes* sp. B, *Pseudacanthotermes spiniger* et *Fulleritermes tenebricus*.

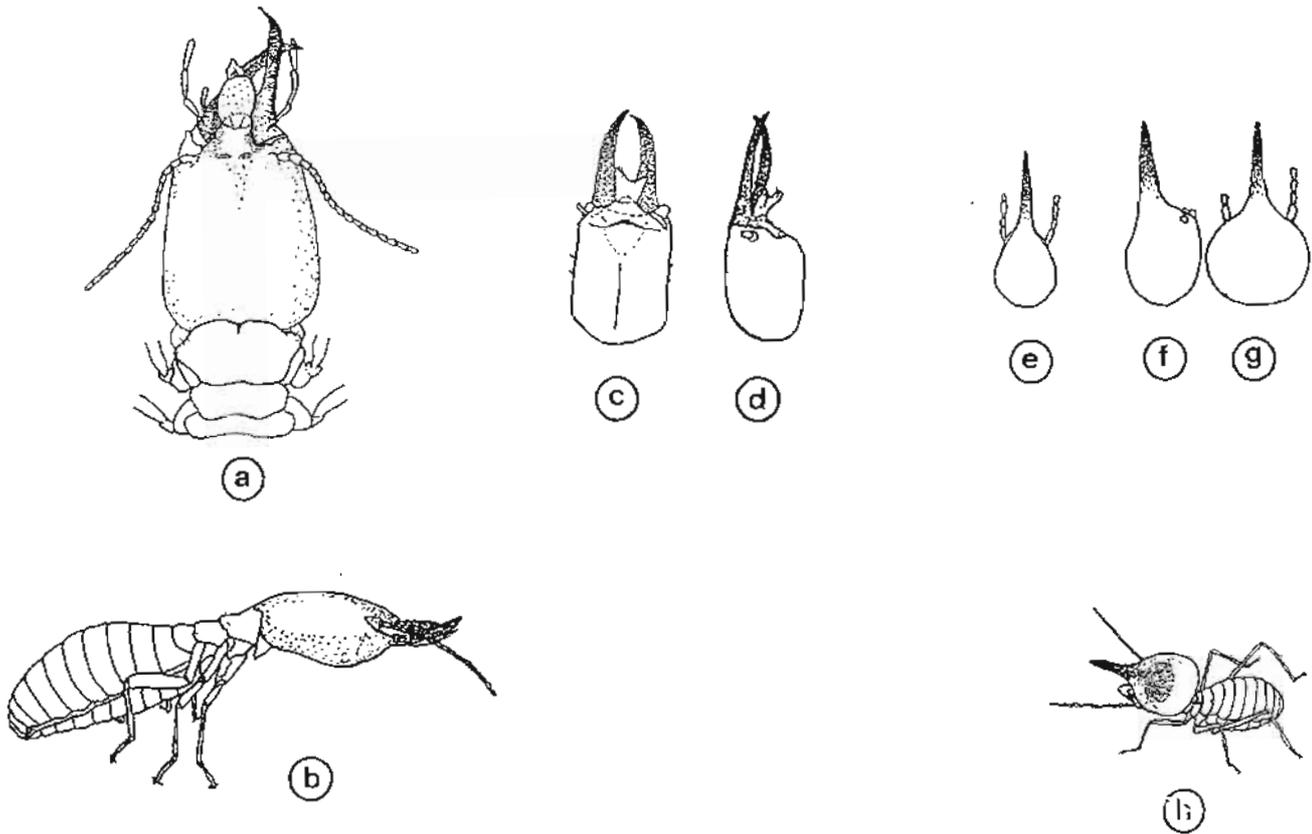


Figure 18

Principaux types de termites à nids épigés du bassin versant
de Booro-Borotou

- a: Tête et thorax du grand soldat de *Macrotermes bellicosus* en vue dorsale (d'après GRASSE).
- b: Grand soldat de *Macrotermes bellicosus* en vue latérale.
- c et d: Tête de soldat de *Cubitermes severus* en vue dorsale et en vue de profil.
- e: Tête de petit soldat de *Trinervitermes trinervius* en vue dorsale.
- f et g: Tête de grand soldat de *Trinervitermes trinervius* en vue latérale et en vue dorsale.
- h: Soldat de *Trinervitermes geminatus*.

Figure 19

Quelques termites rencontrés dans le bassin versant
de Booro-Borotou

Photo 19 a: Colonie de *Macrotermes bellicosus* observée à l'ouverture de la loge royale. La reine (♀) est nettement physogastre. Le roi (♂) et de nombreux ouvriers (O) sont observés.

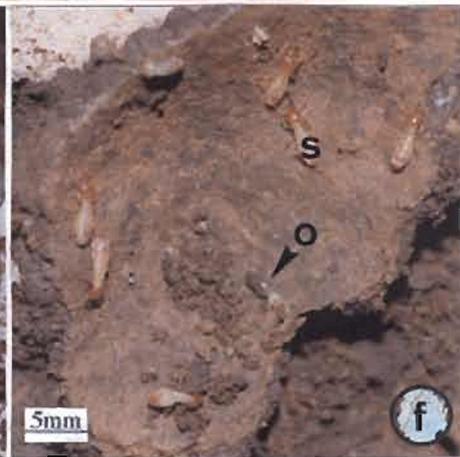
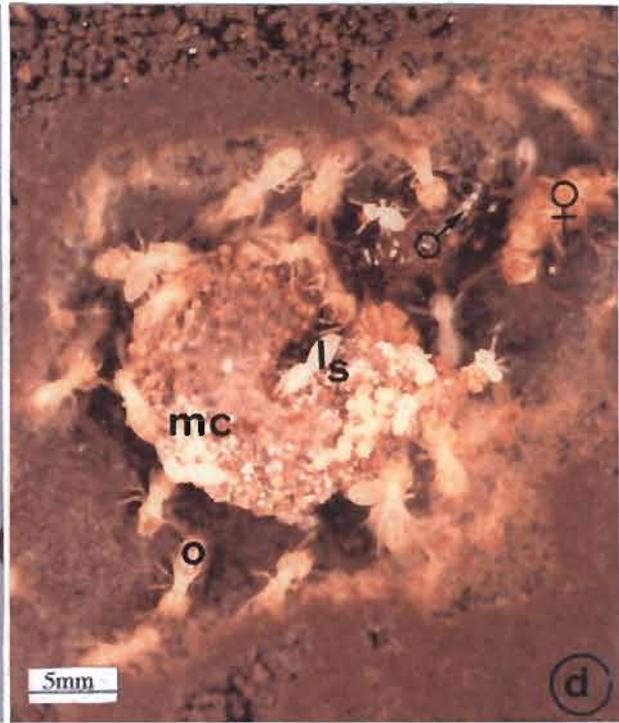
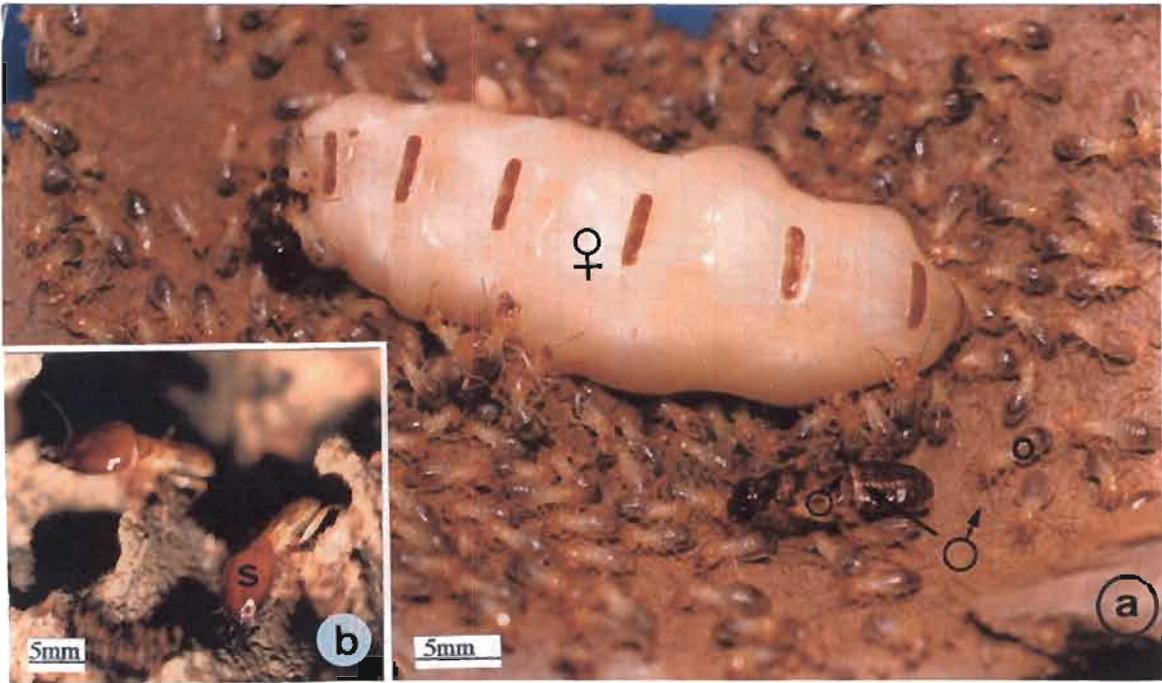
Photo 19 b: Grands soldats (S) de *Macrotermes bellicosus*.

Photo 19 c: Colonie de *Cubitermes severus*: reine (♀), soldats (S), ouvriers (O) et nymphes (n).

Photo 19 d: Colonie d'*Ancistrotermes cavithorax* de 3 mois et 1/2 obtenue au laboratoire à partir d'un couple d'essaimants ailés: le roi (♂), la reine (♀), des ouvriers (O) et des larves de soldats (L_S) sont bien visibles. Une meule à champignons (mc) s'est développée.

Photo 19 e: Petits et grands soldats (s et S), ouvriers (O), et essaimants ailés (EA) ou sexués de *Trinervitermes oeconomus*.

Photo 19 f: Ouvriers (O) et soldats (S) d'*Ancistrotermes guineensis*.



Genre *Fulleritermes* COATON 1962

Le représentant du genre est *F. tenebricus* qui est observé en savane et également en galerie forestière. Le nid hypogé de cette espèce se signale assez fréquemment à l'extérieur par des cheminées au-dessus du niveau du sol (**figure 20 a**) et se situe souvent à l'intérieur des nids de *Trinervitermes* et surtout *Cubitermes*. Dans ces cas de "nids composés", le contraste de couleurs est très remarquable. La partie du nid construite par *F. tenebricus* est très sombre par rapport au reste du nid qui est dans les tons ocres en général. Du fait de l'imbrication des structures du nid de *Fulleritermes* dans les constructions d'autres termites, ses dimensions sont difficiles à apprécier. Dans un cas cependant, un nid de *F. tenebricus* localisé sur un ancien nid de *Macrotermes* a pu être mesuré: hauteur = 12 cm; circonférence basale = 54 cm. Des imagos ainsi que des couples royaux ont été récoltés en avril et mai dans des poches situées à l'intérieur de nids de *Cubitermes*.

Genre *Mimeutermes* SILVESTRI 1914

Mimeutermes sp. a été récoltée en savane herbeuse (haute) dans une termitière très érodée (butte termitique) de *Macrotermes*. Bien que la colonie semble bien concentrée dans un volume assez restreint, nous n'avons pas localisé la loge royale.

Genre *Ophioterme* SJOSTEDT 1924

O. grandilabius est un humivore trouvé lors de fouille de sol ou de nids de *Cubitermes* ou de *Macrotermes* abandonnés. Nous n'avons pas observé de nid propre à l'espèce ou bien individualisé. Des sexués essaimants ont été capturés au mois de Mai et mis en élevage. Les premiers adultes ont été obtenus trois mois plus tard.

Genre *Pericapritermes* SILVESTRI 1914

P. urgens est présente en savane et en forêt secondaire à Booro-Borotou. Elle est assez répandue dans tous les milieux. C'est une espèce vivant dans des nids diffus dans la couche humifère ou de pénétration humifère et fréquemment dans des nids épigés de *Cubitermes* sp. Aucun nid épigé uniquement habité par cette espèce n'a été observé.

Figure 20

Principaux types de nids épigés de termites du bassin versant
de Booro-Borotou

Photo 20 a: Constructions épigées en forme de cheminées réalisées par *Fulleritermes tenebricus*. Ici, ces structures sont directement érigées au-dessus du niveau du sol. La plupart du temps, elles sont construites sur des nids de *Cubitermes* sp.

Echelle = 15 cm.

Photo 20 b: Jeune nid de *Macrotermes bellicosus* construit sous un ancien nid de *Cubitermes* sp. On remarquera comment la partie basale de ce dernier est évidée.

Echelle = 15 cm.

Photo 20 c: Nid de *Trinervitermes oeconomus* construit au pied d'une touffe de graminées. Bien que le nid soit vivant avec de nouvelles constructions, de nombreuses perforations sont bien visibles.

Echelle = couvercle d'un objectif standard d'appareil photographique (diamètre = 4,6 cm).

Photo 20 d: Nid de *Trinervitermes trinervius*. Ce nid est de plus grandes dimensions que ceux des autres espèces de *Trinervitermes* et présente de grandes plages nues tout autour.

Echelle = coupe-coupe (longueur = 50 cm).

Photo 20 e: Deux nids accolés de *Cubitermes subcrenulatus*. A gauche, le nid le plus récent est dépourvu de chapeau.

Echelle = 20 cm.

Photo 20 f: Nid "adulte" de *Macrotermes bellicosus* en savane boisée basse.

Echelle = 60 cm.



Genre *Ancistrotermes* SILVESTRI 1912

Les espèces de ce genre sont peu nombreuses mais leur systématique n'en est pas moins ardue pour autant. Elles sont très répandues dans les différents faciès du bassin versant.

A. cavithorax qui est décrite comme une des plus communes en Côte-d'Ivoire (GRASSE, 1937; JOSENS, 1972) est très répandue à Booro-Borotou. Son nid est entièrement hypogé. Elle consomme de la litière et des végétaux morts (feuilles et bois mort) mais son régime alimentaire peut être beaucoup plus large: végétaux vivants (GRASSE, 1937; observations personnelles le long d'une route à côté de l'école du village), denrées stockées (GRASSE et NOIROT, 1957b). Des sexués essaimants ont été capturés au mois d'avril à leur sortie de terre au cours d'une pluie vers 14 heures et en mai, par fouille d'un nid de *Macrotermes* abandonné et en voie de dégradation. Mis en élevage, ils ont pondu les premiers oeufs une semaine plus tard. Les premières larves ont été obtenues à 50 jours et les adultes à 70 jours environ. Les meules à champignons ont commencé à se développer à trois mois et demi.

A. crucifer semble présenter une éthologie analogue à celle de *A. cavithorax*.

A. guineensis est très connue également dans toute l'Afrique de l'Ouest et n'est pas rare sur le bassin versant. Son nid est hypogé.

Genre *Odontotermes* HOLMGREN 1912

O. pauperans a été récoltée en savane (herbeuse et arborée basse), sous des troncs d'arbre, dans des nids de *Cubitermes* ou de *Macrotermes* anciens avec d'autres espèces (*Amitermes*, ...). Les essaimants sexués capturés en avril à leur sortie de terre au cours d'une pluie vers 14 heures et mis en élevage ont pondu leurs premiers oeufs 6-7 jours plus tard. Les premières larves et premiers adultes sont apparus respectivement à 32 et 45 jours. Les meules à champignons se sont développées à partir de 3 mois et 1 semaine.

O. smeathmani est moins fréquente à Booro-Borotou.

Genre *Pseudacanthotermes* SJOSTEDT 1924

P. spiniger est une espèce à nid hypogé observée en faciès de savane et de forêt mais qui construit toutefois des galeries sur les troncs d'arbre (elle a été prélevée sur

Piliostigma thoningii Schum.). Ses colonies s'installent également dans divers nids de *Cubitermes* et dans des termitières abandonnées de *Macrotermes*. C'est ce caractère qui a amené EMERSON (1928; cité in GRASSE, 1937) à attribuer à cette espèce des termitières dégradées de *Macrotermes*.

Les Apicotermitinae qui vont être décrits ici sont des termites sans soldats (la systématique étant donc assez difficile) qui ont fait l'objet d'une révision par SANDS du TDRI (Tropical Development and Research Institute du British Museum (Natural History)) en 1972. Tous les Apicotermitinae identifiés dans ce travail l'ont été avec le concours du Dr SANDS.

Ces termites vivent de manière diffuse dans la couche humifère essentiellement et leurs nids sont assez difficiles à mettre en évidence.

Genre *Adaiphrotermes* SANDS

Trois espèces de ce genre qui comporte des individus de très petite taille sont décrites dans la révision de SANDS (1972) mais la plupart des caractères des ouvriers sont applicables à deux espèces. L'espèce récoltée à Booro-Borotou (*Adaiphrotermes* sp.) a souvent été trouvée associée à des constructions d'autres termites (*Cubitermes*, *Macrotermes*, etc.).

Genre *Aderitotermes* SANDS 1972

Il comporte 2 espèces dont *A. cavator* distribuée de l'Afrique de l'Ouest au Nigéria et en Gambie. Nous l'avons récoltée en forêt et dans des milieux cultivés. Les ouvriers sont de taille moyenne. La seconde espèce de ce genre est propre à l'Afrique de l'Est.

Genre *Anenteotermes* SANDS 1972

A. improcintus a été récoltée en jachère avec un couple royal dans un nid de *Cubitermes* (occupé par *Pericapritermes*, *Fulleritermes*, des fourmis *Pheidole* et *Camponotus*) et également en savane. Cette espèce est de petite taille.

A. polyscolus est de petite taille, assez ubiquiste et une des plus communes dans la zone étudiée. Elle s'installe dans d'autres nids épigés. Des essaimants sexués capturés au mois de mai par fouille de nids dégradés de *Macrotermes* et mis en élevage

ont donné les premiers oeufs 6-7 jours plus tard et des larves à 1 mois tandis que les premiers ouvriers adultes apparaissaient à 2 mois et demi.

Genre *Astalotermes* SANDS 1972

A. quietus présente une aire de répartition qui s'étend de l'Afrique Occidentale à l'Ouganda et au Congo (SANDS, 1972). A Booro-Borotou, elle vit tant en savane qu'en forêt, dans le sol, dans des nids épigés de divers constructeurs et sous des troncs d'arbres morts.

Genre *Astratotermes* SANDS 1972

A. prosenus comporte des ouvriers de grande taille. Les colonies se retrouvent fréquemment à la base de nids de *Cubitermes* vivants ou abandonnés (au niveau du sol).

Genre *Coptotermes* WASMANN 1896

Ce genre est représenté dans toutes les régions tropicales. Parmi les trois espèces connues en Afrique (HARRIS, 1966a), deux sont présentes à Booro-Borotou: il s'agit de *C. intermedius* et *C. sjoestedti*.

Coptotermes intermedius SILVESTRI 1912

Répandue au Sénégal, au Ghana et au Nigéria, cette espèce n'est pas rare à Lamto (JOSENS, 1972). A Booro-Borotou, elle établit ses colonies sur les troncs d'arbres vivants ou morts en conservant toutefois un contact avec le sol où se trouve la calie principale. Nos observations vont dans le sens de celles rapportées par ROY-NOEL (1967, *in* JOSENS, 1972): cette espèce s'attaque indifféremment au bois vivant et au bois mort. Elle a également été trouvée dans une savane très aride au Burkina Faso.

Coptotermes sjoestedti HOLMGREN 1911

C'est une espèce qui a souvent été récoltée en Côte-d'Ivoire, au Burkina Faso et en Guinée, en savane mais aussi en zone forestière (GRASSE, 1937). Elle est connue pour les graves dégâts causés dans les troncs d'arbres ou les poutres de construction. Bien qu'une bonne partie de la colonie vive hors du sol dans les bois morts, aucun nid bien individualisé n'a pu être mis en évidence.

Genre *Schedorhinotermes* SILVESTRI 1909

Des deux espèces connues en Afrique, seule *S. lamanianus* est représentée à Boro-Borotou. Elle a été récoltée une fois en forêt galerie sur *Syzygium guineense* (WILD.) et une fois en savane herbeuse sur sol cuirassé (dans deux nids accolés de *Cubitermes* sp). La répartition géographique de cette espèce est très vaste. Elle couvre des territoires s'étendant sur toute l'Afrique au sud du Sahara et colonise divers milieux. HARRIS (1968) décrit les nids comme des masses compactes de carton à base de matières fécales avec une fine structure cellulaire et qui s'installent à la base de troncs d'arbre le plus souvent.

Genre *Amitermes* SILVESTRI 1912

Les nids d'*Amitermes evuncifer* rencontrés sont de taille variable: généralement de 10 à 20 cm de diamètre sur 8 à 15 cm de hauteur, mais ils peuvent atteindre un diamètre de plus de 60 cm. Cette espèce très répandue en Afrique (de l'Est à l'Ouest et jusqu'en Angola) est connue pour envahir fréquemment les nids d'autres termites, en particulier *Cubitermes*, *Trinervitermes*, *Odontotermes* et *Macrotermes* (SANDS, 1959; BODOT, 1966, 1967a; ROY-NOEL, 1969). Cette espèce commune à divers faciès de savane a été rencontrée plus d'une fois dans des nids de *Cubitermes*, *Macrotermes* et de *Procubitermes sjoestedti* contenant *Pericapritermes urgens*, *Microcerotermes* sp. (avec couple royal) et *Fulleritermes tenebricus* (avec couple royal).

Genre *Microcerotermes* Silvestri 1901

Microcerotermes fuscotibialis (SJOSTEDT) 1896

C'est une espèce qui construit des nids arboricoles sur des branches à 4-5 m du sol dans la galerie forestière autour du marigot de Booro-Borotou. Ces nids se mettent en relation avec le sol par des galeries. Les plus grands nids de *Microcerotermes fuscotibialis* répertoriés sur le bassin versant ont une forme plus ou moins ovoïde. Le grand diamètre mesure en moyenne 30 cm et le petit diamètre 17 cm.

Deux autres espèces de *Microcerotermes* (sp. A et sp. B) récoltées dans différents milieux de savane et en forêt ont presque toujours été trouvées dans des nids riches en matières stercorales affleurant de nids d'autres espèces (*Macrotermes* dégradés et *Cubitermes*). La coloration ocre ou franchement grise de ces nids les fait nettement ressortir de la termitière-hôte. Leur aspect rapproche ces deux espèces de *M. parvus* (GRASSE, 1949) et de *M. parvulus* et *M. nanulus* (JOSENS, 1972). Les nids

épigés de *Microcerotermes* sp B dépassent rarement 20 cm en hauteur et 15 cm de diamètre.

Genre *Noditermes* SJOSTEDT 1924

Noditermes aburiensis est le seul représentant du genre à Booro-Borotou. Le seul nid répertorié au cours de notre échantillonnage était localisé à la base d'un tronc de *Lanea* sp. et contenait outre cette espèce, *Amitermes evuncifer*, *Pericapritermes urgens* et *Trinervitermes* sp. Son aspect est très proche de celui des nids de *Cubitermes* sp qui sont décrits deux pages plus loin.

Genre *Procubitermes* SILVESTRI 1914

Les nids de *Procubitermes sjoestedti* sont de petite taille et leur forme rappelle assez bien celle des nids de la même espèce décrits par JOSENS (1972). De couleur très noire, ces nids se trouvent dans les zones d'affleurement rocheux mais aussi dans d'autres biotopes. Ils présentent un aspect dégradé dû à l'effritement des parois sous l'effet de l'érosion.

Genre *Microtermes* WASMANN 1902

Largement répandu en Afrique et en Asie tropicale, ce genre présente une systématique assez difficile à cerner: les bons caractères sont rares (GRASSE, 1937). En fait, la révision est en cours et sans doute y verra-t-on plus clair après cela.

M. sp. A (*M. toumodiensis*; GRASSE 1937) est une espèce couramment rencontrée à Booro-Borotou, dans des nids épigés de *Cubitermes* ou de *Macrotermes* dégradés (dans des calies bien individualisées la plupart du temps), sous des troncs morts et dans le sol. Elle a été récoltée dans la quasi-totalité des milieux du bassin versant.

M. sp. B (*M. subhyalinus* SILVESTRI) présente des soldats et des ouvriers légèrement plus grands que ceux de l'espèce A. Des nids affleurant sur les murailles de vieilles termitières de *Macrotermes* dégradées ne sont pas rares. Lorsqu'on les ouvre, il est aisé d'observer des galeries et des loges contenant des meules à champignons globuleuses.

Des sexués essaimants de ces deux espèces (*Microtermes* sp. A et sp. B) ont été capturés en mars à la lumière vers 19 heures après une journée pluvieuse. Les

premières larves ont été obtenues après 30 jours d'élevage (conditions ambiantes: 28-30°C, 70-80 p.c. d'humidité relative) et les premiers adultes après 70 jours.

Genre *Nasutitermes* DUDLEY 1890

N. arborum a été récoltée dans la galerie forestière autour du marigot, notamment sur *Elaeis guineensis* Jacq. où se trouvait un nid à environ 2 mètres du sol. Des galeries descendent de ce nid jusqu'au niveau du sol.

N. elegantulus qui est une espèce répertoriée de Afrique de l'Ouest au Congo et à l'Ouganda, a également été récoltée en galerie forestière; une fois dans un trou formé dans un tronc de *Pterocarpus erinaceus* Poir. et une autre fois dans des galeries sur un tronc mort.

N. fulleri vit également dans les mêmes biotopes que les deux dernières espèces mentionnées ci-dessus. Elle est connue en Afrique de l'Ouest et en Afrique Centrale.

3.2.2. Description des nids épigés étudiés plus particulièrement dans ce travail

Genre *Trinervitermes* HOLMGREN 1912

Quatre espèces de ces termites fourrageurs ont été récoltées à Booro-Borotou. Elles ont toutes des affinités savaniques et construisent des nids épigés assez caractéristiques dans l'ensemble décrits par SANDS (1961a et b; JOSENS, 1972; 1974).

Les plus grands nids rencontrés sont ceux de *T. trinervius*. Le diamètre atteint souvent 1 m et la hauteur 40 à 50 cm. Ils sont de structure robuste (**figure 20 d**). Très répandus sur le bassin versant, ces nids ne semblent pas contenir de grenier (brins d'herbe).

T. geminatus connu dans une zone s'étendant de l'Afrique de l'Ouest à l'Ouganda et au Soudan, construit de petits nids. A Booro-Borotou, elle ne semble pas être la plus représentée même si par le caractère polycalique des nids, leurs proportions sont élevées par rapport aux autres espèces du genre *Trinervitermes*.

T. oeconomicus présente la même aire de distribution en Afrique que la précédente. Leurs nids sont caractérisés par de petites ouvertures permanentes dans la partie épigée (**figure 20 c**).

Ces deux dernières espèces construisent des nids à parois moins épaisses et édifient fréquemment des "greniers" (réserve de fragments de tiges graminéennes).

T. togoensis se trouve souvent dans de nombreux nids de petites dimensions disséminés et incluant des touffes d'herbes: il s'agit de "nids" accessoires habités temporairement ou même édifés uniquement en vue de la récolte par une partie de la colonie d'un nid donné. Après le passage des feux, la majorité de ces petits nids sont abandonnés.

Dans l'analyse de la répartition des nids épigés, nous avons regroupé les différentes espèces de *Trinervitermes* car il était difficile sur le terrain de déterminer l'espèce avec certitude compte tenu de la densité assez élevée de ces nids. De plus, elles semblent présenter le même type d'exploitation de la biomasse végétale et les mêmes techniques de construction avec des matériaux identiques.

Genre *Cubitermes* WASMANN 1906

Ce genre est un des plus communs des savanes de basse Côte-d'Ivoire (BODOT, 1964, 1966, 1967a).

Les nids de *Cubitermes* appartiennent à trois espèces: *C. oculatus*, *C. severus* et *C. subcrenulatus* (**figure 20 e**). La structure de leurs nids correspond à ce qui a été décrit par d'autres auteurs (BOUILLON et MATHOT, 1964; NOIROT, 1970; HARRIS, 1971; LEE et WOOD, 1971b). Les nids de plus grande taille, vraisemblablement plus âgés et plus peuplés (selon ce qui a déjà été observé par NOIROT et NOIROT-TIMOTHEE, 1962; NOIROT *et al.*, 1986; HAN et LEPAGE, 1991 pour *Cubitermes fungifaber*), présentent la forme en champignon caractéristique du genre.

Les soldats et ouvriers de *Cubitermes severus* sont de plus grande taille que ceux des deux autres espèces. Des sexués essaimants ont été capturés au mois de mai après une pluie et mis en élevage mais les colonies obtenues ont vite périclité. *C. severus* constitue avec *C. oculatus* les espèces les plus communes sur le bassin versant de Booro-Bortou où elles se rencontrent dans tous les faciès de savane mais également quelques fois en galerie forestière (pour *C. severus*).

En forme de dôme en début de stade épigé, les nids de *C. subcrenulatus* prennent vite l'aspect d'un cylindre dont la circonférence basale moyenne oscille entre

40 et 60 cm, la hauteur entre 20 et 30 cm avec 5 à 10 cm hypogés. Les nids de cette espèce semblent développer assez rapidement un chapeau au cours de la croissance. Ce phénomène est apparemment plus tardif chez *C. severus*.

Les nids du genre *Cubitermes* contiennent souvent 2 voire 3 de ces espèces et il devient difficile de distinguer le constructeur initial de la termitière. C'est une des raisons pour lesquelles, comme pour le genre *Trinervitermes*, nous avons regroupé les différentes espèces du genre *Cubitermes* dans nos résultats d'échantillonnage.

Genre *Macrotermes* HOLMGREN 1910

D'après l'inventaire des espèces du bassin versant (**tableau IV**), deux espèces du genre *Macrotermes* sont présentes: *M. bellicosus* (**figure 20 f**; anciennement *Bellicositermes natalensis*) et *M. subhyalinus*. (anciennement *Bellicositermes bellicosus*). Mais seule *M. bellicosus* construit des termitières épigées de grande ampleur. La description du nid, sur laquelle nous reviendrons plus en détail, se conforme à ce que l'on connaît (GRASSE, 1937; GRASSE et NOIROU, 1951, 1958, 1961). Leur aspect est celui décrit par COLLINS (1979) au Nigéria (type sans plateforme à spirales d'argile) et par LEPAGE (1984) pour les nids étudiés au nord du parc de la Comoé en Côte-d'Ivoire. Les différences morphologiques entre ces deux espèces sont très minimes. Sur le terrain, la distinction entre les deux espèces se fait plus aisément avec les grands ouvriers dont la capsule céphalique est brun-foncé chez *M. subhyalinus* (RUELLE, 1970).

En conclusion, on notera la grande richesse des peuplements de termitières qui vont des nids à structure plus ou moins définie (diffus) aux grandes batisses en cathédrale en passant par des buttes et champignons.

3.2.3 Occupation des nids épigés

Les nids épigés, construits par une seule espèce, sont le plus souvent habités par de nombreuses autres espèces: jusqu' à 6 espèces dans un seul nid. Certaines espèces à nids épigés construisent très souvent dans ou sur des nids d'autres espèces. Il s'agit de:

- *Amitermes evuncifer* et *Microcerotermes* (dans les nids de *Macrotermes* et *Cubitermes*);

- *Trinervitermes trinervius* et *T. geminatus* (dans les termitières de *Cubitermes* et dans une moindre mesure sur des stades érodés de *Macrotermes*). Le cas le plus insolite, observé de façon assez exceptionnelle, est l'installation de jeunes colonies de *Macrotermes* sous la base de nids de *Cubitermes* (0,5 p.c. des observations; **figure 20 b**)

La **figure 21** résume les observations effectuées sur les nids situés sur une superficie totale de 8,6 ha. Nous n'y avons pas mentionné les termitières de *Macrotermes* qui n'ont pas été fouillés systématiquement, compte tenu de leur taille importante. Les taux d'occupation secondaire auraient été fortement sous-estimés. Il est bien connu que les grands édifices épigés du genre *Macrotermes* hébergent une population commensale importante et diversifiée (GIRARD et LEPAGE, 1991).

En ce qui concerne les nids épigés de *Cubitermes* spp., l'espèce constructrice se trouve associée fréquemment avec des espèces inquilines de termites, dans 21,3 p.c. des cas (**figure 21 a**). La fréquence des espèces secondaires dans les nids vivants ne diffère pas de façon significative de celle observée dans les nids morts (**figure 21 c**).

Pour *Trinervitermes* spp., la présence d'espèces secondaires est beaucoup plus rare (à peine 2 p.c.). Cette faible fréquence se constate aussi bien dans les nids vivants que dans les nids morts (**figures 21 b et 21 d**).

Parallèlement à cette association "termite-termite", déjà signalée par de nombreux auteurs, notamment chez *Macrotermes* et *Cubitermes* (GRASSE, 1944, 1949; HARRIS, 1961; BOUILLON et MATHOT, 1964; BOUILLON, 1970), nous avons également observé dans les nids de *Trinervitermes* et plus fréquemment chez les *Cubitermes*, une association avec des Formicidae (**figures 21 a et 21 c**), en particulier avec *Camponotus* sp. (Formicinae), *Carebara* sp. et *Pheidole megacephala* Fab. (Myrmicinae), *Megaponera* sp. (Ponerinae) et *Dorylus* sp. (Dorylinae, surtout dans les nids morts).

La présence de colonies de Formicidae dans les nids vivants de *Cubitermes* s'observe dans 13,5 p.c. des cas. Dans les nids morts, le taux de présence de ces Formicidae n'est pas significativement différent (10,1 p.c.).

Chez *Trinervitermes* spp., la proportion de nids épigés en activité contenant des nids de Formicidae est très faible: à peine 1 p.c.

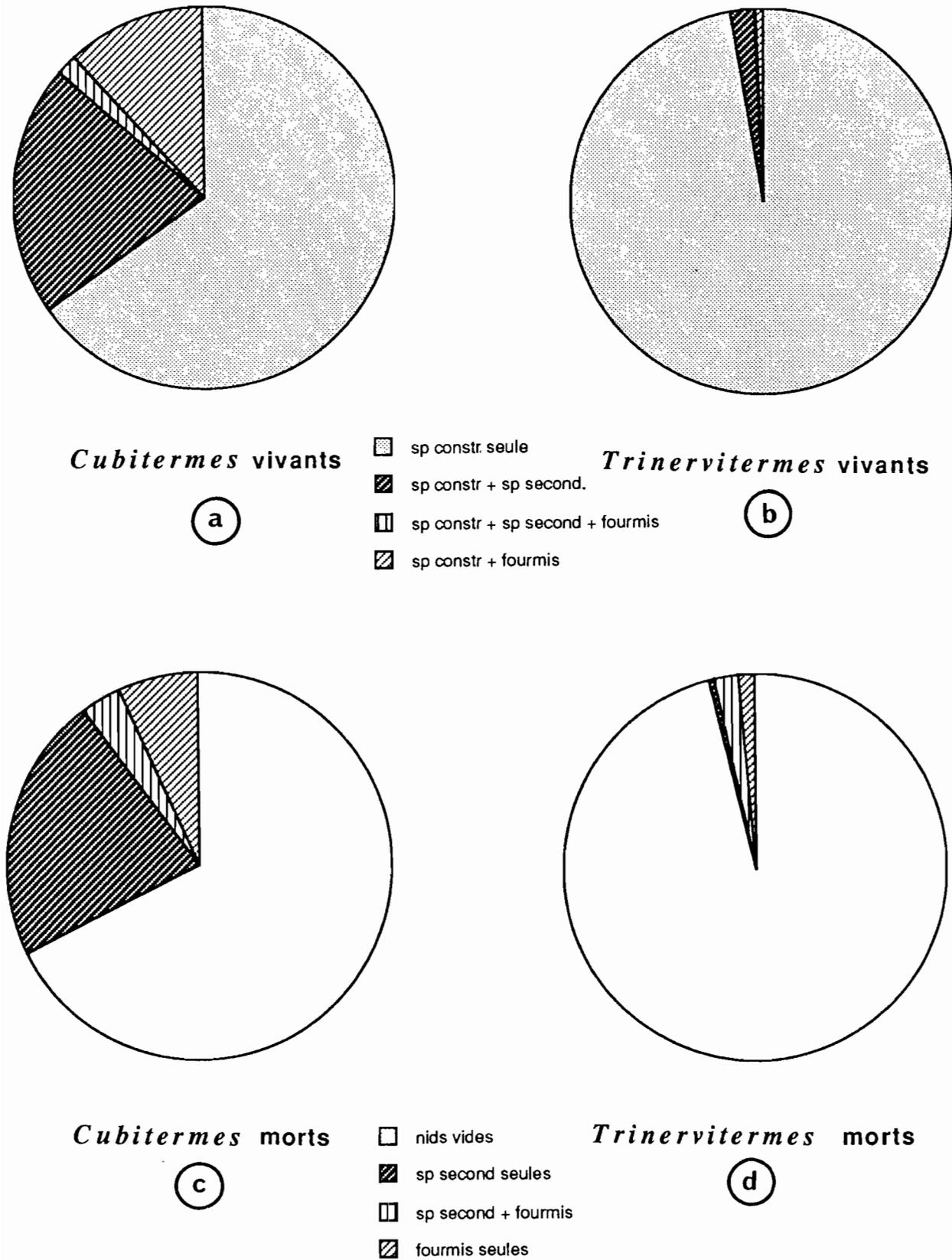


Figure 21

Occupation des nids de termites par d'autres espèces
et/ou des Formicidae

Il apparaît donc que l'occupation simultanée ou secondaire des nids épigés par d'autres espèces de termites ou de fourmis est plus fréquente chez *Cubitermes* que chez *Trinervitermes*. Cela est sans doute lié au système de défense des colonies, mais également à la structure des termitières de ces 2 groupes d'espèces. En effet, dans les nids de *Cubitermes*, certaines portions peuvent être isolées de l'ensemble. Dans ces parties se localisent les colonies étrangères qui semblent vivre sans beaucoup d'interactions avec la colonie hôte. Les alvéoles qui constituent les nids de *Trinervitermes* sont par contre plus imbriquées et communiquent entre elles. La proportion élevée de soldats dotés de défenses chimiques explique peut-être également la rareté des espèces secondaires.

En ce qui concerne les associations "termites-fourmis", les relations qui peuvent exister ont été décrites par plusieurs auteurs. WHEELER (1936) suppose que des fourmis du genre *Carebara* sont des prédateurs pour les termites hôtes, dans l'association avec *Macrotermes* et *Odontotermes*, ce qui a été confirmé par LEPAGE et DARLINGTON (1984) pour l'espèce *Carebara vidua* dans les nids de *Macrotermes michaelsoni* Sjöstedt au Kenya. Il a été montré dans d'autres études en Zambie que *Pheidole megacephala* Fab. attaque *Microcerotermes*, *Microtermes*, *Odontotermes*, *Macrotermes* et *Trinervitermes* (SHEPPE, 1970).

Si *Camponotus* ne semble pas perturber la colonie de termites, il n'en est pas de même pour *Megaponera*. Très souvent, nous avons croisé, tôt le matin, des colonnes de chasse avec des proies composées surtout de *Macrotermes bellicosus* (ouvriers et soldats). Cette Ponerinae a été décrite comme prédatrice de Macrotermitinae (LONGHURST *et al.*, 1978; LEPAGE, 1981a). Quant à *Dorylus* (Typhlopone) *dentifrons* Wasman, elle est connue comme prédateur important des colonies de termites et son action peut modifier le peuplement en termites d'un biotope donné (BODOT, 1961; LEPAGE, 1984).

3.2.4. Les nids épigés étudiés au cours de ce travail

Dans la suite de ce travail, nous avons considéré trois types de nids épigés: *Macrotermes bellicosus*, *Trinervitermes spp.* et *Cubitermes spp.* Ces trois types constituent des catégories homogènes du point de vue de leur action sur les sols et la végétation, dont l'étude constituait un objectif principal de la tâche qui nous était confiée au sein de l'équipe pluridisciplinaire HYPERBAV.

En effet, les trois genres correspondent à des biologies très différentes et tranchées, aussi bien pour ce qui concerne le mode de construction et les matériaux du nid que pour le régime alimentaire.

Les nids de *Macrotermes* sont construits à partir de matériaux très enrichis en particules fines (argiles) cimentées avec de la salive. Le régime alimentaire est composé de litière d'origine diverse, récoltée et stockée dans les nids sous forme de meules à champignons.

Les nids de *Trinervitermes* sont construits avec du matériau de la partie superficielle du sol également cimenté avec de la salive, mais les galeries et les chambres sont lissées avec du matériel fécal. Le régime alimentaire est constitué de feuilles et chaumes de Graminées, découpées, ramenées au nid et stockées, pour certaines espèces de *Trinervitermes*, dans des greniers.

Les nids de *Cubitermes* sont construits avec du matériel fécal, additionné de sol et sécrétions salivaires. Le régime alimentaire se compose de matière organique plus ou moins décomposée, mélangée aux particules minérales.

3.2.5. Bref aperçu de l'importance et de la répartition des populations hypogées de termites

Trois milieux de savane (herbeuse haute, arbustive claire et boisée) ont été prospectés par la technique des carrés de fouille en saison sèche et en saison humide (pluies). Une moyenne des densités (toutes castes confondues) est faite à partir des résultats des deux saisons.

3.2.5.1. Importance des populations hypogées de termites

Le **tableau V** qui présente les densités des principaux genres de termites rencontrés montre que les populations de *Trinervitermes* endogées sont peu importantes. Elles ne sont représentées que par les quelques individus rencontrés dans la litière de savanes herbeuse et arbustive claire.

Tableau V

Importance des populations hypogées de termites (N/m^2) dans trois biotopes savanicoles (n=20 carrés de 1/16 m^2)

TERMITES	Savane herbeuse	Savane arbustive	Savane boisée	Moyenne/ m^2
<i>Trinervitermes</i>	8	0	12	6,7
<i>Ancistrotermes</i>	154	144	1078	458,7
<i>Microtermes</i>	107	639	615	453,7
<i>Microcerotermes</i>	8	0	0	2,7
<i>Odontotermes</i>	32	29	68	43
<i>Pseudacanthotermes</i>	0	27	38	21,7
<i>Ophiotermes</i>	526	336	462	441,3
<i>Procutitermes</i>	0	0	113	37,7
<i>Pericapritermes</i>	233	0	0	77,7
Petit Apicotermatinae	272	143	104	173
Apicotermatinae moyen	0	9	77	28,7
Grand Apicotermatinae	0	22	0	7,3
Total	1340	1349	2567	

N.B: Ces valeurs représentent la moyenne de deux échantillonnages en saison sèche et en saison humide.

Les genres *Ancistrotermes* et *Microtermes* sont assez bien représentés dans chacun des milieux étudiés avec des densités maximales en savane boisée pour *Ancistrotermes* et en savane arbustive claire pour *Microtermes*. *Odontotermes* semble plus régulièrement répartie dans les trois milieux précités avec toutefois des densités faibles et *Pseudacanthotermes* absent au niveau hypogé en savane herbeuse.

Parmi les humivores pourvus de soldats, *Ophiotermes grandilabius* est bien représenté dans les trois faciès. De tous les termites sans soldats (Apicotermatinae), le groupe de ceux que nous avons appelé sur le terrain "petit *Anoplotermes*" (*Adaiphrotermes* sp., *Anenteotermes polyscolus* et *A. improcintus* principalement) est celui qui se retrouve le plus régulièrement dans tous les types de savane.

Dans la savane herbeuse et la savane arbustive, les populations de termites hypogés sont plus nombreuses en saison pluvieuse (2218 et 1630 individus/m² respectivement; données non présentées ici) qu'en saison sèche (464 et 1066 individus/m² respectivement). Cette tendance s'inverse dans le faciès de savane boisée (3581 et 1554 individus/m² en saison sèche et en saison des pluies respectivement). Cette différence de comportement entre faciès pourrait être mise en rapport avec l'importance de l'assèchement du sol. En effet, dans les savanes herbeuse et arbustive, les populations de termites hypogés ont tendance à descendre beaucoup plus en profondeur pendant la saison sèche, en quête de matériau humide. Cette humidité étant plus rapidement accessible dans la savane boisée (couvert végétal plus important, exsudations racinaires).

3.2.5.2. Répartition des populations hypogées de termites en fonction de la profondeur

Le **tableau VI** fait apparaître clairement que l'essentiel des populations se trouve localisé dans les trente premiers centimètres du sol quel que soit le milieu, sauf en savane arborée.

Les faibles effectifs de termites fourrageurs recensés (*Trinervitermes*) en savane herbeuse et en savane arborée sont issus de la litière ou des cinq premiers centimètres de la couche superficielle du sol. Ces fourrageurs n'ont pas été rencontrés en savane arbustive claire.

Les termites champignonnistes présentent les densités les plus élevées dans les couches 10-20 et 30-40 cm en savane herbeuse, 0 à 30 cm dans la savane arbustive claire et dans la tranche 0-10 et 20-30 en savane arborée.

Les termites humivores eux se rencontrent majoritairement dans la tranche 0-10 cm en savanes herbeuse et arbustive claire. En savane arborée, ils se retrouvent bien dans les trois premières couches mais avec un pic dans la tranche 20-30 cm.

Tableau VI

Répartition en profondeur des populations hypogées (N/m^2) de termites dans trois biotopes savanicoles du bassin versant ($n=20$ carrés de $1/16 m^2$)

MILIEU	TERMITES	PROFONDEUR (en cm)					Pour Cent. p.c.
		0-10	10-20	20-30	30-40	40-50	
SAVANE	Fourrageurs	8	0	0	0	0	0,60
	Champignonnistes	24	149	34	94	0	22,43
HERBEUSE	Humivores	775	196	39	23	0	76,97
SAVANE	Fourrageurs	0	0	0	0	0	0
ARBUSTIVE	Champignonnistes	186	312	193	91	57	62,19
CLAIRE	Humivores	450	34	16	0	10	37,81
SAVANE	Fourrageurs	12	0	0	0	0	0,47
BOISEE	Champignonnistes	431	713	416	156	85	70,16
	Humivores	134	179	402	34	5	29,37

N.B.: Même remarque que pour le tableau V.

Au total, les termites humivores sont dominants en savane herbeuse (76,97 p.c.) alors que dans les deux autres milieux (savanes arbustives claire et arborée), ce sont les termites champignonnistes qui constituent le groupe dominant par leurs densités de populations hypogées (62,19 et 70,16 p.c. respectivement).

Toutefois, les moyennes des densités de populations d'individus de même type trophique dans les trois milieux confondus montrent que les termites champignonnistes sont dominants par rapport aux termites humivores: 55,93 p.c. et 43,69 p.c. respectivement. Si au total les termites champignonnistes se distribuent de manière assez uniforme dans les trente premiers centimètres du sol, les termites humivores sont localisés préférentiellement dans la tranche 0-10 cm (59 p.c.), sauf en savane arborée.

3.3. CONCLUSION SUR LE PEUPLEMENT EN TERMITES DU BASSIN VERSANT

Le bassin versant de Booro-Borotou présente une grande diversité d'espèces et de groupes écologiques, compte tenu de sa faible superficie. Cette diversité peut être reliée à la position de la zone étudiée, à la jonction entre la zone guinéenne et la zone soudanienne créant un effet d'écotone ou effet de lisière. Celui-ci se retrouve réalisé grâce à la grande diversité des sols (cf. description du milieu) décrits par les pédologues: la zone de Booro-Borotou se situe entre le domaine ferrallitique, au sud, et le domaine ferrugineux, au nord. La diversité des paysages végétaux qui a été constatée (MITJA, 1990) va dans le même sens.

Ainsi, en comparant le peuplement en termites du bassin de Booro-Borotou (sur une surface de 136 ha) à celui de la station de Lamto, située dans le "V" Baoulé, plus au sud (JOSENS, 1972) et échantillonnée sur une surface plus grande (2750 ha), on trouve un total identique d'espèces situées en savane (36 contre 35), mais il y a une richesse plus grande en Macrotermitinae et en espèces humivores (Termitinae et Apicotermitinae) à Booro-Borotou. Ceci est assez exceptionnel lorsque l'on sait (cf. milieu) que la saison sèche peut dépasser 4 mois. Avec 16 espèces humivores trouvées en savane, le milieu de Booro-Borotou est nettement plus riche que des biotopes situés sous des latitudes identiques (8 espèces d'humivores dans une savane nord guinéenne du Nigéria, à 11° de latitude nord (SANDS, 1965d).

Il existe une liaison très nette entre la pluviométrie d'un site et sa richesse spécifique en termites. Une compilation des données de 28 localisations peut être effectuée (**tableau VII**) et une équation en log-log calculée:

$$\log (\text{nombre d'espèces}) = 0,1105 + 0,4822 \log (\text{pluies}) \quad (r = 0,903).$$

Dans notre situation, en prenant un total de pluviométrie annuelle de 1334 mm, l'équation nous donne un nombre théorique d'espèces présentes de 41,4, pratiquement identique aux 42 espèces effectivement rencontrées sur le bassin versant de Booro-Borotou.

Quant au nombre d'espèces par rapport au nombre de genres, on considère (LEPAGE, comm. pers.), qu'il est de 1,37 pour les déserts et les steppes, de 1,61 pour les savanes semi-arides, de 1,75 pour les savanes arbustives soudanienne et guinéennes, et de 2,78 en forêt sempervirente. Dans le cas de notre étude, le rapport du nombre d'espèces au nombre de genres est de 1,75, donc bien caractéristique.

Tableau VII

Nombre d'espèces de termites en fonction de la pluviométrie

PLUIE (mm)	K+R+H	M.	T+A	N.	Total	Réf
50	3	0	1	0	4	(1)
100	3	0	4	1	8	(2)
125	4	0	5	1	10	(3)
200	3	4	8	3	18	(4)
275	3	4	5	2	14	(5)
300	3	3	6	2	14	(6)
300	1	10	5	1	17	(7)
350	3	3	8	5	19	(8)
400	4	10	9	3	26	(9)
400	5	8	9	3	25	(10)
425	3	5	8	2	18	(11)
475	3	5	11	4	23	(12)
500	4	8	9	4	25	(13)
500	5	9	10	4	28	(14)
500	5	6	15	4	30	(15)
600	6	9	13	5	28	(28)
700	5	12	17	2	36	(16)
1040	3	9	13	4	29	(17)
1100	1	15	7	7	30	(18)
1170	0	11	14	5	29	(19)
1175	1	11	12	7	31	(20)
1290	3	12	22	13	36	(21)
1334	3	10	20	9	42	(22)
1475	3	11	15	5	34	(23)
1500	7	23	22	8	60	(24)
2000	6	12	19	19	57	(25)
2500	15	15	17	30	77	(26)
3000	1	5	34	3	43	(27)

A, Amitermitinae; H, Hodotermitinae; K, Kalotermitinae; M, Macrotermitinae;
N, Nasutitermitinae; T, Termitinae; R, Rhinotermitinae.

Références du tableau VII:

- (1) Nord Namib: COATON & SHEASBY, 1972, Sud-Ouest Africain (Namibie)
- (2) Central Namib: COATON & SHEASBY, 1972, Sud-Ouest Africain (Namibie)
- (3) Steppe désertique: COATON & SHEASBY, 1972, Sud-Ouest Africain (Namibie)
- (4) "Dwarf" savane: COATON & SHEASBY, 1972, Sud-Ouest Africain (Namibie)
- (5) Savane arbustive: COATON & SHEASBY, 1972, Sud-Ouest Africain (Namibie)
- (6) Semi désert: COATON & SHEASBY, 1972, Sud-Ouest Africain (Namibie)
- (7) Plateau Masai, Tanzanie: KEMP, 1955
- (8) Fété Olé, Sénégal: LEPAGE, 1974
- (9) Tsavo East, Kenya: BUXTON, 1979
- (10) Komazi, Tanzanie: KEMP, 1955
- (11) Haut plateau: COATON & SHEASBY, 1972, Sud-Ouest Africain (Namibie)
- (12) "Game thorns": COATON & SHEASBY, 1972, Sud-Ouest Africain (Namibie)
- (13) "Thorn bush" savane: COATON & SHEASBY, 1972, Sud-Ouest Africain (Namibie)
- (14) "Mopane": COATON & SHEASBY, 1972, Sud-Ouest Africain (Namibie)
- (15) Cap Vert, Sénégal: ROY-NOËL, 1974
- (16) Usambara, Tanzanie: KEMP, 1955
- (17) Côte Kenya: LEPAGE, comm. pers.
- (18) Niokolo Koba, Sénégal: ROY-NOËL, 1969
- (19) Zaria, Nigeria: SANDS, 1965d
- (20) Mokwa, Nigeria: WOOD *et al.*, 1977a
- (21) Lamto, Côte d'Ivoire: JOSENS, 1972
- (22) TANO, cette étude
- (23) Kumasi, Ghana: USHER, 1975
- (24) Plaine côtière, Tanzanie: KEMP, 1955
- (25) Pasoh Forest, Malaisie: ABE & MATSUMOTO, 1979
- (26) Malaisie: HARRIS, 1957
- (27) Edea, Cameroun: COLLINS, 1977b
- (28) "Woodland forest": COATON & SHEASBY, 1972, Sud-Ouest Africain (Namibie)

CHAPITRE IV

DENSITES ET DISTRIBUTION DES TERMITIERES EPIGEES

L'étude des densités et de la distribution porte sur les nids épigés, en fonction du rôle important que ces types de constructions peuvent jouer sur les sols et la végétation, et donc sur l'hydrodynamique du bassin versant de Booro-Borotou. Cette action résulte de la densité et de la position des termitières épigées dans la toposéquence, du volume et de la qualité des matériaux utilisés dans les constructions et apportés au-dessus du sol, les dimensions des aires basales des nids - y compris le cône d'érosion -, et les conséquences sur les phénomènes de ruissellement et d'infiltration. Le système des galeries de récolte des Macrotermitinae, par son importance est également un facteur dont il ne faut pas négliger l'impact (LEPAGE, 1981b, c; DARLINGTON, 1982) sur le fonctionnement du bassin versant.

4.1. DISTRIBUTION DES NIDS EPIGES SELON LES TOPOSEQUENCES

La distribution des types de nids épigés est étudiée selon les toposéquences, en fonction de la distance au marigot (du marigot vers le sommet de pente, le plateau cuirassé). Les transects ayant sensiblement la même longueur, il est justifié de sommer les résultats (par portions de 50 m). On obtient une toposéquence moyenne, qui exprime la répartition moyenne des nids, excepté en haut de pente où, d'une part, le nombre d'unités est réduit et d'autre part, le transect se termine sur un plateau cuirassé ou bien sur un plateau en pente douce (selon le côté est ou ouest du marigot).

4.1.1. Distribution des nids de *Macrotermes*

Les données relatives aux nids de *Macrotermes bellicosus* sont présentées sur la **figure 22**, pour les termitières vivantes et les termitières mortes.

Selon la toposéquence, la proportion vivantes/mortes varie de façon importante, les densités moyennes étant respectivement de 2,35 termitières /ha (avec un maximum à 7) et 35,91 termitières/ha (maximum à 53).

Les termitières vivantes se localisent surtout en haut de versant (3 à 7/ha). Elles sont absentes ou rares en bas-fond, bas de pente et sur les plateaux.

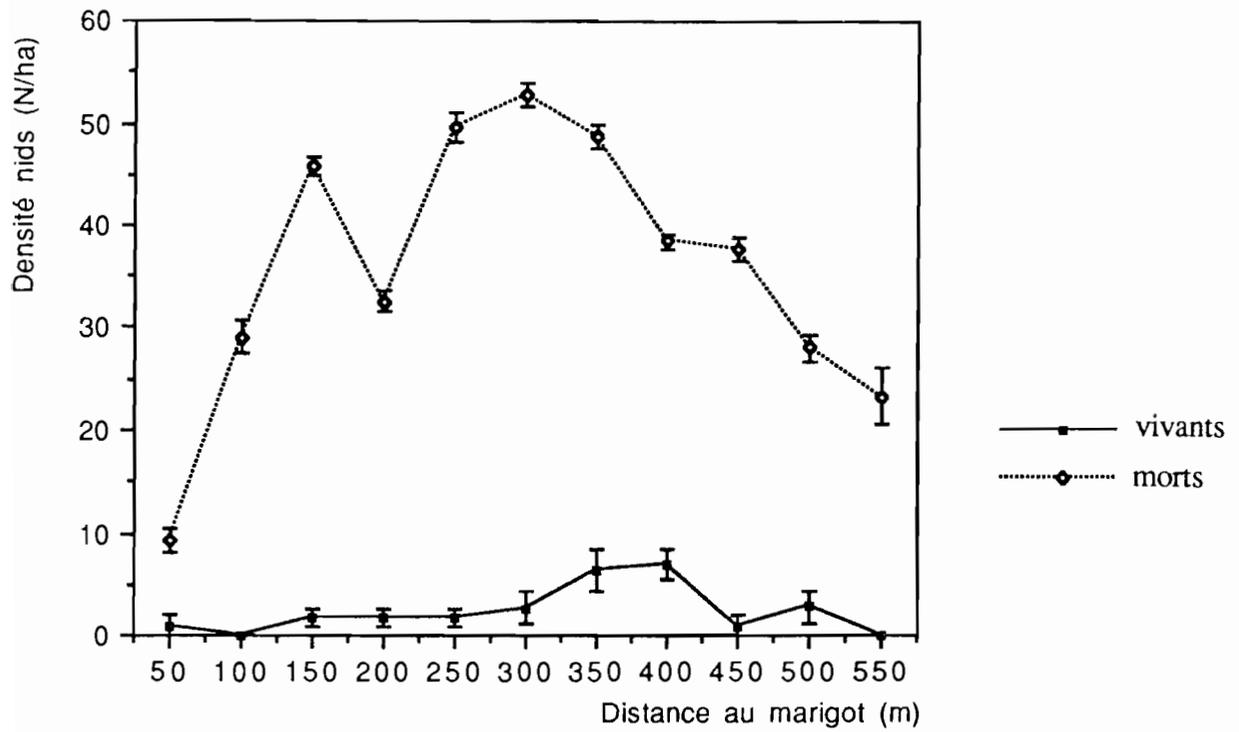


Figure 22
Distribution des nids de *Macrotermes* (vivants et morts)
selon la toposéquence

4.1.2. Distribution des nids de *Cubitermes*

Sur une toposéquence-type, les densités moyennes des nids vivants et morts de *Cubitermes* sont respectivement 54,28/ha et 21,91/ha. La proportion vivants/morts est de 2 pour 1. Sur la **figure 23**, on distingue clairement 2 maxima: un à mi-versant avec 93 nids/ha et un autre sur les plateaux cuirassés (97 nids/ha) pour les nids vivants. Signalons que souvent, des densités de nids de *Cubitermes* très élevées sont observées dans certaines zones particulières de ces plateaux cuirassés: jusqu'à 350-400 nids/ha.

Il est délicat de dire qu'un pic de répartition correspond à une espèce particulière, même si *Cubitermes subcrenulatus* semble se localiser préférentiellement en mi-versant.

4.1.3. Distribution des nids de *Trinervitermes*

Les nids de *Trinervitermes*, moins abondants sont mieux répartis le long de la toposéquence (**figure 24**). La proportion vivants/morts est très voisine de celle de *Cubitermes*: 2,5 pour 1 et les densités moyennes sont de 15,22/ha pour les nids vivants et de 5,59/ha pour les nids morts. Les densités maximales sont localisées dans le premier tiers de la toposéquence (bas de versant et mi-versant). Une densité particulièrement élevée est également observée en haut de versant pour les nids vivants.

La **figure 25** présente le pourcentage de termitières vivantes en fonction de la distance au marigot.

Si l'on considère tous les nids épigés répertoriés à l'intérieur des transects (*Macrotermes*, *Cubitermes* et *Trinervitermes*), la densité des nids vivants n'est pas différente de celles des nids morts (respectivement 73,42 et 63,59/ha). Dans le détail, *Macrotermes* présente une majorité de termitières mortes alors que chez *Cubitermes* et *Trinervitermes*, ce sont plutôt les termitières vivantes qui sont les plus nombreuses, avec plus de 60 p.c. de nids vivants tout le long de la toposéquence (**figure 25**). Les proportions relatives de nids vivants de *Trinervitermes* spp. présentent des variations inverses de celles de *Cubitermes* spp. (souvent en bas - et mi-versant). Ce qui peut correspondre à des réponses différentes aux facteurs de l'environnement. Mais la corrélation entre pourcentages, bien que négative, n'est pas significative.

Par contre, on observe une corrélation négative (à 95 p.c. de probabilité) entre la proportion de nids vivants de *Cubitermes* et celle des nids vivants de *Macrotermes* ($r = -0,68$), si l'on excepte la portion 500-550 m du transect (nombre de données faible). Ceci

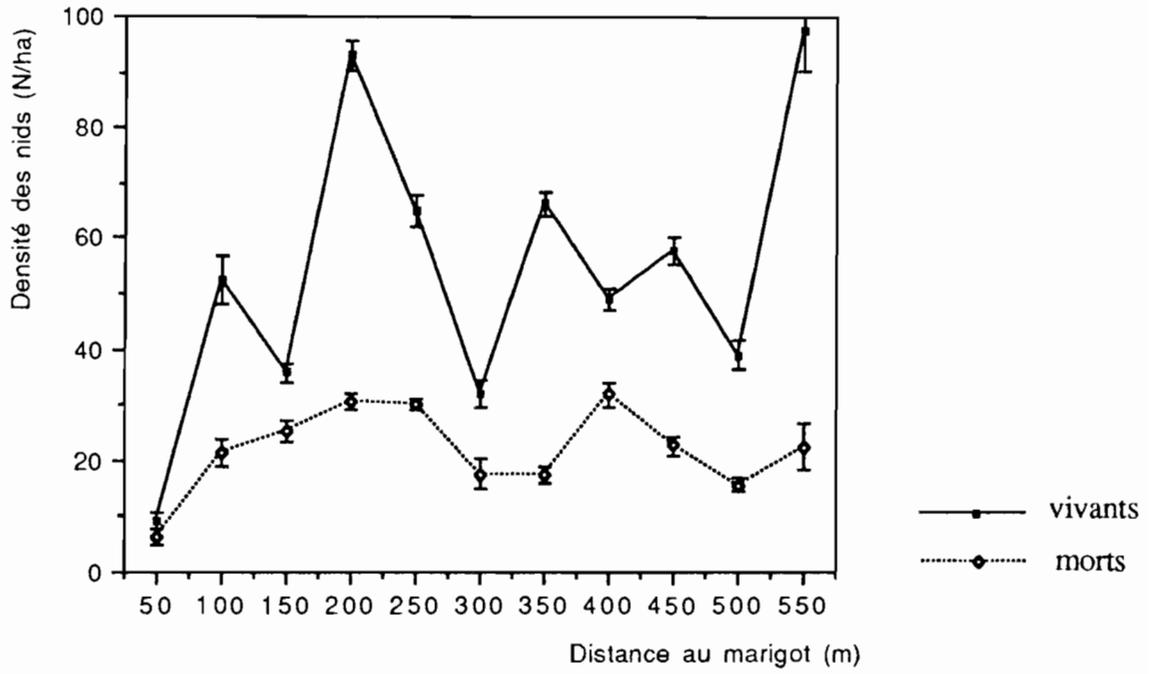


Figure 23
Distribution des nids de *Cubitermes* spp. (vivants et morts)
selon la toposéquence

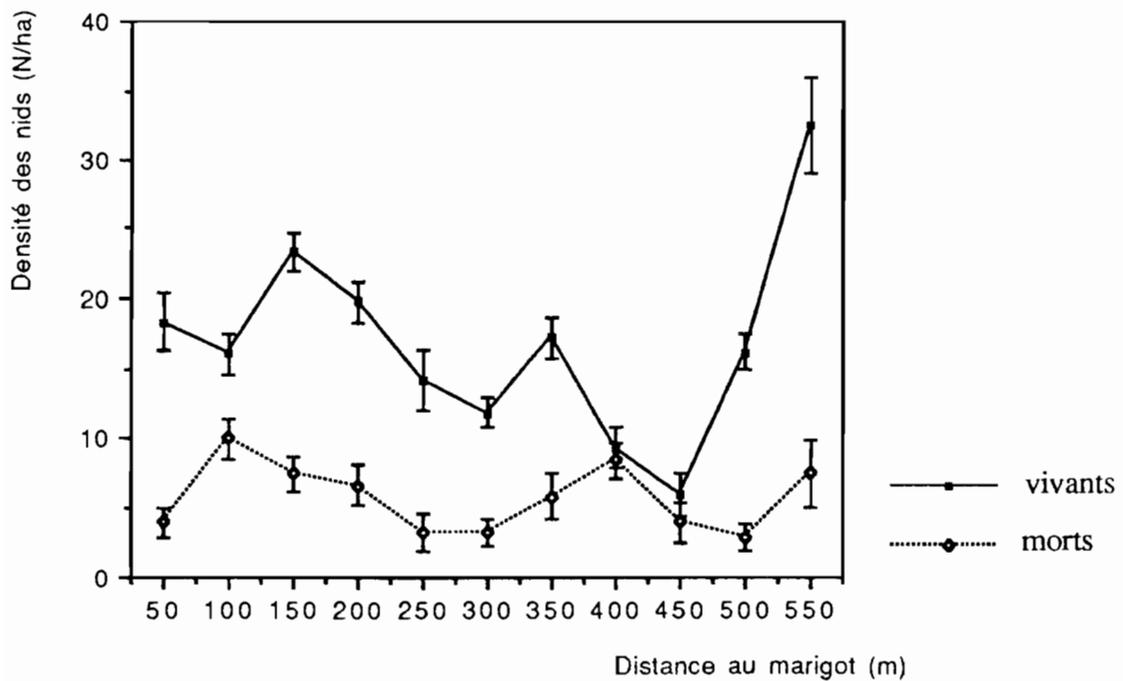


Figure 24
Distribution des nids de *Trinervitermes* spp. (vivants et morts)
selon la toposéquence

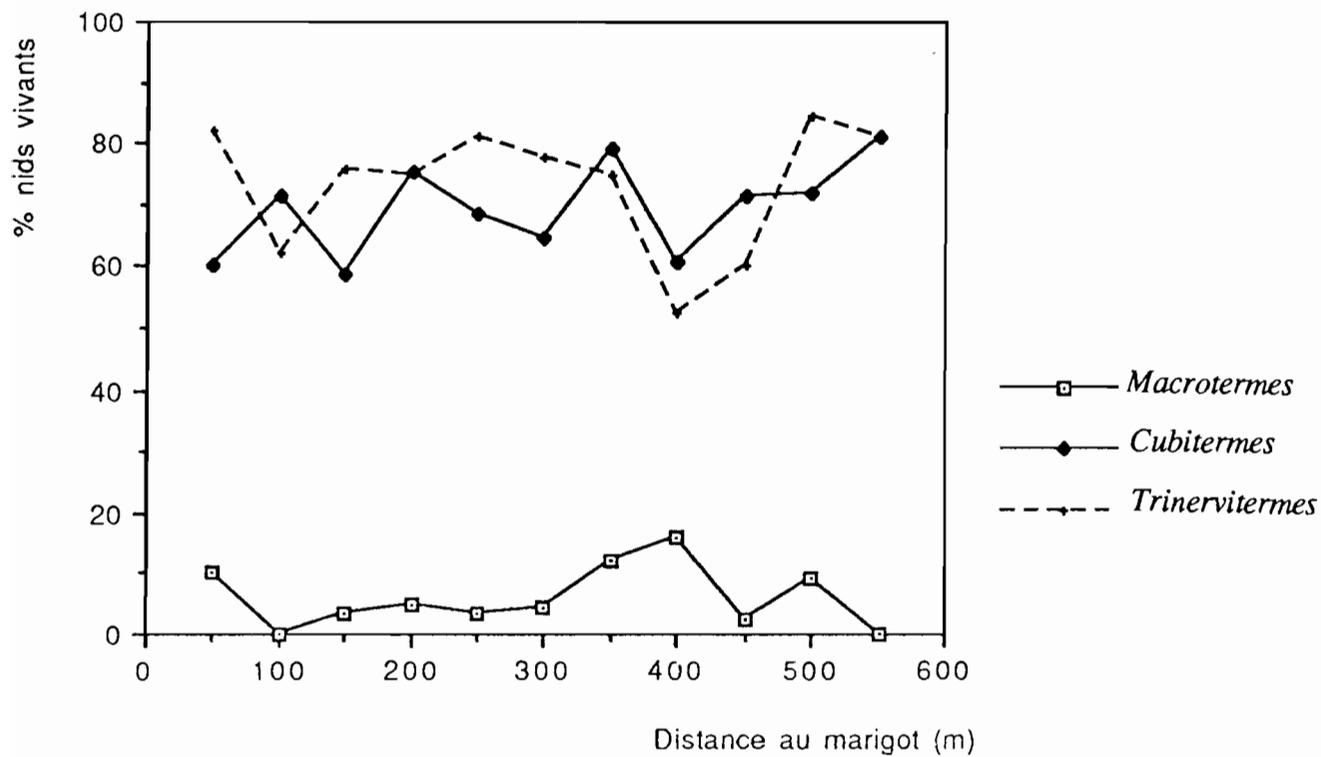


Figure 25

Pourcentage des termitières vivantes, selon les espèces,
en fonction de la distance au marigot

suggère une relation directe entre les deux genres, c'est-à-dire une influence négative des nids de *Macrotermes* sur la distribution des nids de *Cubitermes*.

4.2. DISTRIBUTION DES NIDS EPIGES SELON LES TYPES DE SOL

La répartition des sols du bassin versant de Booro-Borotou est assez complexe (cf. Chapitre I). Pour étudier la répartition des termitières en fonction des sols, nous nous reportons à la carte des sols qui montre l'affleurement de chacun des types définis par FRITSCH et PLANCHON (1987). Selon cette carte, nous calculons les surfaces des transects correspondant à chaque type de sol (**tableau VIII**).

Les proportions relatives de ces différents types de sol ainsi déterminées, sont peu différentes de celles observées à l'échelle de tout le bassin versant (PLANCHON, 1989). Les résultats obtenus dans notre étude peuvent donc être valablement extrapolés à l'ensemble de l'écosystème étudié pour ce qui concerne le facteur "sol".

4.2.1. Densités des nids selon les types de sol

Les résultats des densités mesurées pour les différentes termitières sont consignés dans le **tableau IX**.

Cette répartition permet de constater une préférence de *Cubitermes* spp. pour les sols hydromorphes sableux (188,7 nids/ha). Ce milieu se caractérise également par une forte densité de nids morts. Les sols jaunes ferrugineux sont très pauvres en nids de *Cubitermes* et les sols ferrallitiques, moyennement riches. Les sols hydromorphes sableux à dépôt colluvio-alluvial en sont dépourvus.

A l'inverse, les nids de *Trinervitermes* se répartissent préférentiellement sur sols jaunes ferrugineux (43,3 nids vivants/ha, avec une densité relativement élevée de nids morts: 24,8/ha). Ils sont rares sur les sols ferrallitiques de plateau et les sols hydromorphes sableux.

Pour *Macrotermes*, les préférences qui vont aux sols ocres ferrugineux (51,8 nids/ha) et rouges ferrallitiques (45,3 nids/ha) sont moins marquées. Les nids vivants sont absents des sols cuirassés (cuirasse affleurante et sub-affleurante) et des sols hydromorphes. Les sols hydromorphes argileux sont très pauvres en nids épigés.

Tableau VIII
Superficie (m²) des sols selon les transects échantillonnés

Sols	Superficie	Pourcentages	
		a	b
Ferrallitiques de plateau (et flanc de cuirasse)	12 018	10,3	10,7
Rouges ferrallitiques	48 579	41,7	39,4
Ocres ferrugineux	40 324	34,6	33,0
Jaunes ferrugineux	11 300	9,7	9,3
Hydromorphes sableux	3 179	2,7	5,9
Hydromorphes sableux à dépôt colluvio-alluvial	1 118	1,0	1,1
Hydromorphes colluvio-alluviaux argileux	82	-	-
Total= 116 600			

Pourcentages calculés:

a: selon nos données

b: selon les données de PLANCHON, 1989

Tableau IX

Densité des termitières épigées selon les sols
(effectifs/ha, V = nids vivants, M = nids morts)

Sols	<i>Cubitermes</i>		<i>Trinervitermes</i>		<i>Macrotermes</i>	
	V	M	V	M	V	M
Ferrallitiques de plateau	66,5	38,3	15,8	4,2	2,5	34,1
Rouges ferrallitiques	63,2	32,9	31,7	10,1	2,3	43,0
Ocres ferrugineux	53,1	44,9	32,7	19,8	3,7	48,1
Jaunes ferrugineux	10,6	6,2	43,3	24,8	2,7	23,0
Hydromorphes sableux	119,5	69,2	12,6	3,1	0,0	15,7
Hydromorphes argileux	0,0	0,0	17,9	8,9	0,0	8,9

Le test du KHI-2 réalisé sur la répartition des densités des espèces selon les types de sols est hautement significatif ($P < 0,001$), pour les 3 groupes.

4.2.2. Surfaces et volumes des nids selon les types de sols

L'un des buts de ce travail est de caractériser des "unités termitières" et de préciser leur importance dans l'écosystème. C'est pourquoi, les surfaces au sol des nids (vivants et morts) et les volumes mis en jeu sont des facteurs importants à prendre en compte. La méthode de calcul a été indiquée au chapitre II.

Les surfaces et volumes occupés par "unité termitière" sont consignés dans les **tableaux X et XI**.

Les termitières de *Cubitermes* vivantes les plus grandes se trouvent sur les sols hydromorphes sableux ($0,130 \text{ m}^2/\text{nid}$ et $0,053 \text{ m}^3$) et sur sols ferrallitiques de plateau ($0,067 \text{ m}^2/\text{nid}$ et $0,018 \text{ m}^3$), c'est-à-dire dans les zones à fortes densités. Dans ces zones, les termitières sont fréquemment accolées ou fusionnées.

Les mesures concernant les *Trinervitermes* montrent que les grands nids se situent sur les sols ferrugineux jaunes ($0,264 \text{ m}^2/\text{nid}$ et $0,021 \text{ m}^3$) et ocres ($0,142 \text{ m}^2/\text{nid}$ et $0,012 \text{ m}^3$). Les nids de plus petite taille se trouvent localisés sur les sols hydromorphes sableux ($0,025 \text{ m}^2/\text{nid}$ et $0,001 \text{ m}^3/\text{nid}$) et rouges ferrallitiques de plateau ($0,040 \text{ m}^2/\text{nid}$).

La surface de base par nid de *Macrotermes* est peu variable selon les sols (9 à 10 m^2 de surface basale et $1,5$ à $2,5 \text{ m}^3$ en volume), excepté sur sols sableux hydromorphes, où l'on retrouve les grands édifices que nous avons, en première approximation, attribués à *Macrotermes*, mais qui résultent certainement d'une action conjointe de plusieurs espèces pendant une grande période de temps.

Les surfaces et volumes occupés par hectare pour chaque type de sol par *Cubitermes*, *Trinervitermes* et *Macrotermes* se répartissent comme indiqué dans les **tableaux XII et XIII**.

Les nids vivants de *Cubitermes* spp. présentent les aires de base et volumes les plus grands sur les sols hydromorphes sableux ($24,70 \text{ m}^2/\text{ha}$ et $10,09 \text{ m}^3/\text{ha}$) et sur les sols ferrallitiques ($7,09 \text{ m}^2/\text{ha}$ et $1,89 \text{ m}^3/\text{ha}$).

Tableau X
Surfaces des termitières par type de sol (en m²/nid)
(± intervalle de confiance à 95 p.c.)

Sols	<i>Cubitermes</i> (V + M)	<i>Trinervitermes</i> (V + M)	<i>Macrotermes</i> (V+M)
Ferrallitiques de plateau	0,067±0,0002	0,040±0,002	9,203±0,461
Rouges ferrallitiques	0,048±0,0007	0,102±0,001	10,329±0,074
Ocres ferrugineux	0,045±0,0001	0,142±0,002	10,435±0,082
Jaunes ferrugineux	0,047±0,0018	0,264±0,014	11,024±0,537
Hydromorphes sableux	0,130±0,0018	0,025±0,006	13,152±2,159
Hydromorphes argileux	0,000 -	0,092±0,040	161,333 (*)

(*) Nous avons catalogué comme termitières de *Macrotermes* (abandonnées) des buttes "fossiles" situées en bas de pente sur sols argileux. Il s'agit peut-être de buttes termitiques provenant de l'action d'autres espèces de Macrotermitinae (comme *Odontotermes* par exemple: Cf. KOUASSI, 1985).

Tableau XI
 Volume des termitières par type de sol (m³/nid)
 (±intervalle de confiance)

SOLS	<i>Cubitermes</i> (V + M)	<i>Trinervitermes</i> (V + M)	<i>Macrotermes</i> (V + M)
Ferrallitiques de plateau	0,018	0,004	1,344±0,064
Rouges ferrallitiques	0,012	0,010	2,401±0,022
Ocres ferrugineux	0,009	0,012	2,416±0,027
Jaunes ferrugineux	0,011	0,021	1,688±0,102
Hydromorphes sableux	0,053	0,001	4,186±0,984
Hydromorphes argileux	0,000	0,005	61,716 (*)

(*) Cf. remarque du tableau X.

Tableau XII
Surfaces des termitières par type de sol (en m² par ha)

Sols	<i>Cubitermes</i> (V + M)	<i>Trinervitermes</i> (V + M)	<i>Macrotermes</i> (V + M)
Ferrallitiques de plateau	7,09	0,80	336,92
Rouges ferrallitiques	4,63	4,26	467,76
Ocres ferrugineux	4,43	7,45	540,83
Jaunes ferrugineux	0,79	17,97	282,92
Hydromorphes sableux	24,70	0,39	206,85
Hydromorphes argileux	0,00	2,46	1442,96 (*)

(*) Cf. remarque en bas du tableau X.

Tableau XIII
Volumes des termitières selon les types de sol (en m³/ha)

Sols	<i>Cubitermes</i> (V + M)	<i>Trinervitermes</i> (V + M)	<i>Macrotermes</i> (V + M)
Ferrallitiques de plateau	1,89	0,08	49,20
Rouges ferrallitiques	1,22	0,42	108,75
Ocres ferrugineux	0,94	0,65	125,23
Jaunes ferrugineux	0,19	1,45	43,31
Hydromorphes sableux	10,09	0,01	65,83
Hydromorphes argileux	0,00	0,15	551,98 (*)

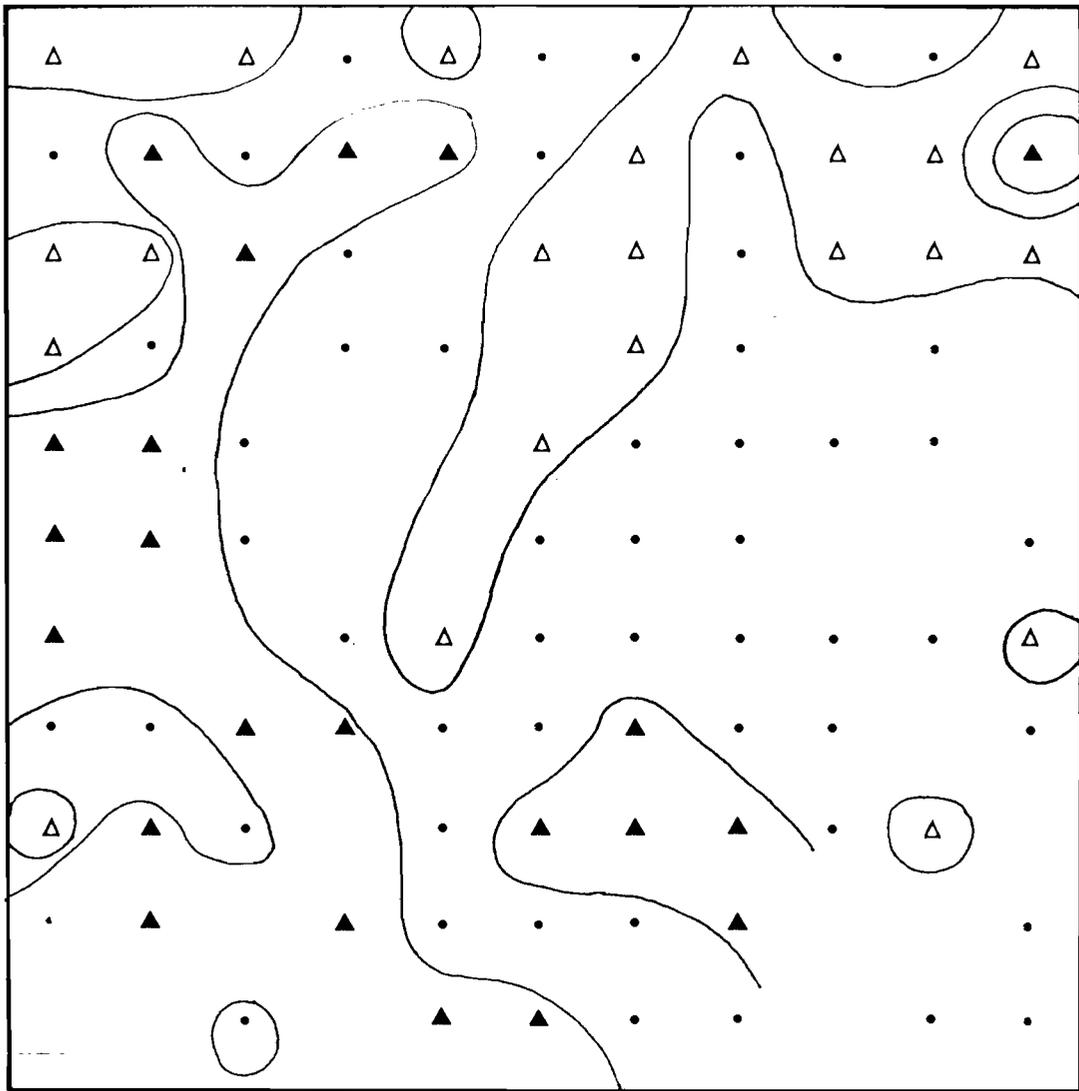
(*) Cf. remarque en bas du tableau X.

Pour *Trinervitermes* spp., les surfaces unitaires les plus importantes sont situées sur sols jaunes ferrugineux et les moins étendues sur sols hydromorphes sableux (respectivement 17,97 m²/ha et 0,39 m²/ha). Les plus grands volumes se trouvent sur sols jaunes ferrugineux et les plus faibles sur sols hydromorphes sableux et sur sols ferrallitiques de plateau (respectivement 1,45 m³/ha et 0,01 à 0,08 m³/ha).

Macrotermes semble occuper des surfaces plus homogènes sur tous les types de sols (300 à 500 m² et 50 à 120 m² pour 1 ha) mis à part les grands édifices constatés sur sols hydromorphes sableux où les volumes apparents occupés sont nettement plus élevés (551,98 m³/ha). Mais il peut s'agir de monticules ayant une origine différente d'anciennes termitières érodées de *Macrotermes*. Une hypothèse vraisemblable pourrait correspondre à des buttes remaniées par différentes espèces de la macrofaune endogée dont le termite *Odontotermes* sp.. Il est vrai que les buttes termitiques de grande taille sont une caractéristique de nombreuses savanes africaines (ALONI, 1975; BOUILLON, 1958; BOUILLON et KIDIÉRI, 1964; GOFFINET, 1976; GOODLAND, 1965; GRASSE et NOIROT, 1957a; MALAISSE, 1978) et que leur origine a donné lieu à plusieurs hypothèses. L'une d'elles a été avancée par KOUASSI (1985) dans son travail de DEA, à propos des buttes rencontrées dans une savane hydromorphe de la réserve de Lamto.

4.2.3. Répartition des termitières épigées selon la densité apparente du sol

Des mesures régionalisées selon la densité apparente (poids volumique exprimé en g/cm³ du matériau en place exprimant l'organisation de ses constituants) ont été effectuées sur un carré de 1 hectare (IRIS, 1986). Ce site a été choisi car les observations cartographiques (pédologiques et hydrologiques) sont homogènes. La variabilité mesurée correspond donc à l'hétérogénéité intrinsèque du matériau. Sur cette parcelle (où la répartition des termitières se fait comme indiquée dans les **figures 32, 33 et 34** au chapitre V), apparaît bien visible la présence des termitières de *Macrotermes*. Leur rôle sur la densité apparente des sols, lié à la compaction du matériau est important. C'est pourquoi IRIS élimine des calculs les points visiblement situés sur les termitières de *Macrotermes* qui introduisaient une variabilité supplémentaire. C'est en fonction de cette nouvelle carte des densités apparentes (**figure 26**) que nous avons établi le **tableau XIV**, qui donne la répartition des termitières en fonction de la densité apparente des sols.



Poids volumiques (g/cm^3) du matériau

0 20m

△ Classe 1 = $1,200\text{E} + 00 - 1,550\text{E} + 00$

• Classe 2 = $1,550\text{E} + 00 - 1,650\text{E} + 00$

▲ Classe 3 = $1,650\text{E} + 00 - 1,900\text{E} + 00$

Figure 26

Carte des densités apparentes d'une parcelle de 1 ha, en éliminant les observations effectuées sur des stades de la termitière de *Macrotermes* (d'après IRIS, 1986)

Tableau XIV

Répartition des termitières en fonction de la densité apparente
sur un périmètre de 1 ha (effectifs/ha)

Genres	Etat	Classes de densité apparente		
		1	2	3
<i>Macrotermes</i>	Vivantes	0,00	3,39	16,00
	Mortes	75,00	55,93	48,00
	Total	75,00	59,32	64,00
<i>Cubitermes</i>	Vivantes	50,00	89,33	64,00
	Mortes	81,25	83,05	124,00
	Total	131,25	172,88	170,00
<i>Trinervitermes</i>	Vivantes	25,00	84,74	56,00
	Mortes	43,75	67,74	32,00
	Total	68,75	152,54	123,00

Classes de poids volumiques exprimés en g/cm^3 du matériau:

Classe 1 = 1,200E+00-1,550E+00 Classe 2 = 1,550E+00-1,650E+00

Classe 3 = 1,650E+00-1,900E+00

Pour *Macrotermes*, la densité totale des nids n'est pas différente d'une classe de densité apparente à l'autre (**tableau XIV**). La densité des nids vivants, nulle dans la classe 1, croît par contre dans la classe 2 (3,39/ha) et plus encore dans la classe 3 (16,00/ha). Le rapport du total des nids vivants/total des nids morts est égal à celui observé à l'échelle du bassin versant. Il y a cependant deux fois plus de nids vivants et de nids morts que la moyenne globale.

Pour *Cubitermes* spp., il apparaît un équilibre entre les nids vivants et les nids morts dans la classe 2. Dans les classes 1 et 3 par contre, il y a une prédominance de nids morts.

Chez *Trinervitermes* enfin, les densités des nids (vivants et morts) sont plus fortes dans les zones de densité apparente élevée (2 et 3).

Au vu de ces résultats, aucune conclusion nette ne semble pouvoir être tirée. La densité apparente du matériau n'étant qu'un parmi de nombreux facteurs conditionnant la répartition des nids. Le fait que la densité des nids épigés de *Cubitermes* et *Trinervitermes* soit plus importante dans les zones de densité apparente élevée (beaucoup plus pour *Trinervitermes*), suggère que ces termitières s'installent et se renouvellent dans les mêmes zones, compactant le sol autour de ces zones préférentielles par l'activité des termites (socle des nids). En effet, ces termitières de *Trinervitermes* présentent une zone d'influence (aire basale et alentours soumis à l'action directe de celles-ci) plus importante. De plus, nous avons observé que les stades très anciens de termitières (érodées) de *Macrotermes* n'ont pas été perçus comme tels et pris en compte par l'auteur. Tout comme des traces de termitières ou termitières "fossiles" qui manifestement n'ont pas été prises en compte. En réalité, cette densité apparente peut être fortement influencée par le turn-over des nids épigés sur de longues périodes dans une zone plus ou moins réduite donnée.

4.3. DISTRIBUTION DES NIDS EPIGES SELON LA VEGETATION

Le **tableau XV** montre que dans nos transects et carrés échantillonnés, les savanes boisées basses, savanes arborées basses et les savanes arbustives claires sont les plus représentées, soit un peu plus de 60 p.c. de l'aire totale. Cet échantillonnage est assez représentatif de la répartition des milieux sur l'ensemble du bassin versant (MITJA, 1990).

Tableau XV
 Superficie des végétations selon les transects
 et carrés échantillonnés

Végétation	Superficie (m ²)	Pourcentages	
		a	b
Forêt galerie	3 735	3,2	7,4
Savane boisée haute	8 515	7,3	2,6
Savane boisée basse	12 700	10,9	22,1
Savane boisée hygrophile	5 265	4,5	6,5
Savane arborée haute	6 600	5,7	3,1
Savane arborée basse	29 520	25,3	18,5
Savane arbustive dense	7 340	6,3	7,7
Savane arbustive claire	30 895	26,5	20,4
Savane herbeuse haute	2 500	2,1	3,0
Savane herbeuse basse	2 080	1,8	1,0
Champs cultivés	7 450	6,4	7,7
Total =	116 600		

Pourcentages: **a**: selon nos données

b: selon les données de MITJA (1990)

4.3.1. Répartition des nids selon la végétation

Les données sont partiellement présentées sur le **tableau XVI**. Les densités les plus importantes des nids de *Cubitermes* spp. se rencontrent en savanes arbustives (100-120/ha) ou herbeuses (jusqu'à 270 nids/ha en savane herbeuse basse). La proportion des nids vivants par rapport aux nids morts est en moyenne de 65 p.c.. Cependant, ce rapport s'inverse dans les milieux hydromorphes qui comprennent en général une majorité de nids morts. De même, les champs cultivés se caractérisent par une faible densité et une majorité de nids morts.

Quant à *Trinervitermes* spp., leur abondance est maximale dans les milieux les moins boisés (50 à 70 nids/ha), comme la savane arborée basse, la savane arbustive claire ou la savane herbeuse basse. Les nids vivants représentent en moyenne 70 p.c. du total.

Les densités maximales de *Macrotermes bellicosus* se rencontrent dans les milieux très boisés, mis à part la galerie forestière (savanes boisées, savane arborée haute ou savane arbustive dense). Cependant, on note pour cette espèce, une proportion très élevée de nids morts à différents stades de dégradation: de 30 à 60 nids/ha. Les nids vivants sont actuellement concentrés dans les milieux boisés. On note cependant une densité relativement forte des nids (3,6 nids/ha) en savane arbustive claire.

Le test de KHI-2 effectué sur les densités des trois types de nids selon la végétation donne une valeur hautement significative ($P < 0,001$).

4.3.2. Répartition des nids dans les champs et les jachères

Les superficies échantillonnées dans les différentes jachères sont consignées dans le **tableau XVII**.

La densité des termitières est fortement influencée par les cultures qui modifient profondément le milieu. En règle générale, les paysans tuent presque systématiquement les nids épigés présents (par insecticide ou destruction mécanique), surtout les nids de *Macrotermes*, mais aussi ceux de *Cubitermes* et *Trinervitermes*. Ils utilisent les populations de ces deux derniers pour nourrir leur basse-cour. Les densités montrent donc de fortes diminutions dans les champs cultivés et surtout dans les jachères jeunes (0 à 5 ans): 10,2/ha pour *Trinervitermes* spp., 27,2/ha pour *Cubitermes* spp. et 37,4/ha pour *Macrotermes bellicosus*. Seules les jachères de 30 à 40 ans environ retrouvent un peuplement important: 50,3 pour *Macrotermes* et respectivement 19,8 et 68,2 termitières/ha pour *Trinervitermes* et *Cubitermes* (**tableau XLV**, Chapitre V).

Tableau XVI

Densités des termitières épigées selon la végétation
(effectifs/ha, V = nids vivants, M = nids morts)

VEGETATION	<i>Cubitermes</i>		<i>Trinervitermes</i>		<i>Macrotermes</i>		Total V+M
	V	M	V	M	V	M	
Forêt galerie	2,6	8,0	13,4	13,3	0,0	8,0	45,3
S. boisée haute	56,4	34,0	41,1	4,7	3,5	45,8	185,5
S. boisée basse	40,9	28,3	9,4	3,9	3,9	44,9	131,3
S. boisée hygrophile	26,6	24,7	11,4	13,3	3,8	38,0	117,8
S. arborée haute	39,4	50,0	16,6	13,6	1,5	45,4	166,5
S. arborée basse	59,6	39,6	45,4	24,0	3,4	41,3	212,9
S. arbustive dense	87,2	24,5	44,9	4,1	0,0	49,0	209,7
S. arbustive claire	63,1	43,0	42,0	16,5	3,6	33,6	201,8
S. herbeuse haute	88,0	28,0	12,0	8,0	0,0	12,0	148,0
S. herbeuse basse	192,3	76,9	38,4	14,4	0,0	57,7	383,7
Champs cultivés	14,7	17,4	9,4	5,3	1,3	34,9	83,0

S.= Savane.

Tableau XVII
Superficies des jachères échantillonnées

Age	Superficie (m ²)
Champs	6 847
0-5 ans	2 940
6-10 ans	3 000
11-30 ans	370*
31-40 ans	21 770
Végétation naturelle	81 673
Total =	116 600

(*) La faible valeur obtenue pour les jachères de 11 à 30 ans est due à la faible représentativité de ce faciès à l'échelle du bassin versant (MITJA, 1990).

Le test du KHI-2 effectué sur la répartition des stades de *Macrotermes* selon les jachères est significatif ($P < 0,025$), ce qui démontre une modification de la structure du peuplement selon les stades de reconstitution du milieu. Nous reviendrons plus en détail sur l'évolution des peuplements en termitières des milieux en reconstitution au chapitre V.

4.3.3. Surfaces et volumes des nids selon la végétation

Le **tableau XVIII** donne les dimensions unitaires de chacun des nids épigés des trois groupes et les **tableaux XIX** et **XX** respectivement les surfaces de base et les volumes de ceux-ci en fonction des différentes végétations.

Dans le cas de *Cubitermes*, les termitières à surface basale étendue se situent dans les champs, en savane arborée basse et herbeuse haute (en bordure des bas-fonds). C'est dans ce dernier milieu que se trouvent les nids les plus imposants du genre. Les termitières de *Trinervitermes* de plus grande taille se rencontrent en savane boisée hygrophile et en savane arbustive claire, où elles jouent un rôle particulièrement important dans les phénomènes érosifs (JANEAU et VALENTIN, 1987): respectivement 0,235 et 0,202 m²/nid, contre 0,076 m²/nid en savane arbustive dense. En savane boisée hygrophile, le volume épigé est de 0,031 m³ par nid moyen.

En proportion de sol recouvert par les nids de *Cubitermes* et *Trinervitermes* respectivement, les savanes herbeuse et arbustive claire présentent les valeurs les plus élevées (>10 m²/ha).

Les mesures effectuées sur les termitières de *Macrotermes* montrent l'importance relative de cette espèce en ce qui concerne les remontées biologiques. Une étude plus approfondie sera effectuée dans le chapitre V. La surface de base est de l'ordre de 8 à 12 m² par termitière et le volume moyen de 2 à 4 m³.

Il faut mettre à part le cas des milieux hydromorphes (forêt galerie ou savane herbeuse haute: 8,1 p.c. de la surface, volume de 310 m³/ha) où l'on rencontre de puissants édifices termitiques mentionnés antérieurement. On note également la grande surface de base des termitières en savane herbeuse basse (plateau cuirassé): 16,7 m²/nid, 9,6 p.c. de la superficie du milieu. Ceci témoigne de la grande influence exercée par *Macrotermes* sur ce milieu (LEPAGE, 1984).

Tableau XVIII
Surfaces (m²) et volumes (m³) moyens par termitière
selon les types de végétation

VEGETATION	<i>Cubitermes</i> Vivants+Morts		<i>Trinervitermes</i> Vivants+Morts		<i>Macrotermes</i> Vivants+Morts	
	Surface	Volume	Surface	Volume	Surface	Volume
Forêt galerie	0,035	0,011	0,020	0,002	28,82 ± 12,66	4,39 ± 1,59
S. boisée haute	0,023	0,005	0,046	0,005	12,48 ± 0,30	3,54 ± 0,11
S. boisée basse	0,034	0,008	0,104	0,008	8,87 ± 0,27	2,05 ± 0,08
S. boisée hygrophile	0,038	0,006	0,235	0,031	18,43 ± 1,04	3,36 ± 0,16
S. arborée haute	0,013	0,034	0,045	0,004	15,64 ± 0,84	4,38 ± 0,31
S. arborée basse	0,069	0,018	0,120	0,010	8,34 ± 0,39	1,98 ± 0,04
S. arbustive dense	0,030	0,006	0,076	0,006	7,69 ± 0,24	1,26 ± 0,05
S. arbustive claire	0,034	0,009	0,202	0,018	8,43 ± 0,12	1,94 ± 0,04
S. herbeuse haute	0,146	0,078	0,069	0,005	67,47 ± 27,20	25,94 ± 10,40
S. herbeuse basse	0,053	0,017	0,114	0,007	16,70 ± 2,70	1,88 ± 0,38
Champs cultivés	0,130	0,029	0,088	0,005	6,99 ± 0,30	1,51 ± 0,07

S = Savane.

Tableau XIX
Surfaces de bases de termitières selon la végétation
(en m² par hectare)

VEGETATION	<i>Cubitermes</i> (V + M)	<i>Trinervitermes</i> (V + M)	<i>Macrotermes</i> (V + M)
Forêt galerie	0,371	0,531	230,560
S. boisée haute	2,079	2,115	615,623
S. boisée basse	2,352	1,384	433,090
S. boisée hygrophile	1,949	5,804	770,507
S. arborée haute	1,162	1,368	733,647
S. arborée basse	6,844	8,280	372,601
S. arbustive dense	3,351	3,704	376,736
S. arbustive claire	3,607	11,834	312,775
S. herbeuse haute	16,936	1,382	809,635
S. herbeuse basse	14,267	6,019	961,824
Champs cultivés	4,173	1,286	253,074

S.= Savane.

Tableau XX
Volumes des termitières selon la végétation
(en m³ par hectare)

VEGETATION	<i>Cubitermes</i> (V + M)	<i>Trinervitermes</i> (V + M)	<i>Macrotermes</i> (V + M)
Forêt galerie	0,116	0,045	35,100
S. boisée haute	0,452	0,219	174,650
S. boisée basse	5,530	0,110	100,069
S. boisée hygrophile	0,307	0,758	140,272
S. arborée haute	3,039	0,123	205,562
S. arborée basse	1,785	0,717	88,430
S. arbustive dense	0,670	0,313	61,887
S. arbustive claire	0,955	1,047	72,007
S. herbeuse haute	9,048	0,092	311,251
S. herbeuse basse	4,576	0,390	108,568
Champs cultivés	0,930	0,067	54,683

S.= Savane.

Le **tableau XXI** précise comment évolue la surface de base moyenne des nids en fonction des stades qui ont été distingués. On constate un accroissement de la surface basale en fonction de l'érosion du nid, d'un facteur 9 entre le nid vivant et le stade 4: en fait, à ce stade, la surface basale est certainement supérieure aux mesures, car la limite entre le nid et le sol environnant devient imprécise.

4.4. ANALYSE MULTIVARIEE TERMITIERES EPIGEES/ENVIRONNEMENT

Afin de préciser la répartition des espèces à nids épigés par rapport aux différents milieux, nous avons employé une analyse multidimensionnelle, sous la forme d'une analyse factorielle des correspondances multiples.

Le champ d'application de l'analyse des correspondances classiques, ou binaire, peut être étendu à des données qualitatives par l'emploi de la méthode des correspondances multiples. Dans ce cas, l'analyse statistique ne porte pas sur les données brutes, mais sur les données transformées en classes.

Le programme de calcul utilisé est le logiciel STAT-ITCF (VALES)

4.4.1. Rappel des paramètres choisis

Nous avons choisi parmi les nombreux facteurs environnementaux, ceux qui sont susceptibles d'agir de façon significative sur la distribution des termitières épigées:

* Les paramètres reliés aux termitières:

- l'espèce (genre constructeur);
- l'état du nid (et le stade d'érosion pour *Macrotermes*);
- la surface au sol;
- le volume épigé.

Tableau XXI

Surfaces basales (m²) des stades de dégradation de la termitière de *Macrotermes bellicosus* (\pm intervalle de confiance à 95 p.c.; N = nombre de nids pour 11,66 ha)

Stade	N	Surface/nid
Vivant	33	1,96 \pm 1,73
Stade 1	40	3,40 \pm 1,87
Stade 2	79	5,83 \pm 2,45
Stade 3	140	7,62 \pm 1,92
Stade 4	193	16,8 \pm 3,56

* Les paramètres reliés à l'environnement:

- le type de végétation;
- le type de sol;
- la profondeur d'apparition de l'induration;
- la pente;
- la profondeur d'apparition des gravillons;
- l'âge des jachères;
- l'état de surface (plus ou moins grande susceptibilité à l'érosion).

Pour les besoins de l'analyse, les paramètres non numériques ont été codés selon la convention rappelée dans le **tableau II** (Chapitre II, pages 37-38).

4.4.2. Résultats de l'analyse

4.4.2.1. Rôle des facteurs environnementaux (AFCM 1)

Cette méthode d'analyse factorielle des correspondances permet d'expliquer les différences dans la répartition de groupes d'individus (les termitières des différentes espèces) à l'aide des variables se rapportant au milieu, non introduites dans l'analyse mais utilisées en tant que variables supplémentaires. Les groupes de nids épigés se répartissent suivant les gradients constitués par les facteurs du milieu (un ou plusieurs facteurs). La méthode de calcul utilise la distance du KHI-2 généralisée. Afin d'éviter d'avoir des modalités de variables trop rares, nous avons regroupé certaines classes d'une même variable supplémentaire. En effet, une des conditions pour réaliser une analyse factorielle de correspondance multiple (AFCM) correcte est d'effectuer les calculs sur des classes assez équilibrées pour une variable donnée. Or, dans notre cas, une AFCM est tout indiquée car nous avons des variables qualitatives. C'est ainsi que 23 variables supplémentaires issues des 7 variables du milieu (**Annexe B**) sont superposées à l'analyse qui est réalisée sur 19 modalités des 4 variables reliées aux termitières (982 au total, soit 436 de *Cubitermes*, 336 de *Trinervitermes* et 210 de *Macrotermes*).

Nous réalisons ensuite une projection selon les axes, de *Cubitermes*, *Trinervitermes* et *Macrotermes*.

La **figure 27** montre la projection obtenue selon les axes 1 et 2.

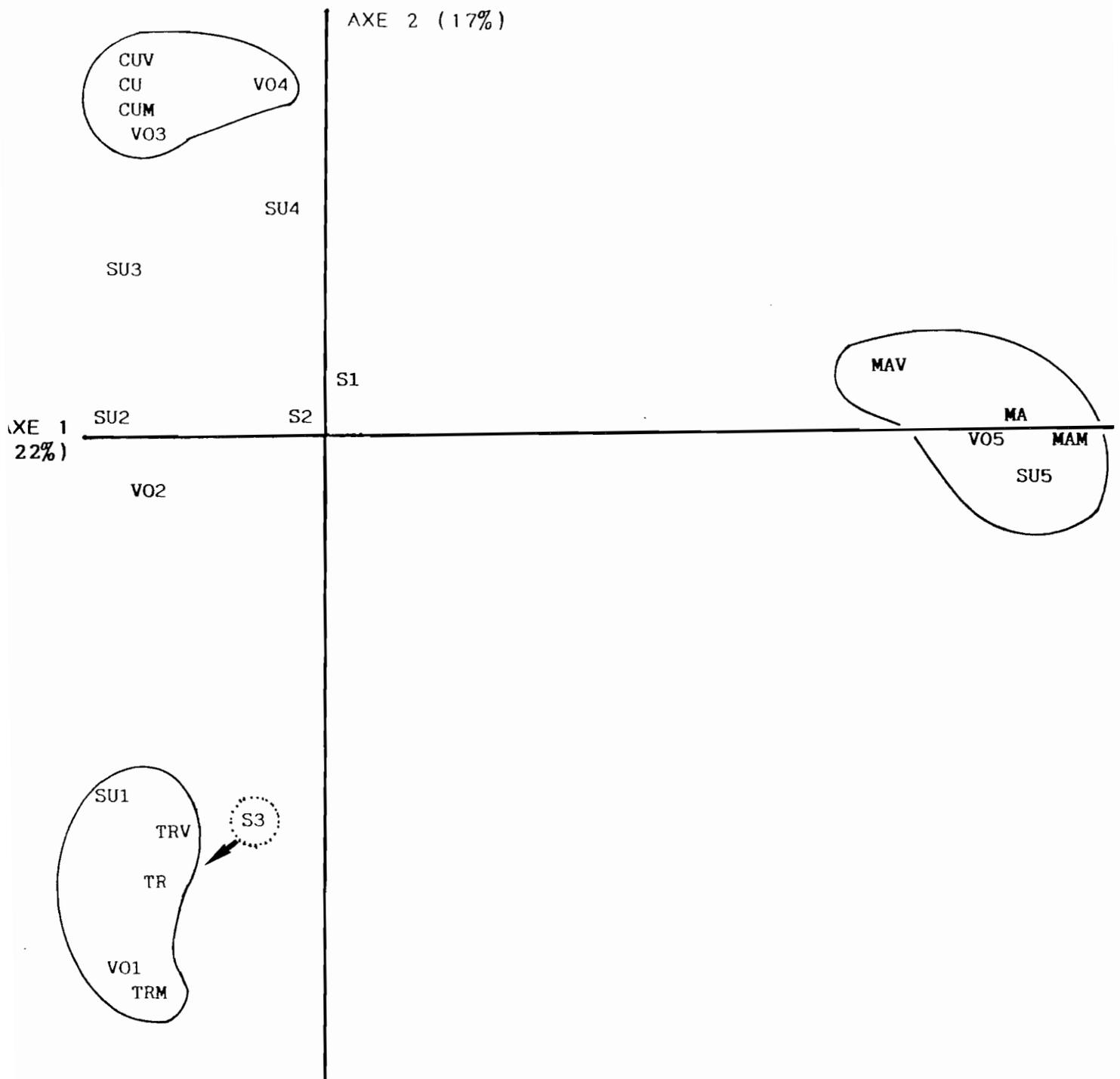


Figure 27
 Projection selon les axes 1 et 2, des trois groupes d'espèces à nids épigés
 (*Cubitermes*, *Trinervitermes* et *Macrotermes*)

Selon l'axe 1, les variables (modalités de variables en fait) bien représentées (**Annexes C et D**) sont:

- l'espèce, avec *Macrotermes* (MA)
- l'état, avec *Macrotermes* morts (stades de dégradation avancée 3 et 4; MAM)
- la surface basale, avec les plus étendues (SU5 >0,2038 à 81,51 m²), et
- le volume, avec les plus forts volumes (VO5 >0,0214 à 40,755 m³).

MA, SU5, VO5 et MAM contribuent pour 73,3 p.c. à l'inertie de ce premier axe). MAV et CU présentent une contribution peu marquée (4,8 et 3,4 p.c. respectivement).

Les coordonnées de ces points (négatives pour CU et positives pour les autres) indiquent que le premier axe oppose CU à MA et MAM qui sont en liaison avec SU5 et VO5. Aux fortes valeurs de surface et de volume de termitières s'associent le genre *Macrotermes* et surtout les nids morts. Aux valeurs intermédiaires (SU4 >0,0368 à 0,2038 m², VO3 et VO4 >0,0024 à 0,0214 m³) est relié au genre *Cubitermes*.

Selon l'axe 2, les variables qui se détachent nettement (**Annexe D**) sont:

- *Trinervitermes* (TR), et *Cubitermes* (CU),
- *Trinervitermes* vivants (TRV) et morts (TRM), *Cubitermes* vivants (CUV) et dans une moindre mesure, *Cubitermes* morts (CUM),
- les petites surfaces basales (SU1; 0,0005 à 0,0121 m²), et
- les faibles (VO1; 0 à 0,0007 m³) et moyens volumes (VO4 >0,0059 à 0,0214 m³).

Les variables VO3 (volume >0,0024 à 0,0059 m³) et SU4 (surface >0,0368 à 0,2038 m²) peuvent être notées pour mémoire.

Ce deuxième axe oppose CUV et CUM en liaison avec SU4, VO3 et VO4 à TRV et TRM qui eux sont liés à SU1 et VO1. *Cubitermes* s'oppose à *Trinervitermes* vivants et morts (associés aux petites surfaces basales SU1 et aux faibles volumes VO1).

La variable supplémentaire S3 (sols jaunes ferrugineux (=So4) essentiellement)), très proche de *Trinervitermes* s'oppose aux sols ocres ferrugineux S2 (=So3) et rouges ferrallitiques S1 (=So2) sur l'axe 2.

La projection selon le plan déterminé par les axes 1 et 3 est donnée par la **figure 28**.

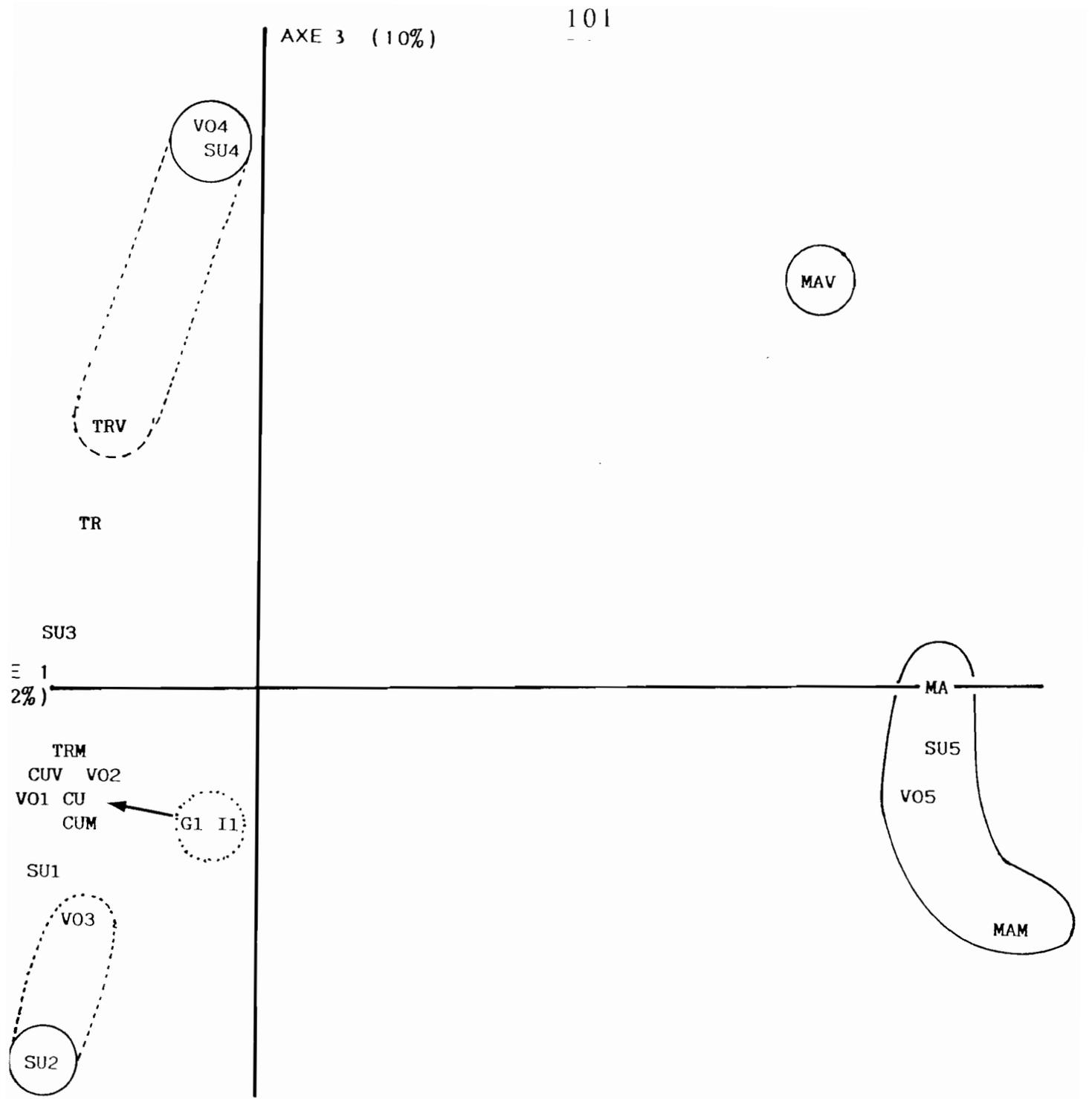


Figure 28
 Projection selon les axes 1 et 3, des trois groupes d'espèces à nids épigés
 (*Cubitermes*, *Trinervitermes* et *Macrotermes*)

Sur l'axe 1, nous retrouvons l'opposition de CU à MA et MAM.

Les modalités VO4, SU4 et SU2 (surface basale $>0,0121$ à $0,0207 \text{ m}^2$) ont une forte contribution (65 p.c.) à l'inertie expliquée par l'axe 3 (**Annexe D**). Sur cet axe, sont moyennement représentés TRV et MAV. Cet axe oppose SU2 et VO3 à SU4 et VO4 qui sont en liaison avec TRV et MAV.

Les variables supplémentaires G1 (profondeur d'apparition des gravillons comprise entre 0 et 30 cm) et I1 (profondeur d'apparition de l'induration entre 15 et 45 cm) sont proches du genre *Cubitermes*.

La **figure 29** montre le plan des axes 2 et 3 avec les oppositions sus-mentionnées. Elle révèle en outre que la modalité S3 (=So4, sols jaunes ferrugineux) est proche de *Trinervitermes*. Les modalités G1 (0-30 cm) et I1 (15-45 cm) des variables décrivant respectivement la profondeur d'apparition des gravillons et de l'induration sont toujours fortement liées au nids de *Cubitermes*. Ce qui confirme que les deux espèces présentent bien des préférences environnementales différentes.

4.4.2.2. Interrelations entre les caractéristiques des termitières et les facteurs environnementaux (AFCM 2)

Ici toutes les variables (y compris les facteurs du milieu) sont introduites (sauf l'espèce) dans l'analyse factorielle des correspondances en tant que variables actives et participent donc à l'analyse.

La **figure 30** montre le plan des axes 1 et 2.

Sur l'axe 1 sont bien représentés le sol (S), la pente (P), l'état de surface (ES), la profondeur d'apparition des gravillons (G) et la végétation (V) qui contribuent pour 83,3 p.c. de l'inertie de celui-ci (**Annexes E et F**). Cet axe représente donc les facteurs environnementaux. Il oppose

- S1 (= So2, sols rouges ferrallitiques) à S2 (=So3, sols ocre ferrugineux),
- les faibles pentes P2 et P3 (= P5 et P6, pente de 0 à 4 p.c.) aux zones d'incisions de ruissellement aux ruptures de pentes P1 (= P3),
- les surfaces de savanes arborées et arbustives denses (ES1 = ESU 2 et 7) aux surfaces présentant des indices de ruissellement (ES8),
- les faibles profondeurs d'apparition des gravillons (G1, comprises entre 0 et 30 cm) aux zones à gravillons très profonds ou absents (G4), et
- les savanes boisées (V1) à la savane arborée basse (V2).

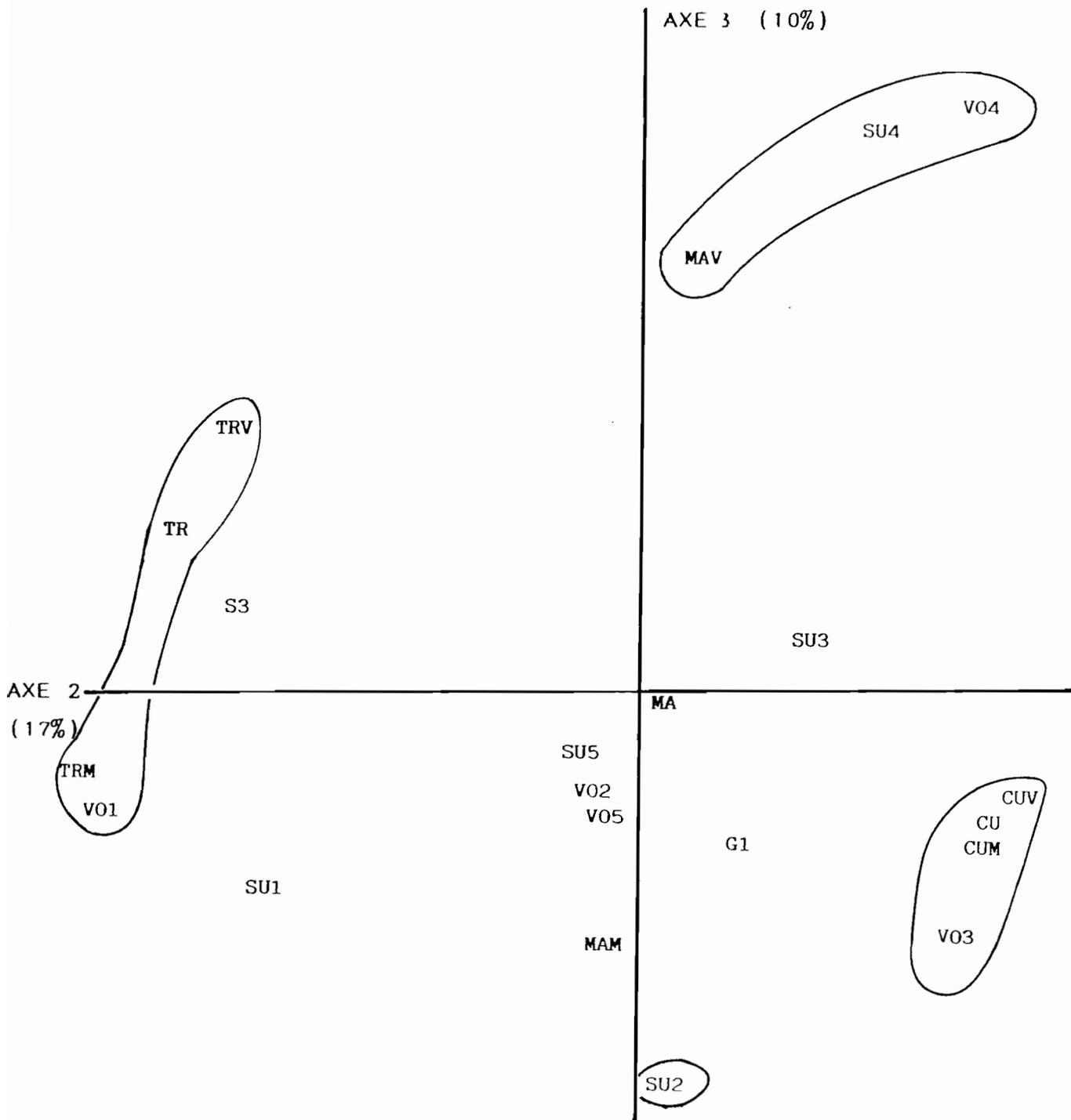


Figure 29
Projection selon les axes 2 et 3, des trois groupes d'espèces à nids épigés
(*Cubitermes*, *Trinervitermes* et *Macrotermes*)

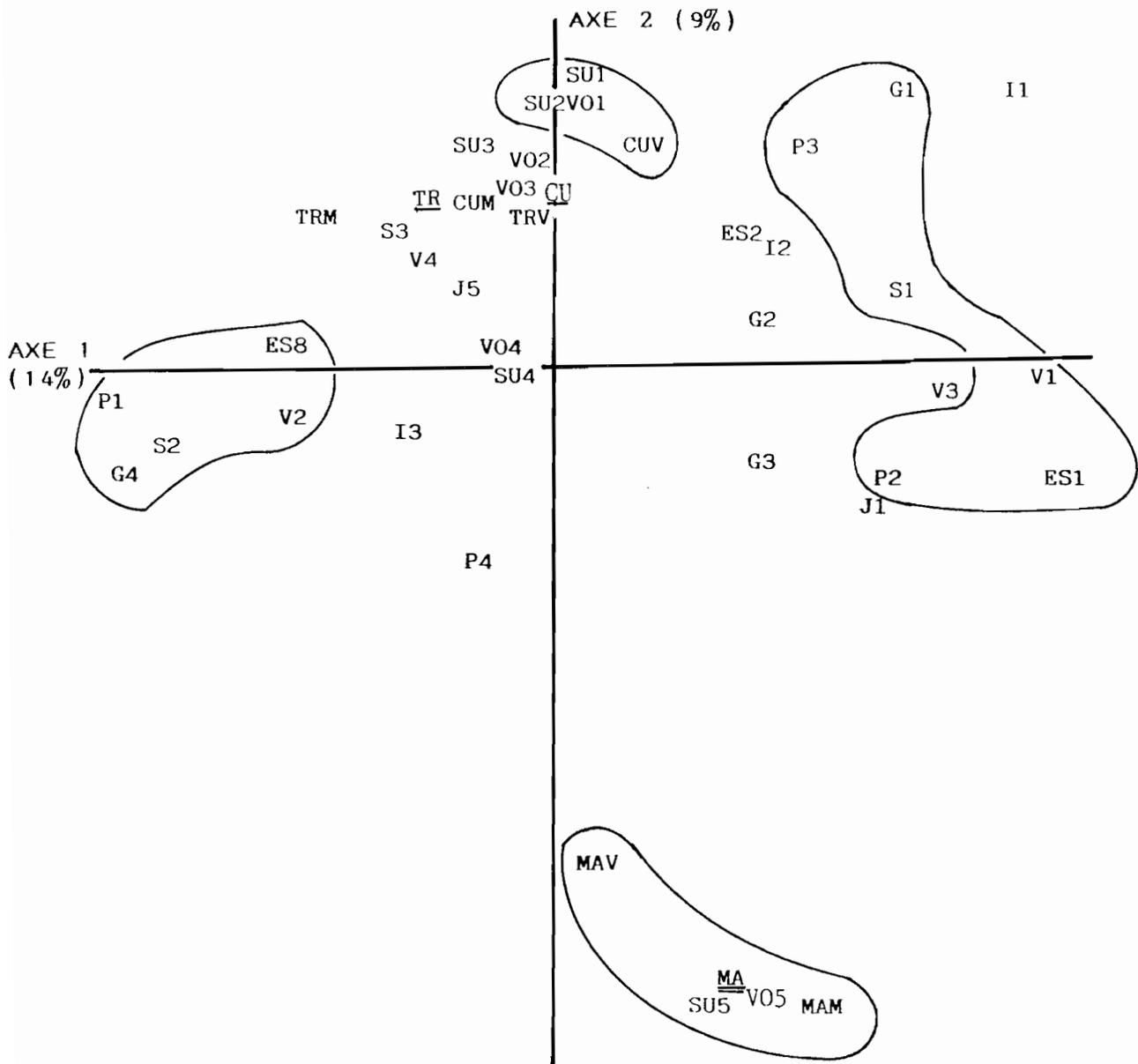


Figure 30

Projection selon les axes 1 et 2, des trois groupes d'espèces à nids épigés (*Cubitermes*, *Trinervitermes* et *Macrotermes*) et des facteurs du milieu

Sur l'axe 2 sont bien représentés la surface de base (SU), le volume (VO) et l'état du nid (ETA). Ces variables contribuent à elles seules à 79,5 p.c. de l'inertie de cet axe. L'axe 2 représente donc les paramètres reliés aux individus termitières et oppose:

- les petites surfaces basales (SU1 et SU2) aux grandes (SU5)
- les faibles volumes (VO1) aux forts (VO5) et,
- *Cubitermes* vivants (CUV) à *Macrotermes* (vivants et morts récemment, MAV et morts à un stade de dégradation avancé, MAM).

L'étude de la variable supplémentaire (espèce) permet de vérifier que *Trinervitermes* (TR) et *Cubitermes* (CU) sont proches des faibles surfaces ($0,0005 < SU1 < 0,0121 \text{ m}^2$ et $0,0121 < SU2 < 0,0207 \text{ m}^2$) et volumes ($0 < VO1 < 0,0007 \text{ m}^3$) et s'opposent à *Macrotermes* qui lui, est proche des grandes surfaces et grands volumes ($0,2038 < SU5 < 81,51 \text{ m}^2$, $0,0214 < VO5 < 40,755 \text{ m}^3$).

La **figure 31** montre le plan des axes 1 et 3.

L'axe 1 discrimine les facteurs du milieu comme ci-dessus mentionné.

Sur l'axe 3 qui représente les termitières, les variables volume (VO), état et surface (SU) contribuent pour 72,6 p.c. de l'inertie. Il oppose:

- *Trinervitermes* vivants (TRV) et morts (TRM) à *Cubitermes* vivants (CUV),
- les faibles surfaces (SU1) aux surfaces moyennes (SU4) et,
- les faibles volumes (VO1) aux volumes moyens (VO3 et VO4).

4.4.2.3. Conclusions

La répartition des différents types de termitières épigées dépend bien évidemment de nombreux facteurs.

L'importance du couvert végétal, le type de sol, les états de surface, etc., ont une influence directe sur la capacité d'installation et de développement des nids épigés décrits dans ce travail. En effet, après le vol nuptial, l'installation du couple royal, la formation du copularium et la formation de la colonie exigent des conditions d'humidité et de structure du matériau du sol favorables.

Bien que les contributions des axes à l'inertie totale dans ces analyses factorielles soient un peu faibles (en partie par le fait que certaines variables soient liées), on peut tirer un certain nombre de conclusions. L'analyse multivariée confirme que le genre *Trinervitermes* est plus proche des petits volumes et petites surfaces au sol des nids (qu'il est fortement relié aux sols jaunes ferrugineux), et le genre *Cubitermes*

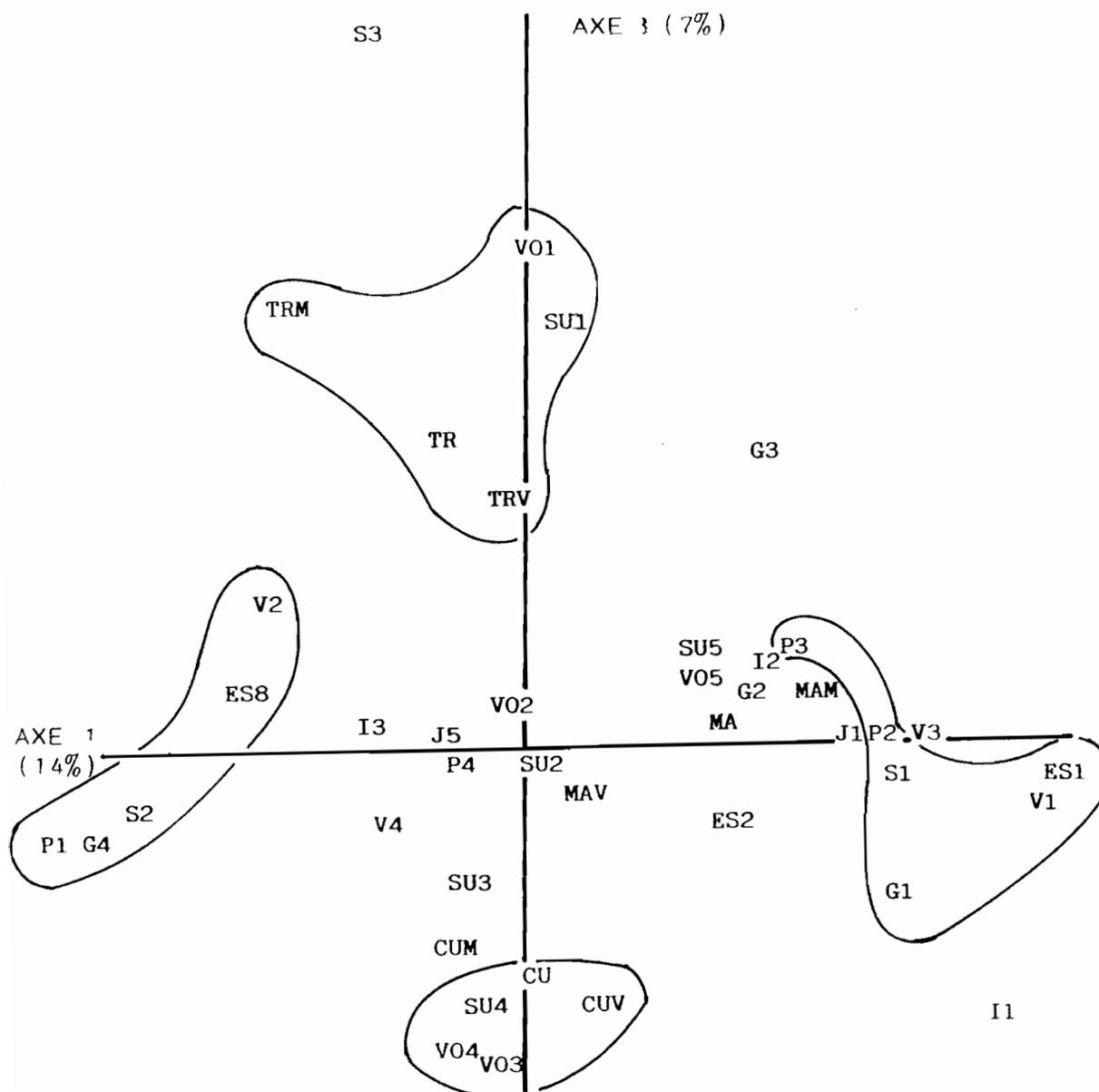


Figure 31

Projection selon les axes 1 et 3, des trois groupes d'espèces à nids épiés (*Cubitermes*, *Trinervitermes* et *Macrotermes*) et des facteurs du milieu

aux volumes et surfaces moyens. *Macrotermes* est lié aux grands volumes et grandes surfaces au sol.

Cubitermes est proche des faibles profondeurs d'apparition des gravillons et de l'induration.

Au total, l'analyse multivariée confirme que les colonies de *Trinervitermes* ont des préférences différentes de celles de *Cubitermes* pour ce qui est des facteurs étudiés.

4.5. REPARTITION DES TERMITIERES EPIGEES A L'ECHELLE DU BASSIN VERSANT

Le **tableau XXII** donne les densités des nids épigés, vivants et morts, des différents constructeurs, à l'échelle du bassin versant de Booro-Borotou. Les valeurs sont calculées par carré moyen de 1 hectare ("hectare moyen"), en tenant compte des pourcentages de chaque type de végétation, déterminés par MITJA (1990).

On obtient une densité de 2,71 nids vivants de *Macrotermes* par ha et 37,47 nids abandonnés. Pour *Cubitermes*, un hectare moyen contient respectivement 49,96 nids vivants et 31,82 nids morts. La densité des nids de *Trinervitermes* est de 39,49/ha, dont 27,32 nids vivants et 12,17 nids morts. Au total, un hectare moyen du bassin versant contient 79 nids vivants et 81 nids morts, soit 160 nids au total.

Comme il a été dit antérieurement, certains milieux sont très riches, telle la savane herbeuse basse, qui comporte en moyenne 384 nids/ha (dont 269 nids vivants et morts de *Cubitermes*). Un milieu comme la savane arborée basse apparaît très "équilibré", en ce sens qu'il contient 59,6 nids/ha de *Cubitermes* vivants, 39,6 de *Cubitermes* morts, 45,4 *Trinervitermes* vivants et 24 *Trinervitermes* morts, 3,4 nids de *Macrotermes* actifs et 41,3 nids abandonnés, soit 213 nids/ha au total. C'est un milieu qui représente 20 p.c. du bassin versant.

Le même type de calcul a été fait sur les surfaces de base et les volumes au-dessus du sol dans les différents types de végétations, afin de calculer des valeurs par hectare moyen du bassin versant. On obtient ainsi une moyenne de 424 m² couverts et un volume de 96,6 m³.

Ces valeurs varient, selon les végétations, comme il a été dit précédemment: de 23,1 à 978,8 m² couverts/ha (soit de 0,2 à près de 10 p.c. de la surface) et de 54,9 à 314 m³/ha.

Tableau XXII

Densité des termitières épigées à l'échelle du bassin versant
(effectifs/ha, V = nids vivants, M = nids morts)

VEGETATION	<i>Macrotermes</i>		<i>Cubitermes</i>		<i>Trinervitermes</i>	
	V	M	V	M	V	M
Forêt galerie	0	0,59	0,19	0,59	0,99	0,98
S. boisée haute	0,1	1,19	1,47	0,88	1,07	0,12
S. boisée basse	0,86	9,92	9,04	6,25	2,08	0,86
S. boisée hygrophile	(0,25)	2,47	1,73	1,61	0,74	0,87
S. arborée haute	0,05	1,41	1,22	1,55	0,55	0,42
S. arborée basse	0,63	7,64	11,03	7,33	8,40	4,44
S. arbustive dense	(0)	3,77	6,71	1,89	3,46	0,32
S. arbustive claire	0,73	6,85	12,87	8,77	8,57	3,37
S. herbeuse haute	0	0,36	2,64	0,84	0,36	0,24
S. herbeuse basse	0	0,58	1,92	0,77	0,38	0,14
Champs	0,10	2,69	1,13	1,34	0,72	0,41
Densités totales	2,71	37,48	49,96	31,82	27,32	12,17
		40,19		81,78		39,49

S.= Savane.

(): Faibles densités des termitières vivantes du type dans ces milieux.

4.6. CONCLUSION

4.6.1. Densités des nids

Les densités des nids épigés obtenues au cours de ce travail sont comparables à celles d'études antérieures. Cependant, on note qu'il est rare de trouver aussi également répartis les trois groupes trophiques: les champignonnistes, les fourrageurs et les humivores dont la biologie est totalement différente. Dans certaines savanes, les fourrageurs dominent: c'est le cas dans les savanes du nord du Nigéria étudiées par SANDS (1965d), avec plus de 500 nids/ha (**tableau XXIII**). Mais ces savanes ne possèdent pas de *Cubitermes*. Dans d'autres cas, par exemple certaines savanes du Zaïre étudiées par HEBRANT (1970) ou par BOUILLON et MATHOT (1964), il est noté une grande abondance des termitières de *Cubitermes* (**tableau XXIV**).

Les densités totales des nids (*in* BARONI URBANI *et al.*, 1978), dans les savanes d'Afrique de l'Ouest, varient de 128 à 530 au nord Nigéria (SANDS, 1965 d), de 51 à 73/ha dans une savane préforestière de Côte-d'Ivoire (JOSENS, 1972), de 19 à 146 dans une savane de Basse Côte-d'Ivoire (BODOT, 1966, 1967a). Nos valeurs: 80 nids vivants en moyenne/ha (de 25,4 à 230,7 selon la végétation) sont comparables à ces valeurs.

Pour ce qui concerne plus particulièrement les nids de *Macrotermes*, les milieux du bassin versant se classent également parmi les autres valeurs données dans la littérature (**tableau XXV**). Nous avons en moyenne 2,7 nids vivants par ha (de 0 à 3,9/ha selon les milieux), alors que l'on trouve 1,85 nid/ha en Basse Côte-d'Ivoire (BODOT, 1966, 1967 a), 1,7 nids/ha en milieu pâturé à Lamto dans le "V" baoulé (KOUASSI, 1987), de 0,38 à 0,83 nid/ha dans différents milieux d'Ouganda (POMEROY, 1977), de 1,4 à 4,2 nids/ha dans d'anciennes fermes d'Ouganda (POMEROY, 1976), 2 à 3 nids/ha dans une savane du Zaïre (BOUILLON et KIDIÉRI, 1964). Mais nos données sont un peu faibles par rapport à celles de COLLINS (1977a), qui a travaillé dans une savane sud-soudanienne au Nigéria: de 5,5 à 7,2 nids/ha. En fait, pour être exact, il faudrait plutôt comparer nos résultats acquis en milieu boisé, c'est-à-dire de 6 à 8 nids/ha.

Tableau XXIII
Densités des termitières de *Trinervitermes*
dans quelques biotopes d'Afrique

MILIEU	DENSITE (N/ha)	REFERENCE
Savane sud-guinéenne, Nigéria	232 175 à 232	WOOD <i>et al.</i> , 1977a OHIAGU, 1979a
Savane sahélienne, Sénégal	6,2	LEPAGE, 1974a
Savane nord-soudanienne, Burkina	800	ROOSE, 1976
Savane soudanienne, Nigéria	108 à 530	SANDS, 1965d
Savane guinéenne, Côte-d'Ivoire	45 à 72 33,8 à 52,6	JOSENS, 1972 KOUASSI, 1987
Savane basse Côte-d'Ivoire	9 à 47	BODOT, 1967a
Afrique du Sud	117	COATON, 1948
Savane soudanienne, Côte-d'Ivoire	9,4 à 45,4	Cette étude

Tableau XXIV
Densités des termitières de *Cubitermes*
dans quelques biotopes d'Afrique

MILIEU	DENSITE (N/ha)	REFERENCE
Basse Côte-d'Ivoire	45,4	BODOT, 1967a
	102 à 157	BODOT, 1964
Centre Côte-d'Ivoire	0,8	KOUASSI, 1987
Forêt, Zaïre	510	HEBRANT, 1970
Afrique du Sud	385 à 496	FERRAR, 1982
Zaïre	550 et 652 (2 sp)	BOUILLON & MATHOT, 1964
Savane Nigéria	933	AKAMIGBO, 1984
Sud Ouganda	13 à 294	OKWAKOL, 1976
Savanes, Zambie	200 à 400	TRAPNELL <i>et al.</i> , 1976
Savane soudanienne, Côte-d'Ivoire	26,6 à 192,3	Cette étude

Tableau XXV
Densités des termitières de *Macrotermes*
dans quelques biotopes d'Afrique

ESPECE	MILIEU	DENSITE (N/ha)	REFERENCE
<i>M. falciger</i>	Miombo, Zaïre	2,7 à 4,9	GOFFINET, 1976; MALAISSE, 1978
<i>M. bellicosus</i>	Savane sud-guinéenne, Nigéria	5,5 à 7,2	COLLINS, 1977a
<i>M. bellicosus</i>	Ancienne ferme, Ouganda	1,4 à 4,2	POMEROY, 1976, 1977
<i>M. bellicosus</i>	Savane, Zaïre	2 à 3	BOUILLON & KIDIÉRI, 1964
<i>M. bellicosus</i>	Savane nord guinéenne	0,5 à 2,5	SANDS, 1965d
<i>M. bellicosus</i>	Savane soudanienne, RCI	2,2 à 14,3	LEPAGE, 1984
<i>M. bellicosus</i>	Basse Côte-d'Ivoire	0,6 à 1,85	BODOT, 1964
<i>M. spp.</i>	Savane guinéenne, RCI	1,7	KOUASSI, 1987
<i>M. subhyalinus</i>	Ancienne ferme, Ouganda	0,75 à 13,25	POMEROY, 1976, 1977
<i>M. subhyalinus</i>	Sahel, Sénégal	0,4 à 0,5	LEPAGE, 1974a
<i>M. subhyalinus</i>	Tsavo park, Kenya	0,15 à 0,36	BUXTON, 1979
<i>M. subhyalinus</i>	Bissel, Kenya	4,1	COLLINS, 1982
<i>M. subhyalinus</i>	Plaine, Kenya	2,4 à 2,9	POMEROY, 1989
<i>M. michaelseni</i>	Kajiado, Kenya	4	DARLINGTON, 1985
<i>M. michaelseni</i>	Plaine, Kenya	0,3 à 1,1	POMEROY, 1989
<i>M. spp</i>	Savane, Afrique de l'Est	3 à 4	HESSE, 1955
<i>M. bellicosus</i>	Savane soudanienne, RCI	1,5 à 3,9	Cette étude

4.6.2 Surfaces basales et volumes épigés

En ce qui concerne les surfaces basales occupées par les nids, elles varient de 231,2 à 978,8 m²/ha (2,3 à 9,8 p.c. de la surface). Les volumes épigés varient de 35 à 314 m³/ha, soit un poids d'environ 52 à 471 tonnes/ha. Il s'agit de valeurs relativement élevées par rapport à celles de la littérature (cf. les valeurs citées *in* LEE et WOOD, 1971b; **tableau XXVI**).

Tableau XXVI

Surfaces de base et quantité de sol épigé de populations de termitières en Afrique
(d'après LEE et WOOD, 1971b et notre étude)

MILIEU	SURFACE DE BASE (en p.c. de la surface totale)	SOL EPIGE (t/ha)	REFERENCE
Savane, Congo	30,0	2 400	MEYER, 1960
Savane, Nigéria	3,7	306	NYE, 1955
Forêt, Congo	0,4	17,6	MALDAGUE, 1964
Savane, Afrique du Sud	2,5	-	MURRAY, 1938
Savane, Ouganda	1,9	9	OKWAKOL, 1976
Savanes, Kenya	-	20 à 30	POMEROY, 1989
Savanes, Côte-d'Ivoire	1,5 à 4,7	8 à 117	LEPAGE, 1984
Savanes soudaniennes	2,3 à 9,8	52 à 471	Cette étude

Ceci démontre et justifie le choix qui a été fait d'étudier le rôle des termitières épigées dans la dynamique des sols et de la végétation du bassin versant de Booro Borotou. Nous remarquons toutefois que l'essentiel des surfaces et volumes en jeu correspond à l'espèce *Macrotermes bellicosus*. Pour avoir une image exacte de l'impact des nids sur les sols, il faut prendre en compte la composition du matériau et l'effet de l'érosion de ce matériau sur les états de surface et l'érosion. Il faut également prendre en compte la biologie de l'espèce, et notamment son mode de récolte.

C'est ce qui explique que l'influence de *Trinervitermes*, par exemple, bien que limitée en surface de termitières, peut être très notable sur l'érosion, du fait de l'épandage du matériel du nid sur de grandes surfaces (cf. JANEAU et VALENTIN, 1987).

4.6.3. Répartition des espèces

La dominance de *Cubitermes* sp. sur les sols peu profonds est en accord avec les travaux antérieurs (BODOT, 1967a; ROY-NOËL, 1978). Au contraire, les densités de *Trinervitermes* (notamment *T. geminatus*) mesurées antérieurement en savane guinéenne du sud (187 à 273/ha, selon OHIAGU, 1979a) et au nord de la savane guinéenne (235 à 501/ha, selon SANDS, 1965d), sont beaucoup plus élevées que dans tous les milieux de ce travail (22 à 59 nids/ha).

L'étude suggère, comme celle d'OHIAGU (1979a) un effet favorable sur *Trinervitermes* de l'impact de l'homme sur les savanes, comportant leur transformation en pâturages. Toutefois, la composition de la strate herbacée ne semble pas jouer un rôle dans la distribution des *Trinervitermes*, ce qui est en accord avec les résultats de SANDS (1961a).

Toutefois, l'absence de résultats clairs concernant les facteurs environnementaux qui peuvent influencer sur la distribution des termitières des 3 groupes trophiques semble résulter d'une certaine stochasticité de cette distribution, surtout entre les années. Les résultats des études sur la dynamique des nids (Chapitre V) apporteront des précisions en ce sens: selon les années, une espèce peut être absente de certaines zones ou bien présenter une abondance dans ces mêmes zones.

Ceci explique qu'il ne ressorte pas de facteur déterminant de l'analyse multivariée termitières/environnement. Il existe une forte variabilité temporelle de la distribution des nids, qui masque une variabilité spatiale. Nous avons toutefois recueilli certaines indications qui semblent montrer une influence de certains nids épigés sur les densités des autres espèces: cela semble être le cas pour l'influence des nids vivants de *Macrotermes* sur les nids de *Cubitermes*.

CHAPITRE V

DYNAMIQUE DES TERMITIÈRES
ÉPIGÈES

Les répartitions spatiales des termitières épigées, et encore plus l'évolution de ces répartitions au fil des années ont fait l'objet de peu de travaux (COLLINS, 1977a; POMEROY, 1977). L'observation de nombreuses termitières abandonnées nous a suggéré l'intérêt de l'étude de la dynamique de ces populations de termitières épigées et leur relation avec l'évolution du milieu (jachères).

5.1. RELATIONS ENTRE ESPECES

L'interprétation visuelle permet de distinguer les répartitions spatiales marquées dans une première étape. Le rôle des méthodes statistiques sera dans une deuxième étape, de fournir une description quantitative de la situation étudiée. Pour les situations difficiles à interpréter visuellement sur une carte, les méthodes statistiques seront sollicitées pour caractériser les répartitions spatiales observées.

Sur les parcelles cartographiées, les nids de *Macrotermes* semblent se distribuer de façon agrégative (**figure 32**). L'observation des cartes fait apparaître des regroupements dans des zones préférentielles et les termitières de tailles ou de stades voisins semblent se localiser dans les mêmes périmètres. Les jeunes termitières vivantes ou mortes récemment se distinguent par une agrégation supérieure à toutes les autres termitières du bassin versant. Cependant, il n'est pas rare de rencontrer de larges zones dépourvues de termitières de *Macrotermes* de tous stades.

La distribution agrégative des nids de *Cubitermes* et *Trinervitermes* paraît beaucoup plus marquée (**figures 33 et 34**): elle constitue le type de répartition le plus fréquent sur tout le bassin versant de Booro-Borotou. Les agrégations les plus fortes s'observent pour les nids de petite taille de *Trinervitermes* (principalement *T. togoensis*) et pour les nids de *Cubitermes* sur les plateaux cuirassés. Dans ce milieu, il n'est pas rare de trouver des surfaces de 1000 m² où la densité des nids dépasse 400/ha avec accolements fréquents de nids. Mais pour *Cubitermes*, la distribution des nids semble se faire également au hasard dans certaines zones (**figure 33**). La forte agrégation des nids de *Trinervitermes* est surtout liée au caractère polycalique de ceux-ci (c'est-à-dire la présence de plusieurs dômes épigés pour une même colonie).

L'observation des relations spatiales entre les nids de *Cubitermes* et *Trinervitermes* d'une part et ceux de *Macrotermes* d'autre part, ne montre pas de liaison nette. L'installation de *Cubitermes* spp. et *Trinervitermes* spp. sur des nids de *Macrotermes* se fait surtout sur de vieux nids en état de dégradation avancée (stades 3

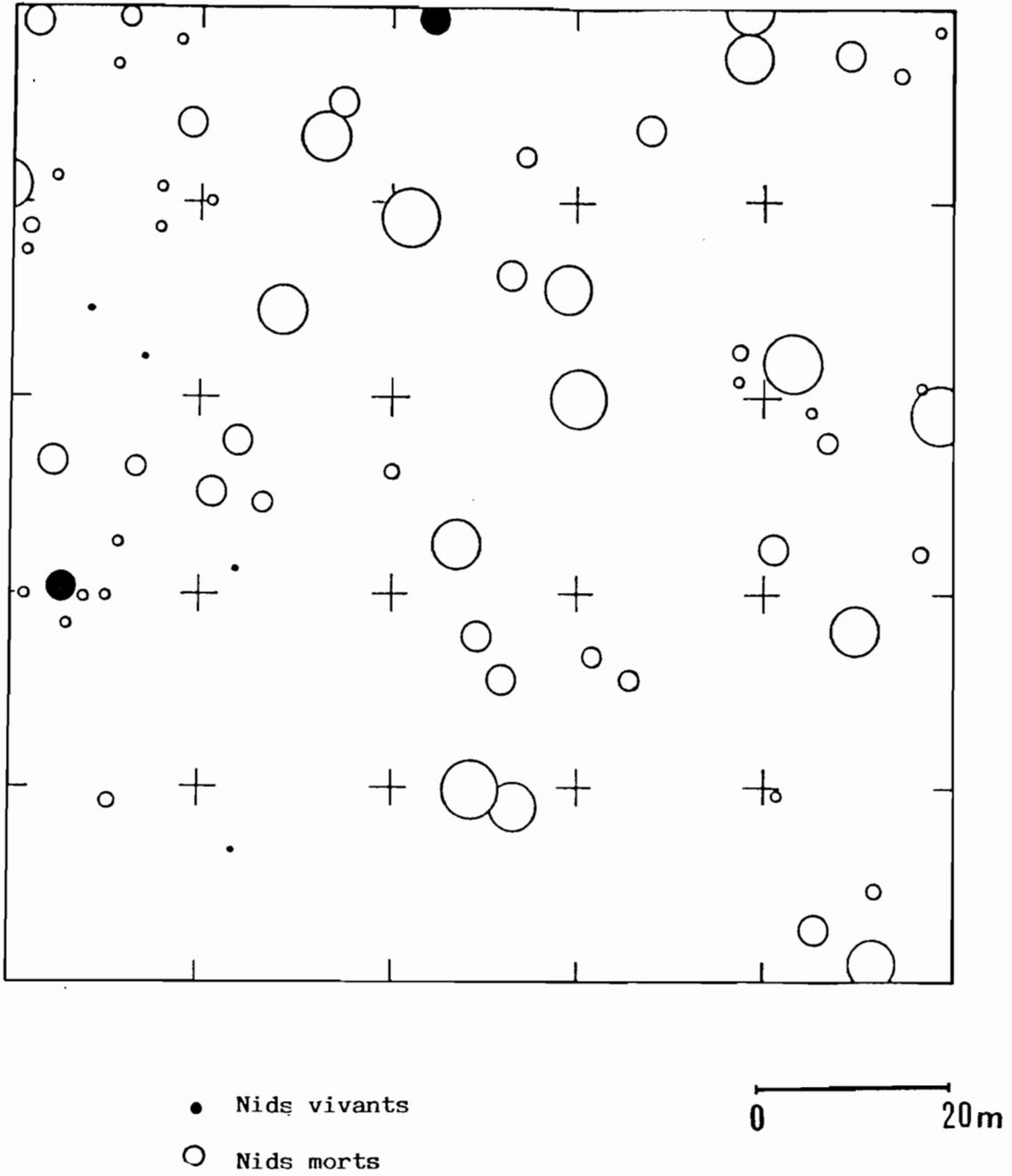


Figure 32

Dispersion des termitières épigées de *Macrotermes* dans la parcelle n°4 en 1985
 (la circonférence moyenne des nids est représentée à l'échelle)

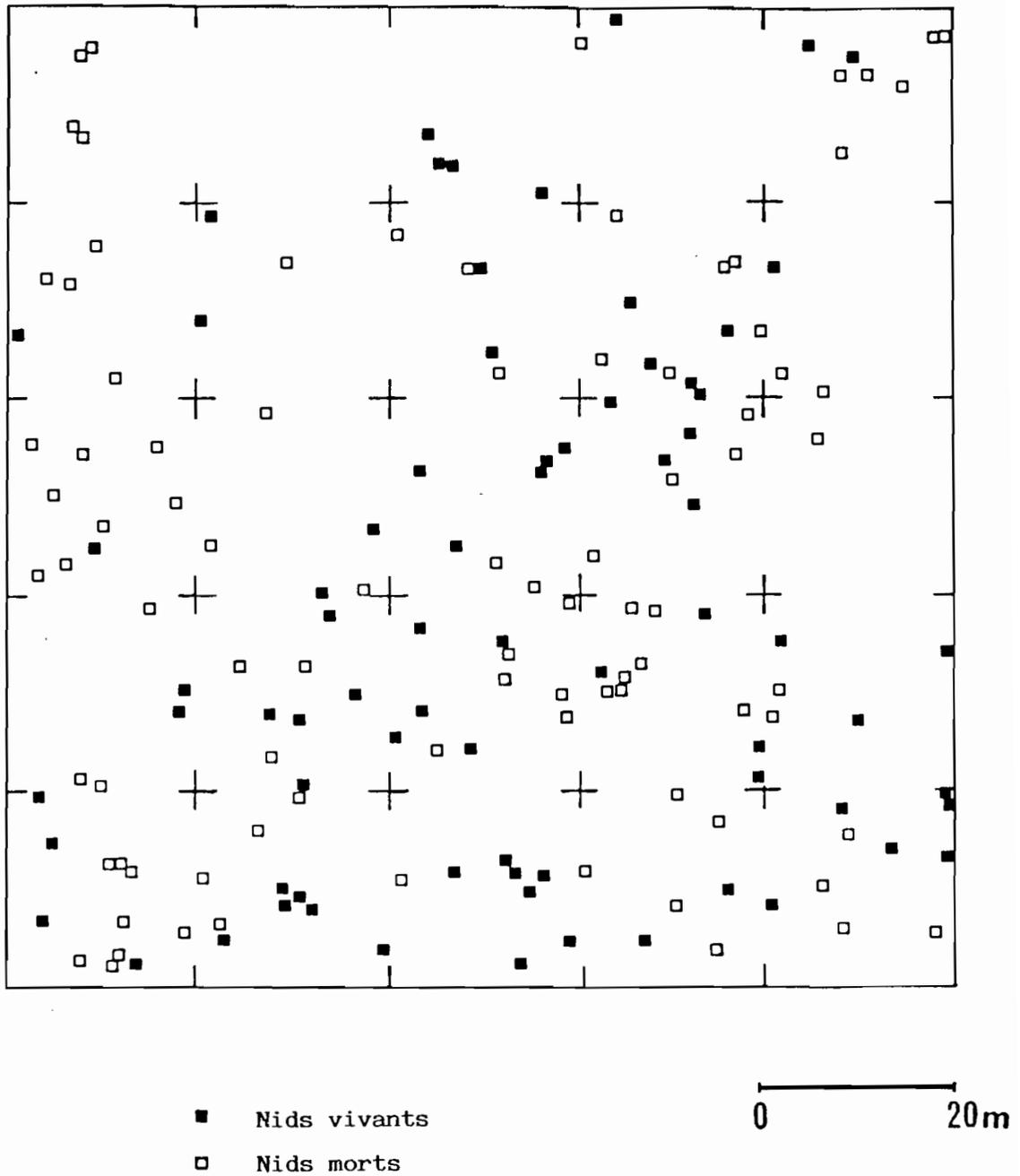


Figure 33
Dispersion des termitières épigées de *Cubitermes* spp.
dans la parcelle n°4 en 1985

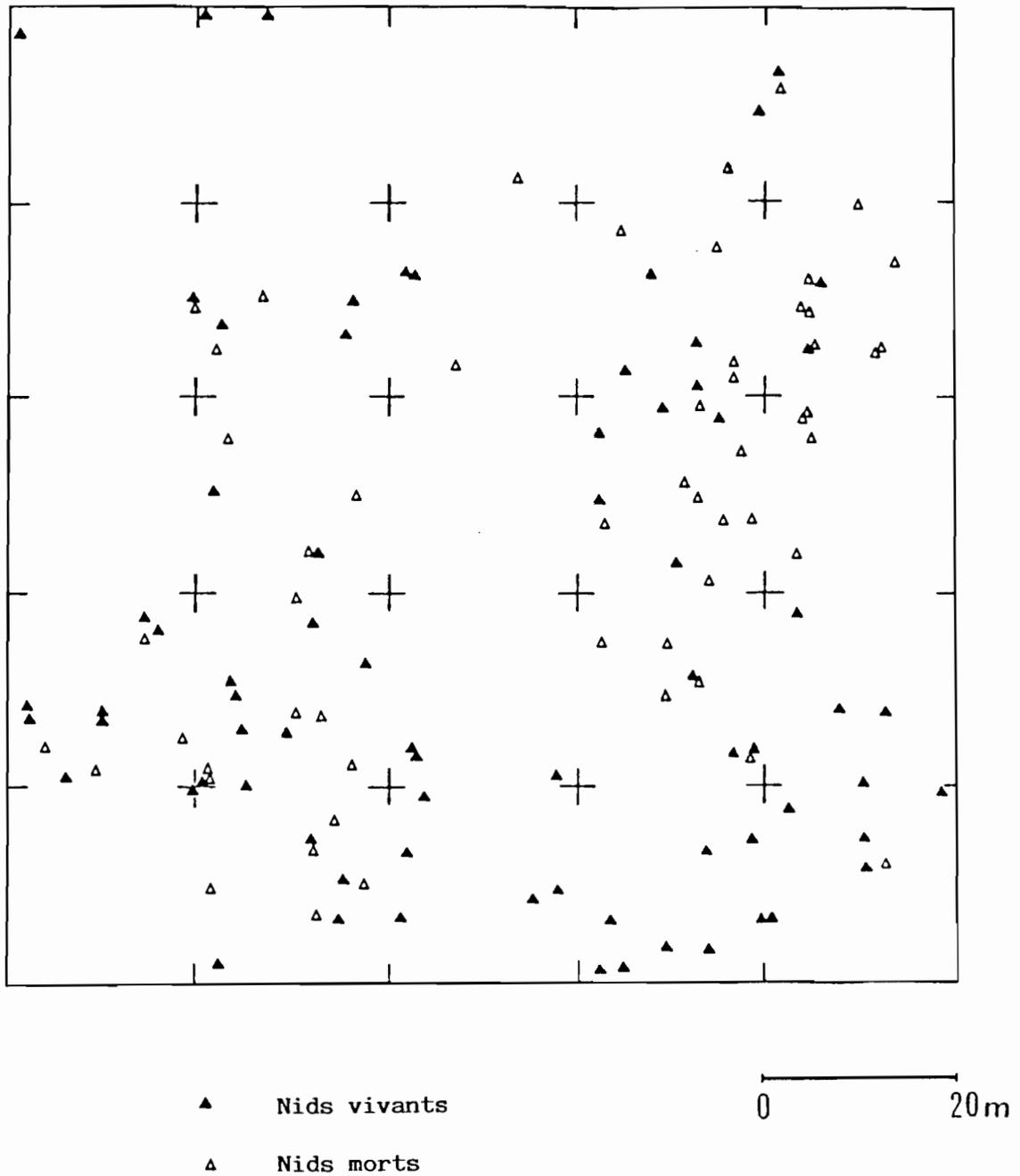


Figure 34
Dispersion des termitières épigées de *Trinervitermes* spp.
dans la parcelle n°4 en 1985

ou 4), c'est-à-dire des nids dont la cohésion du matériau devient plus faible. Les aires recouvertes par ces nids de *Macrotermes* peuvent être très importantes (cf. chapitre IV). Cependant, les recouvrements des aires d'installation préférentielle de *Macrotermes* et celles de *Cubitermes* et *Trinervitermes* ne semblent se recouper à première vue que rarement.

La distribution des termitières vivantes et des termitières mortes appartenant aux trois groupes (*Cubitermes*, *Trinervitermes* et *Macrotermes*), a été étudiée à l'intérieur de 4 parcelles de 1 hectare en 1985, 1988 et 1989. Chaque termitière est repérée sur un plan à l'aide de ses coordonnées orthogonales.

Les sorties graphiques du programme (mis en oeuvre grâce à l'aide de Jacques GIGNOUX) permettent de quantifier certaines caractéristiques des répartitions spatiales des termitières des différents groupes: distance moyenne entre agrégats et taille des agrégats. Les distributions des nids, sur les 4 parcelles et selon les genres de termites, sont données sur les **figures 35 à 38**.

5.1.1. Méthode des quadrats contigus

D'après GREIG-SMITH (1952), on découpe l'aire échantillonnée selon une grille de comptage des termitières. En partant d'une grille de quadrats ($2^n \times 2^n$), on regroupe les quadrats contigus deux à deux (soit en lignes, soit en colonnes). Pour chaque niveau d'analyse on caractérise la distribution spatiale des nids et les corrélations entre les distributions des espèces.

Deux dimensions de quadrats ont été étudiées: 25 x 25 m, soit 625 m², 16 parcelles par ha, ou 12,5 x 12,5 m, 156,25 m², 32 parcelles par ha. Dans toutes les situations: toutes espèces confondues, par espèce ou selon les nids vivants et les nids abandonnés, dans le cas d'une analyse séparée parcelle par parcelle, toutes les distributions sont agrégatives.

En ce qui concerne les corrélations entre espèces, plusieurs tests sont utilisés, dont les coefficients de corrélation de SPEARMAN et celui de KENDALL. Les résultats, parcelle par parcelle, selon les années et les deux dimensions des quadrats unitaires sont donnés dans les **tableaux XXVII et XXVIII**.

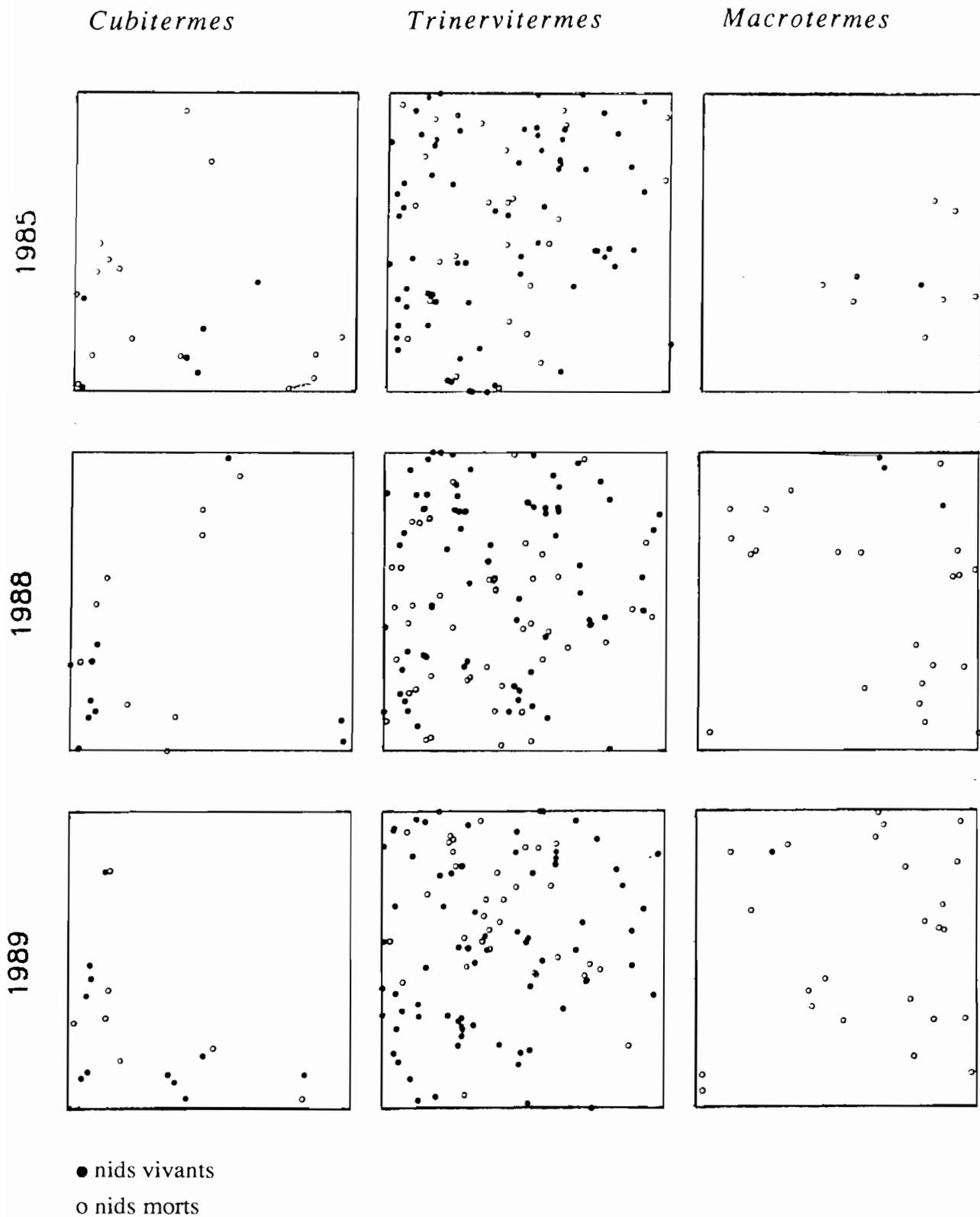


Figure 35

Distribution des termitières épigées appartenant aux trois groupes (*Cubitermes*, *Trinervitermes* et *Macrotermes*) à l'intérieur de la parcelle n°1 en 1985, 1988 et 1989

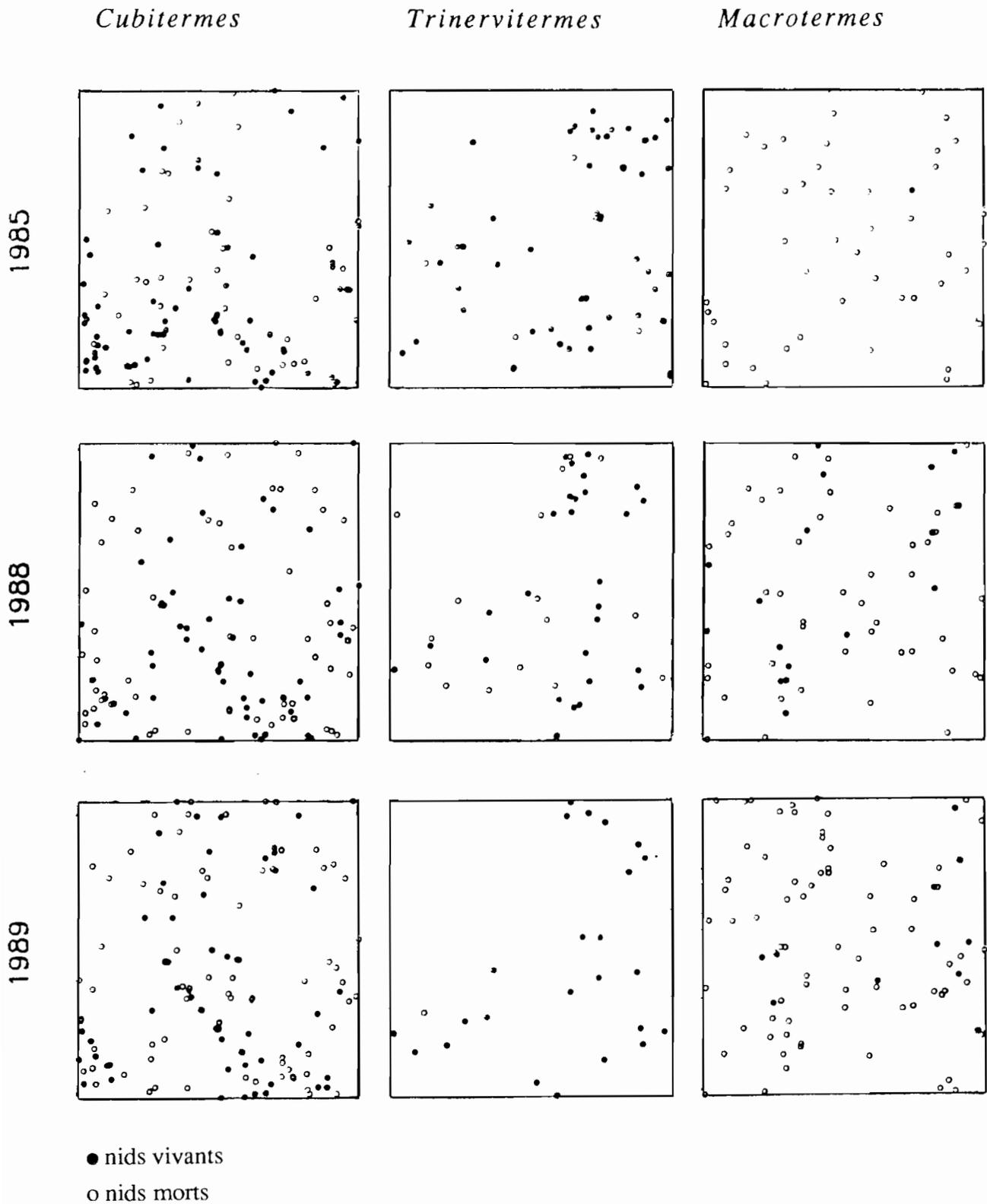


Figure 36

Distribution des termitières épigées appartenant aux trois groupes (*Cubitermes*, *Trinervitermes* et *Macrotermes*) à l'intérieur de la parcelle n°2 en 1985, 1988 et 1989

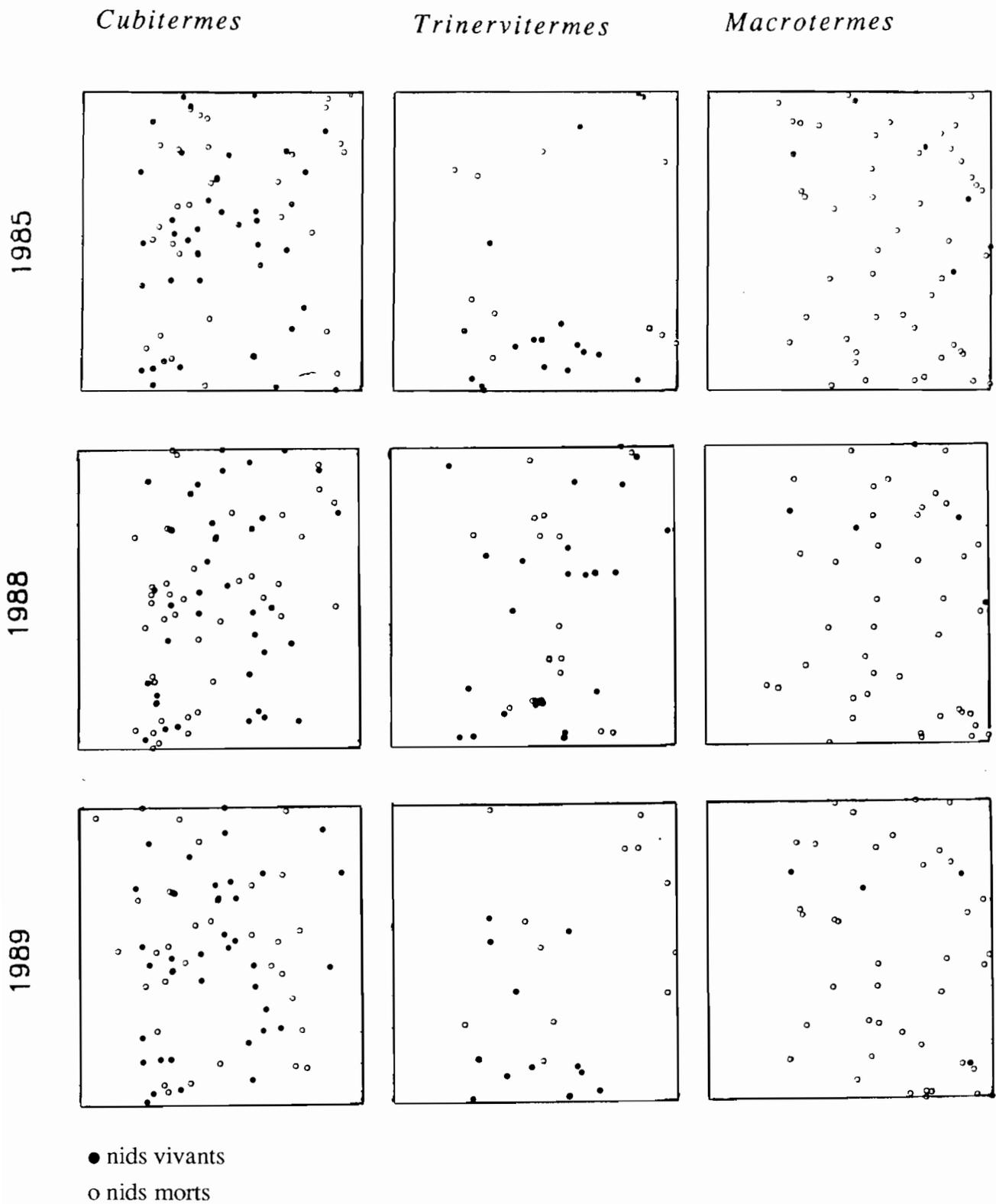


Figure 37

Distribution des termitières épigées appartenant aux trois groupes (*Cubitermes*, *Trinervitermes* et *Macrotermes*) à l'intérieur de la parcelle n°3 en 1985, 1988 et 1989

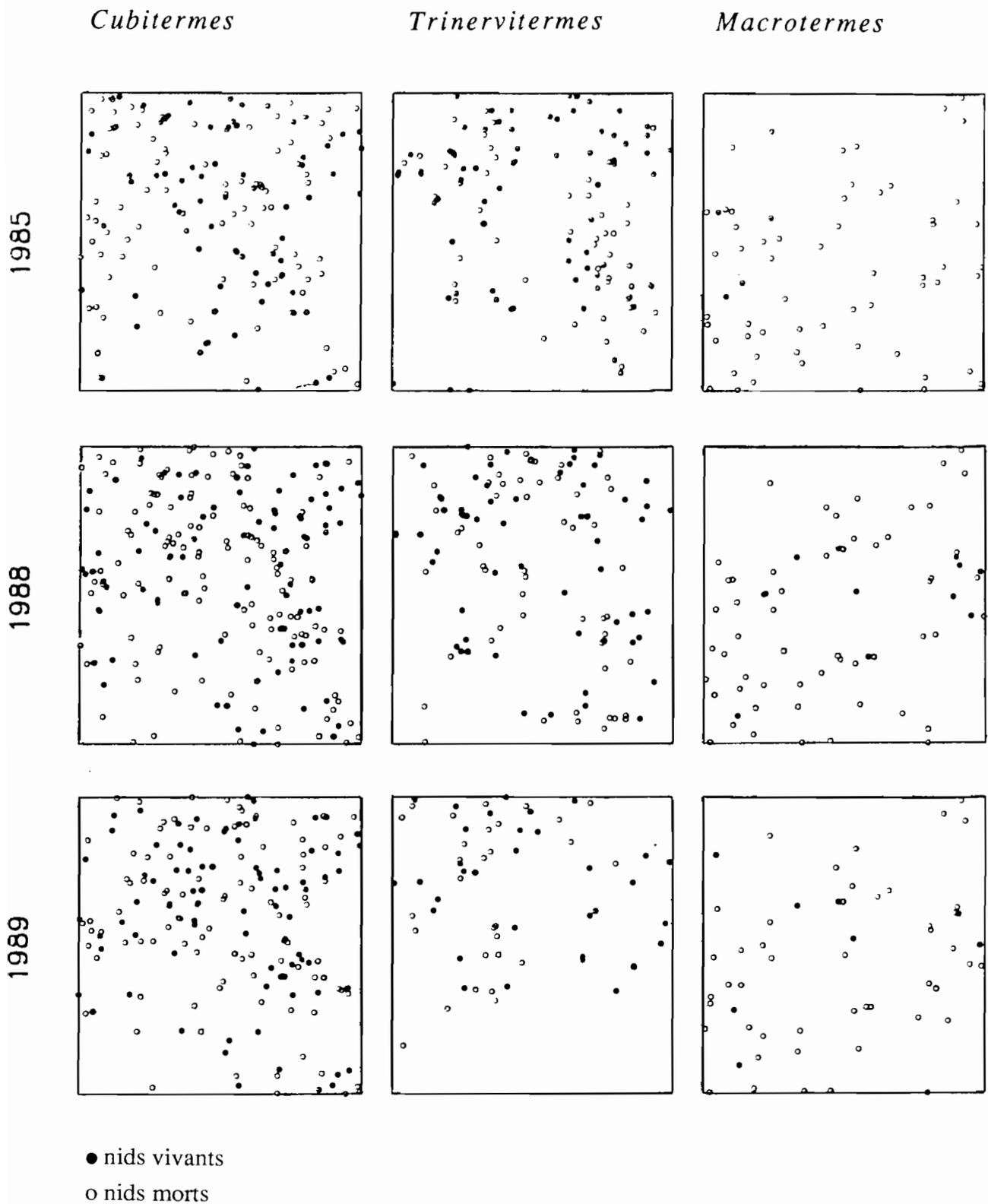


Figure 38

Distribution des termitières épigées appartenant aux trois groupes (*Cubitermes*, *Trinervitermes* et *Macrotermes*) à l'intérieur de la parcelle n°4 en 1985, 1988 et 1989

Tableau XXVII

Corrélation entre les distributions des termitières épigées, selon les ha échantillonnés et selon les années. Méthode des carrés contigus de GREIG-SMITH (1952) pour des quadrats de 625 m² (n= 16). Coefficient de corrélation de SPEARMAN

ANNEE <i>CUBITERMES</i>	PARCELLES (625 m ² , N=16)	TERMITIERES EPIGEES	
		<i>Trinervitermes</i>	<i>Macrotermes</i>
1985	1	0,418	0,189
	2	0,110	-0,395
	3	0,253	-0,185
	4	0,638	-0,261
1988	1	0,184	0,156
	2	0,371	-0,191
	3	0,306	0,000
	4	0,589	0,237
1989	1	0,326	-0,170
	2	0,502	-0,193
	3	0,605	-0,415
	4	0,541	-

5 p.c.: coefficient de corrélation > 0,468

1 p.c.: " " > 0,590

Tableau XXVIII

Corrélation entre les distributions des termitières épigées, selon les ha échantillonnés et selon les années. Méthode des carrés contigus de GREIG-SMITH (1952) pour des quadrats de 156,25 m² (n= 32). Coefficient de corrélation de SPEARMAN

ANNEE <i>CUBITERMES</i>	PARCELLES (156,25 m ² , N=64)	TERMITIERES EPIGEES	
		<i>Trinervitermes</i>	<i>Macrotermes</i>
1985	1	-0,017	-0,052
	2	-0,003	-0,131
	3	-0,052	-0,005
	4	0,405	-0,125
1988	1	0,199	-0,052
	2	0,118	-0,034
	3	0,182	-0,004
	4	0,028	-0,113
1989	1	0,031	-0,048
	2	0,017	-0,125
	3	0,112	-0,105
	4	0,269	-

5 p.c. coefficient de corrélation > 0,250

1 p.c. " " > 0,325

Il ressort de cette analyse que les corrélations entre les distributions des espèces peuvent changer selon les parcelles et selon les années. En fonction des niveaux de probabilités, nous constatons que la distribution des termitières de *Cubitermes* et de *Trinervitermes* montrent dans l'ensemble des corrélations positives, mais plus élevées dans le cas de quadrats unitaires de 625 m²: ces corrélations sont significatives au niveau 5 p.c. dans la parcelle 4 en 1985 et 1988 et dans les parcelles 2, 3 et 4 en 1989. Avec des quadrats plus petits (156,25 m²), ces corrélations sont moins évidentes (excepté dans la parcelle 4 en 1985 et 1989).

Quant aux corrélations entre les distributions des termitières de *Cubitermes* et de *Macrotermes*, les résultats confirment ce qui avait été observé précédemment, c'est-à-dire une corrélation négative entre les deux groupes. Toutefois, le faible nombre de termitières de *Macrotermes* en activité dans les parcelles empêche d'avoir des résultats significatifs. On notera que les corrélations sont négatives dans la plupart des cas: proches du niveau de signification à 5 p.c. dans le cas des quadrats de 625 m² pour la parcelle 3 en 1988.

Ceci confirme la nécessité de définir la maille d'échantillonnage pour mettre en évidence les relations entre espèces, et que ces relations peuvent varier entre les biotopes et, pour un même milieu, entre années consécutives, selon les dynamiques propres de chaque groupe de termites.

5.1.2. Méthode des distances au plus proche voisin

L'analyse des types de distribution des nids est effectuée selon la méthode des distances au plus proche voisin (DIGGLE 1973, cité par UPTON et FINGLETON, 1983). Selon cette méthode, on se base sur une cartographie précise des individus (assimilés à des points) pour calculer, pour chaque point, la distance w à son plus proche voisin. On obtient ainsi une distribution empirique des distances au plus proche voisin ($G(w)$), qui est comparée à une distribution théorique correspondant à une répartition spatiale aléatoire des individus (résultat de 99 simulations de répartitions aléatoires): $g(w)$. La méthode de Monte Carlo permet de conclure, si $G(w) > g(w)$ à une répartition agrégative des individus, alors que si $G(w) < g(w)$, on a affaire à une distribution régulière.

DIGGLE (1979) a proposé un second test, basé sur les distances entre des points fixes et les individus à étudier. Ce test, construit sur le modèle du précédent, détecterait mieux les répartitions spatiales agrégatives, alors que le premier serait mieux adapté aux distributions spatiales régulières.

L'étude des sorties graphiques du programme permet de quantifier certaines caractéristiques des distributions spatiales. Nous avons testé toutes les combinaisons possibles de nos données: toutes les parcelles et termitières vivantes et abandonnées, termitières vivantes ou abandonnées seulement, ou seulement par groupe de termitières. Les **figures 39, 40 et 41** donnent des exemples de l'utilisation de la méthode de DIGGLE pour l'année 1985. On peut calculer une distance moyenne entre agrégats. Le **tableau XXIX** résume les résultats obtenus: toutes les distributions obéissent à une répartition agrégative.

5.2. DYNAMIQUE DES NIDS EPIGES DE *TRINERVITERMES* ET DE *CUBITERMES*

Une superficie de 8,6 hectares (composée de 4 carrés de 1 ha et 6 transects de 20 m de largeur sur 400 à 600 m de long) et qui est un sous-ensemble des 11,66 hectares échantillonnés a été suivie pendant 4 ans, de 1985 à 1989. La variation des densités pour les nids épigés de *Cubitermes* et de *Trinervitermes* est donnée dans le **tableau XXX**.

Pour *Cubitermes*, le pourcentage de nids vivants passe de 60,98 p.c. en 1985 à 44,17 p.c. et 45,38 p.c. respectivement en 1988 et 1989 avec toutefois des effectifs totaux plus importants en 1988 qu'aux autres périodes d'échantillonnage. Le nombre de nids vivants diminue entre 1985 et 1988 puis de 1988 à 1989 (536: 474: 427) tandis que les effectifs des nids morts augmentent de façon très importante au cours de la première période puis baissent dans la deuxième.

Les nids de *Trinervitermes* présentent leur densité maximale la même année que pour *Cubitermes*. Les proportions relatives passent respectivement de 67,80 p.c. en 1985 à 51,50 p.c. et 62,62 p.c. respectivement en 1988 et 1989. Les densités des nids vivants sont quasi-stables entre 1985 et 1988 et baissent entre 1988 et 1989. Celles des nids morts augmentent puis retombent au même niveau.

Le test du KHI-2 réalisé sur la répartition des stades de *Cubitermes* et *Trinervitermes* selon les années est hautement significatif ($P < 0,001$).

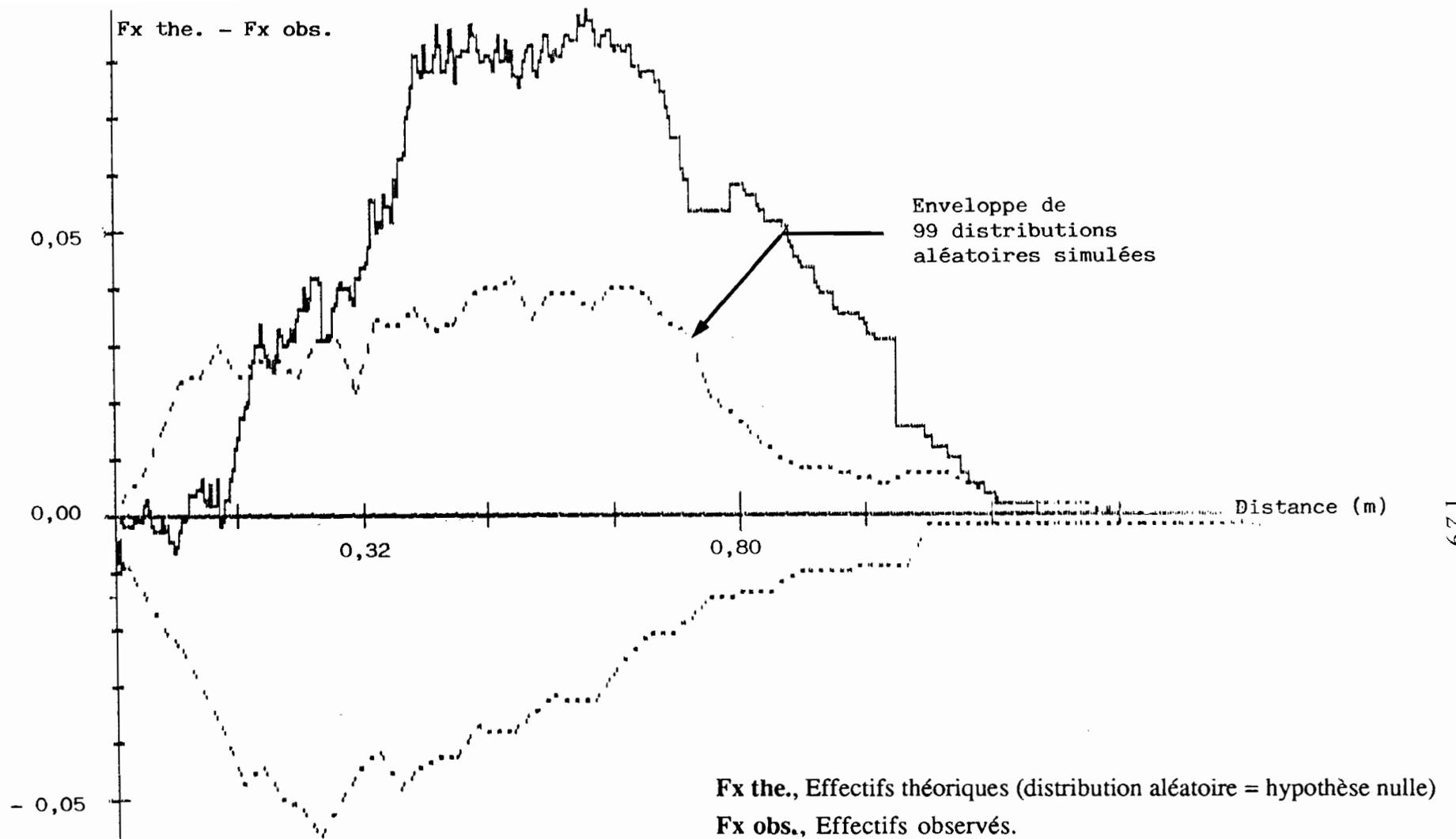


Figure 39

Exemple de sortie graphique permettant de quantifier les caractéristiques des distributions spatiales (Méthode de DIGGLE appliquée pour l'année 1985 à l'ensemble des parcelles 1, 2, 3 et 4; termitières de *cubitermes*, *Trinervitermes* et *Macrotermes* confondues, n=866)

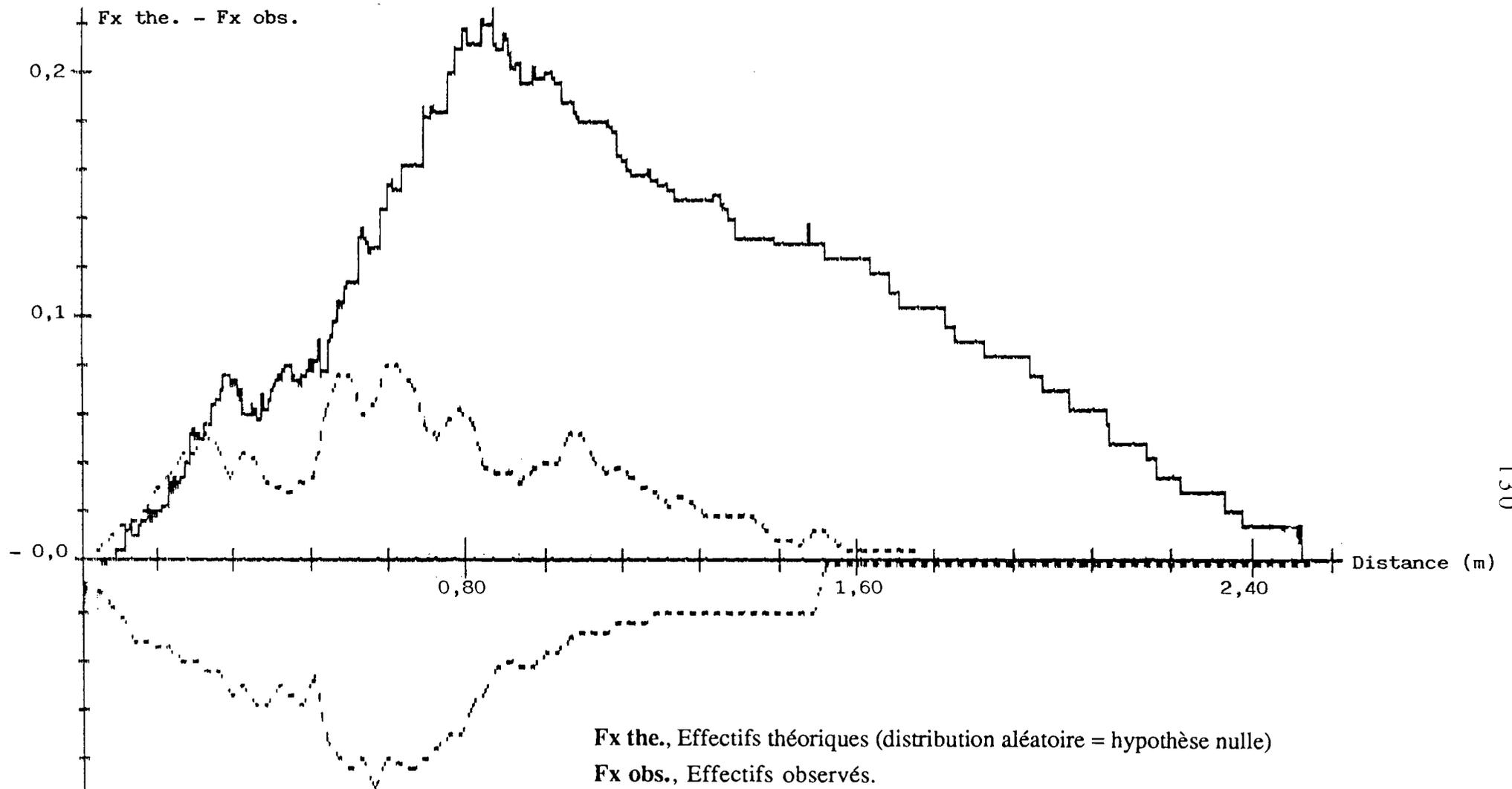


Figure 40

Exemple de sortie graphique permettant de quantifier les caractéristiques des distributions spatiales (Méthode de DIGGLE appliquée pour l'année 1985 à l'ensemble des parcelles 1, 2, 3 et 4; termitières de *cubitermes* seulement, n=375)

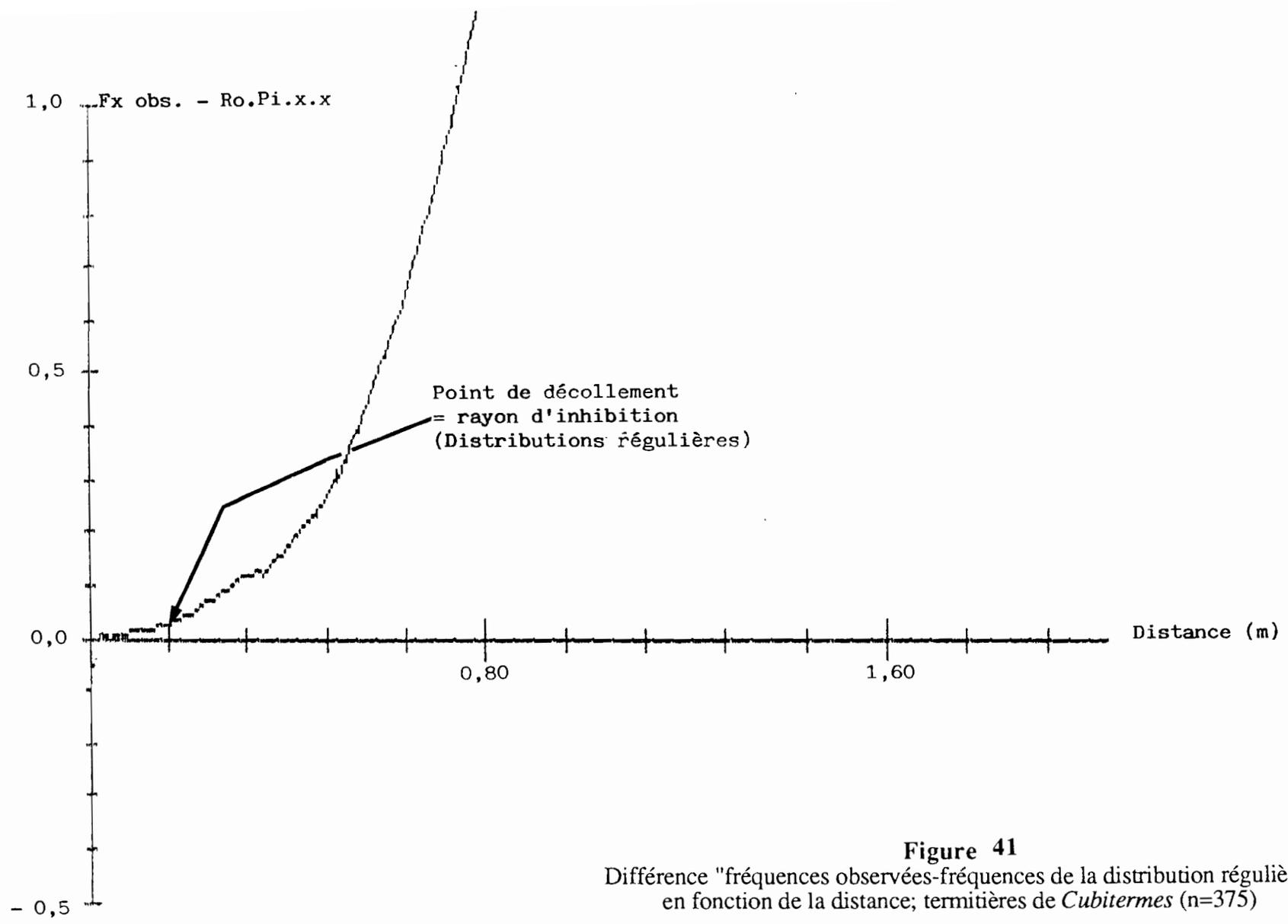


Figure 41
 Différence "fréquences observées-fréquences de la distribution régulière"
 en fonction de la distance; termitières de *Cubitermes* (n=375)

Tableau XXIX

Analyses préliminaires des distributions des termitières,
selon la méthode de DIGGLE

Année 1985

**Toutes espèces confondues,
termitières vivantes et abandonnées confondues**

PARCELLE	n	dw	dx
Toutes parcelles	866	ag.	ag
1	131	ns	ag
2	227	ag	ag
3	157	ag	ag
4	351	ag	ns

Par groupe de termitières, toutes parcelles

TERMITE	n	dw	dx
<i>Cubitermes</i>	375	ag	ag
<i>Trinervitermes</i>	316	ag	ag
<i>Macrotermes</i>	175	ns	ag

Termitières abandonnées seulement

TERMITE	n	dw	dx
Toutes espèces	435	ag	ag
<i>Cubitermes</i>	174	ag	ag
<i>Trinervitermes</i>	101	ag	ag
<i>Macrotermes</i>	160	ns	ag

(A suivre)

Suite du tableau XXIX**Année 1985****Termitières vivantes seulement**

TERMITE	n	dw	dx
Toutes espèces	431	ag	ag
<i>Cubitermes</i>	201	ag	ag
<i>Trinervitermes</i>	215	ag	ag
<i>Macrotermes</i>	15	échantillon trop faible	

Année 1988**Termitières vivantes seulement**

TERMITE	n	dw	dx
Toutes parcelles	413	ag	ag
<i>Cubitermes</i>	196	ag	ag
<i>Trinervitermes</i>	181	ag	ag
<i>Macrotermes</i>	36	ns	ag

Année 1989**Termitières vivantes seulement**

TERMITE	n	dw	dx
Toutes parcelles	339	ag	ag
<i>Cubitermes</i>	181	ag	ag
<i>Trinervitermes</i>	142	ns	ag
<i>Macrotermes</i>	16	échantillon trop faible	

Tableau XXX

Densités (effectifs/ha) des nids épigés vivants (V) et morts (M) de *Cubitermes* et *Trinervitermes* au cours de la période d'étude (N, effectif des nids vivants; T, effectif total du genre)

Période	<i>Cubitermes</i>					<i>Trinervitermes</i>				
	N	V	M	T	V/T (p.c.)	N	V	M	T	V/T (p.c.)
1985	536	62,3	39,9	879	60,98	320	37,2	17,6	472	67,80
1988	474	55,1	69,6	1073	44,17	307	35,7	33,6	596	51,51
1989	427	49,6	59,7	941	45,38	253	29,4	17,5	404	62,62

Les résultats obtenus dans les mêmes surfaces sont analysés en fonction des milieux (**tableaux XXXI et XXXII**).

La densité des nids vivants de *Cubitermes* (**tableau XXXI**) se trouve fortement réduite en savane herbeuse et légèrement en savane herbeuse haute lors du dénombrement de 1988. D'une année sur l'autre, la baisse de densité en savane herbeuse haute atteint 40 à 50 p.c. Néanmoins, ces savanes herbeuses demeurent au long du suivi, les milieux à plus fortes densités de nids épigés.

Chez *Trinervitermes* (**tableau XXXII**), les densités apparaissent plus faibles en 1988 en savane boisée hygrophile et savane arborée haute tant pour les nids vivants que pour les nids morts. L'évolution en savane herbeuse haute se fait dans le même sens que pour *Cubitermes* (densité maximale en 1988). La forêt galerie comporte une population de nids de *Trinervitermes* assez élevée en 1989.

Lors de tous les dénombrements, les sols hydromorphes sableux demeurent les plus riches en termitières épigés de *Cubitermes* (**tableau XXXIII**). D'une manière générale, les rapports nids vivants/morts sont supérieurs à 1 en 1985 et inférieurs en 1988 et 1989 quelque soit le milieu échantillonné. Il apparaît d'après nos données, qu'une tentative d'installation de termitières de *Cubitermes* en milieu hydromorphe argileux se fasse certaines années.

Les plus fortes densités de *Trinervitermes* se rencontrent toujours sur les sols jaunes ferrugineux (**tableau XXXIV**). Les plus faibles étant sur les sols ferrallitiques de plateau et de flanc de cuirasse. Le rapport nids vivants/morts d'un même faciès varie et peut s'inverser d'une année à l'autre. C'est le cas des sols ferrallitiques de plateau et sols hydromorphes argileux entre 1985 et 1988: de 72 à 30 p.c. et de 66 à 40 p.c. respectivement.

Le **tableau XXXV** donne l'évolution globale des peuplements des termitières de *Cubitermes* et de *Trinervitermes* (surface de base et volume épigé par unité-termitière) de 1985 à 1989, sur les 4 parcelles de 1 hectare. Il montre que les fluctuations d'effectifs d'une année sur l'autre sont plus importantes pour les nids de *Trinervitermes*. Cette moins grande stabilité est à mettre en rapport avec le caractère polycalique du nid dans le genre: grande fragilité des "nids" ou dômes accessoires dérivés des nids principaux et qui ne sont souvent habités que temporairement. Les surfaces de base occupées par les nids de ce genre varient également de manière significative.

Tableau XXXI

Evolution des densités des nids épigés de *Cubitermes* au cours
de la période de mesure par milieu (végétation)
(effectifs/ha, V=nids vivants, M=nids morts)

VEGETATION	1985*		1988		1989	
	V	M	V	M	V	M
Forêt galerie	0,0	0,0	6,1	0,0	0,0	0,0
S. boisée haute	59,2	38,1	52,6	51,3	42,1	73,7
S. boisée basse	38,9	41,3	47,8	51,8	40,3	59,7
S. boisée hygrophile	20,7	20,7	6,9	27,6	13,8	20,7
S. arborée haute	64,0	92,0	60,0	112,0	48,0	72,0
S. arborée basse	56,3	36,5	51,6	64,5	48,7	55,8
S. arbustive dense	92,5	24,2	79,7	79,7	72,6	69,8
S. arbustive claire	74,6	47,1	70,3	82,9	62,0	71,6
S. herbeuse haute	107,3	34,1	73,1	82,9	39,0	53,7
S. herbeuse basse	217,1	97,1	91,4	205,7	46,8	43,5
Champs cultivés	7,7	24,6	10,8	39,1	12,8	22,4

S.= Savane.

(*) N.B.: Echantillonnage portant sur une superficie de 8,6 ha.

Tableau XXXII

Evolution des densités (effectifs/ha) des nids épigés de *Trinervitermes*
au cours de la période de mesure par milieu (végétation)

VEGETATION	1985*		1988		1989	
	V	M	V	M	V	M
Forêt galerie	18,4	24,6	24,6	43,0	43,1	61,5
S. boisée haute	44,7	5,3	17,1	13,1	15,8	0,0
S. boisée basse	12,0	5,3	22,5	19,4	5,2	11,7
S. boisée hygrophile	6,9	48,3	0,0	6,9	13,8	13,8
S. arborée haute	20,0	24,0	16,0	8,0	12,0	4,0
S. arborée basse	43,4	26,8	49,9	36,2	42,0	26,6
S. arbustive dense	47,0	4,3	45,5	22,8	35,6	5,7
S. arbustive claire	48,4	20,6	45,1	56,3	36,2	21,8
S. herbeuse haute	9,7	9,7	29,3	29,3	34,1	14,6
S. herbeuse basse	28,6	17,1	0,0	18,4	11,7	11,7
Champs cultivés	12,3	7,7	9,4	15,9	6,4	3,2

S.= Savane.

(*) N.B.: Echantillonnage portant sur une superficie de 8,6 ha.

Tableau XXXIII

Evolution des densités (effectifs/ha) des nids épigés de *Cubitermes*
au cours de la période de mesure en fonction des types de sol

SOLS	1985*		1988		1989	
	V	M	V	M	V	M
Ferrallitiques	78,0	44,4	46,8	97,2	63,6	51,6
Rouges ferrallitiques	70,9	36,2	59,8	68,5	51,2	65,6
Ocres ferrugineux	56,8	52,0	63,9	77,6	51,3	62,8
Jaunes ferrugineux	10,6	6,2	9,6	18,3	21,2	29,8
Hydromorphes sableux	214,2	121,5	138,9	162,1	110,0	121,5
Hydromorphes argileux	0,0	0,0	18,3	18,3	0,0	0,0

(*) N.B.: Echantillonnage portant sur une superficie de 8,6 ha.

Tableau XXXIV

Evolution des densités (effectifs/ha) des nids épigés de *Trinervitermes*
au cours de la période de mesure en fonction des types de sol

SOLS	1985*		1988		1989	
	V	M	V	M	V	M
Ferrallitiques de plateau	15,6	6,0	10,8	25,2	6,0	4,8
Rouges ferrallitiques	37,5	11,8	32,2	24,4	25,7	8,9
Ocres ferrugineux	40,9	26,7	37,1	40,4	28,6	21,2
Jaunes ferrugineux	47,1	27,0	63,5	57,7	60,6	51,0
Hydromorphes sableux	17,4	5,8	40,5	17,3	57,9	5,8
Hydromorphes argileux	36,7	18,3	36,6	55,0	0,0	36,7

(*) **N.B.**: Echantillonnage portant sur une superficie de 8,6 ha.

Tableau XXXV

Evolution des populations des termitières de *Cubitermes* et de *Trinervitermes* (n)
de 1985 à 1989, sur les 4 parcelles de 1 ha. Surfaces de base (S, 10^{-2} m²)
et volumes épigés (V, 10^{-3} m³) par unité-termitière

TERMITE		ANNÉES		
		1985	1988	1989
<i>Cubitermes</i> vivants	n	201	197	181
	S	2,71	3,18	3,48
	V	5,92	4,64	8,00
<i>Cubitermes</i> abandonnées	n	174	252	225
	S	4,18	2,79	2,76
	V	7,99	5,62	5,55
<i>Trinervitermes</i> vivants	n	215	181	142
	S	6,94	9,76	11,78
	V	7,38	12,82	12,61
<i>Trinervitermes</i> abandonnées	n	101	153	83
	S	8,25	10,00	7,44
	V	8,74	6,12	5,61

Au total, les nids de *Trinervitermes* couvrent des surfaces 2 à 3 fois plus étendues, et présentent des volumes 1 à 2 fois plus importants que ceux de *Cubitermes* pour la superficie étudiée. Les variations des surfaces et des volumes ne se font pas dans le même sens au cours d'une période donnée. De plus, elles ne sont pas proportionnelles aux effectifs; confirmant l'importance du turn-over de ces nids épigés.

5.3. DYNAMIQUE DES NIDS EPIGES DE *Macrotermes*

5.3.1. Evolution des densités

5.3.1.1. Densités totales

La densité des nids épigés de *Macrotermes* observée pendant la période d'étude (**tableau XXXVI**) fait apparaître une proportion de nids vivants relativement élevée au cours de l'année 1988 (15,36 p.c. contre 6,95 et 8,71 p.c. respectivement en 1985 et 1989). Les effectifs totaux de nids épigés ne sont pas significativement différents au cours des différentes périodes.

L'évolution des densités des nids vivants de *Macrotermes bellicosus* montre des fluctuations importantes selon les années sans que ces variations puissent être mises en rapport avec une modification nette des paramètres du milieu (pluviométrie, influence humaine...) d'autant que les nids restent à l'état hypogé durant 1 ou 2 ans (POMEROY, 1976; COLLINS, 1983). Le suivi effectué sur ces 86 000 m² (8,6 ha) entre 1985 et 1989 montre une densité fluctuant de 3,02/ha (1985) à 7,32/ha (1988) et 3,84/ha (1989). Sur les 63 termitières vivantes de *M. bellicosus* répertoriées en 1988, 58 sont formées après l'échantillonnage précédent (1985). Entre 1988 et 1989, 19 nouvelles termitières vivantes sont apparues sur l'effectif total de 33 observées.

La répartition des nids vivants sur les 4 parcelles de 1 ha en 1985, 1988 et 1989 (**figures 35, 36, 37 et 38**) montre une "pullulation" de jeunes nids en 1988 notamment dans les parcelles 2 et 4. Parmi les nouveaux nids vivants apparus entre 1985 et 1988, seulement 16 p.c. seront toujours en activité un an plus tard. On constate donc un turn-over très important des nids de *Macrotermes bellicosus* avec un taux de mortalité annuel de 50 à 55 p.c.. Ces résultats confirment les observations de COLLINS (1983) sur la même espèce au Nigéria et vont dans le sens des observations de POMEROY (1983a) qui note des changements importants de la densité des nids selon les années dans les savanes du Kenya. Toutefois, nous distinguons un turn-over différent pour les jeunes nids et pour les nids adultes (dont la hauteur dépasse 1 m).

Tableau XXXVI
Densités (effectifs/1000 m²) des nids épigés de *Macrotermes*
au cours de la période d'étude

Périodes	Vivants		Morts		Total	Vivants/Total (p.c.)
	N	Densité	N	Densité		
1985	26	3,02	374	43,4	400	6,95
1988	63 (58*)	7,32	347	40,3	410	15,36
1989	33 (19*)	3,84	379	44,0	412	8,71

(*) Nouvelles colonies apparues entre deux périodes consécutives d'échantillonnage.

Ces derniers apparaissent beaucoup plus stables: dans les mesures rapportées ci-dessus, la densité des nids "adultes" a été (pour 8,6 ha) de 4 en 1985, 1988 et 1989.

De plus, l'étude des densités des nids morts montre clairement que les fluctuations les plus significatives sont observées au niveau des stades 1 et 2 (**tableau XXXVII**). Celles des stades 3 et 4 sont moins importantes au cours de la période. Le stade 4 présente un schéma de fluctuation inversé par rapport à ceux des stades 1 et 2. Sur ces 4 parcelles de 1 ha, l'évolution de l'abondance et de la distribution des colonies épigées de *M. bellicosus* (**figure 42**) met nettement en évidence ces grandes fluctuations.

Tableau XXXVII
Densités (effectifs/ha) des nids morts de *Macrotermes*
en fonction des stades

Stades	1985	1988	1989
1	4,1	1,8	4,9
2	7,9	4,4	8,4
3	12,8	12,4	11,9
4	18,7	21,6	19,0
Total =	43,5	40,2	44,2

N.B.: Echantillonnage portant sur 8,6 ha.

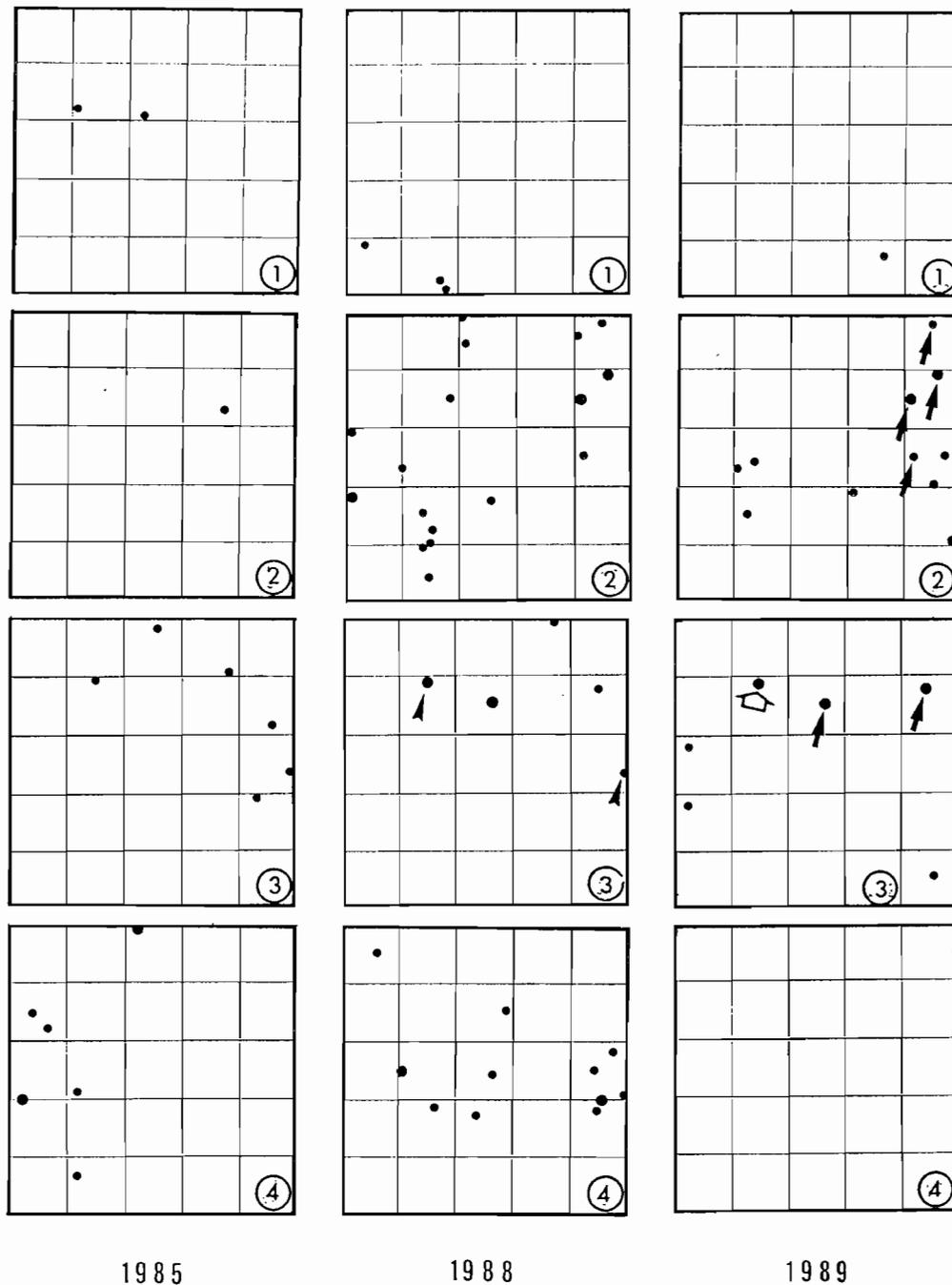


Figure 42
Distribution des colonies épigées de *Macrotermes bellicosus*
sur 4 parcelles de 1 hectare

En 1985, 15 colonies ont été dénombrées au total. En 1988, sur 36 colonies observées, 2 étaient déjà présentes en 1985 (\blacktriangleright). En 1989, on dénombre 18 colonies dont 6 étaient déjà présentes en 1988 (\blacktriangleright) et 1 en 1985 et 1988 (\triangleleft).

Les densités totales des nids de *Macrotermes* (tous stades confondus) semblent révéler que cette population est en équilibre (environ 40 nids/ha).

Le test du KHI-2 effectué sur les densités des stades de *Macrotermes* selon les années est hautement significatif ($P < 0,001$).

Après avoir étudié les distributions des nids en général, nous avons calculé les fluctuations de densités selon les principaux facteurs du milieu (végétation et sols).

5.3.1.2. Densités en fonction de la végétation

Les densités maximales se rencontrent dans les milieux boisés (savanes boisées hygrophiles mais aussi savanes boisées, arborée haute et arbustive dense; **tableau XXXVIII**). Malgré les fluctuations des proportions relatives des nids vivants et morts, les premiers sont toujours présents à des densités inférieures à celles des nids morts.

5.3.1.3. Densités en fonction des sols

Les résultats sont donnés dans le **tableau XXXIX** qui ne met pas en évidence de grandes variations en fonction des années.

5.3.2. Croissance des nids vivants de *Macrotermes bellicosus*

La croissance d'un nid correspond à la fois à un accroissement de hauteur de la partie épigée et à un accroissement de la surface basale calculée à partir des mesures de circonférence. Elle est beaucoup plus rapide entre 0 et 1 an et se ralentit ensuite avant de tendre vers un plateau. Cette croissance est particulièrement spectaculaire pour les jeunes nids dont la croissance en hauteur peut atteindre plus de 3 m en 2 ans (**figure 43**).

Tableau XXXVIII
 Evolution par milieu (Végétation) de la densité (N/ha)
 des nids épigés de *Macrotermes* au cours de la période d'étude

VEGETATION	1985		1988		1989	
	V	M	V	M	V	M
Forêt galerie	0,0	6,1	0,0	12,3	6,2	12,3
S. boisée haute	1,3	43,4	18,4	51,3	10,5	82,9
S. boisée basse	4,0	61,3	9,2	61,0	2,6	57,1
S. boisée hygrophile	13,8	48,3	34,4	48,3	0,0	82,8
S. arborée haute	0,0	60,0	16,0	56,0	12,0	48,0
S. arborée basse	3,6	44,2	3,7	38,2	2,9	37,0
S. arbustive dense	0,0	49,8	14,2	44,1	5,7	58,3
S. arbustive claire	3,9	35,1	4,8	37,7	3,5	38,4
S. herbeuse haute	0,0	9,8	0,0	4,9	0,0	4,9
S. herbeuse basse	0,0	57,1	0,0	11,4	0,0	26,8
Champs	3,0	52,3	4,0	35,0	0,0	35,1

S = savane.

Tableau XXXIX

Evolution de la densité (effectifs/ha) des nids épigés de *Macrotermes*
en fonction des types de sols au cours de la période d'étude

SOLS	1985*		1988		1989	
	V	M	V	M	V	M
Ferrallitiques de plateau	3,6	44,4	8,4	44,4	3,6	32,4
Rouges ferrallitiques	2,6	45,9	9,2	43,8	6,3	49,6
Ocres ferrugineux	3,3	49,4	5,9	40,8	1,5	42,7
Jaunes ferrugineux	3,9	23,1	4,8	30,8	1,9	28,9
Hydromorphes sableux	0,0	5,8	0,0	0,0	0,0	11,6
Hydromorphes argileux	0,0	18,3	0,0	18,3	0,0	18,3

(*) N.B.: Echantillonnage portant sur une superficie de 8,6 ha.

Figure 43Croissance d'un nid de *Macrotermes bellicosus*

Photo 43 a: Photographie en Juin 1987 d'un jeune nid (Circonférence basale = 3,82 m; hauteur = 0,80 m).

Echelle = 1 m.

Photo 43 b: Photographie du même nid en saison sèche, à l'instant t+6 mois. On remarquera les grands pans de muraille fraîchement construits qui accroissent son diamètre (Circonférence basale = 5,20 m; hauteur = 1,55 m).

Echelle = 1 m.

Photo 43 c: Photographie à t+12 mois. La hauteur atteint ici 2,85 m et la circonférence basale 6,13 m.

Echelle = 1 m.

Photo 43 d: Photographie à t+24 mois. La hauteur et la circonférence basale sont respectivement 3,80 et 7,70 m.

Echelle = 1 m.

A partir des résultats obtenus sur un total de 74 termitières balisées de *M. bellicosus* qui ont survécu au-delà d'une année et qui se répartissent selon les classes de hauteur indiquées sur le **tableau XL**, il est possible de calculer une courbe théorique donnant la hauteur à t+1 an en fonction de la hauteur au temps t:

$$H_{t+1} = 1,562 H_t^{0,708} \quad (n = 74, r = 0,867, P < 0,001).$$

La hauteur au temps t = 0 à 1 an étant de $H = 0,26 \pm 0,09$ m, il est possible de calculer une croissance théorique par itération: 0,60 m après 2 ans, 1,10 après 3 ans, 4,05 au bout de 10 ans, ...(**figure 44**). Cette courbe traduit bien ce que décrit le **tableau XL**: les jeunes termitières (de petites tailles) croissent plus vite que les grandes. En effet, le taux de variation de hauteur se situe autour de 157 à 124 p.c. pour les termitières de 0 à 0,74 m, de 48 à 30 p.c. pour celles de 0,75 à 1,99 m et de 4 à 1 p.c. pour les termitières de 2 à 3,50 m de hauteur.

L'accroissement moyen de hauteur mesurée pour tous les nids observés est de $0,52 \pm 0,12$ m par an. Leur aire basale augmente de $0,83 \pm 0,17$ m² et leur volume de $0,69 \pm 0,21$ m³ par an, soit respectivement 2,9 m² et 2,4 m³ pour un "hectare moyen" du bassin versant (**tableau XLI**). Ces valeurs sont calculées par défaut car elles ne tiennent pas compte de l'érosion naturelle des nids entre deux mesures. En effet, selon les milieux et les sols, l'érosion des nids vivants est plus ou moins importante.

En moyenne, pendant la phase de maturation du nid de *Macrotermes bellicosus*, la taille de la reine de la colonie croît dans le même sens que la hauteur du nid (**figure 45**). Il en est de même pour la taille de la loge (grand diamètre) du couple royal et de la taille du nid.

5.3.3. Mortalité des nids de *Macrotermes bellicosus*

La distribution des hauteurs d'une population de termitières vivantes échantillonnées au hasard sur l'ensemble du bassin versant est représentée sur la **figure 46**. Cette distribution est voisine de celle de la population de termitières représentée dans le **tableau XLII**. Elle montre que la majorité est constituée de jeunes nids. En effet, 86 p.c. de ceux-ci ont une hauteur inférieure à 1 m. La mortalité d'une telle population est décrite par la **figure 47**.

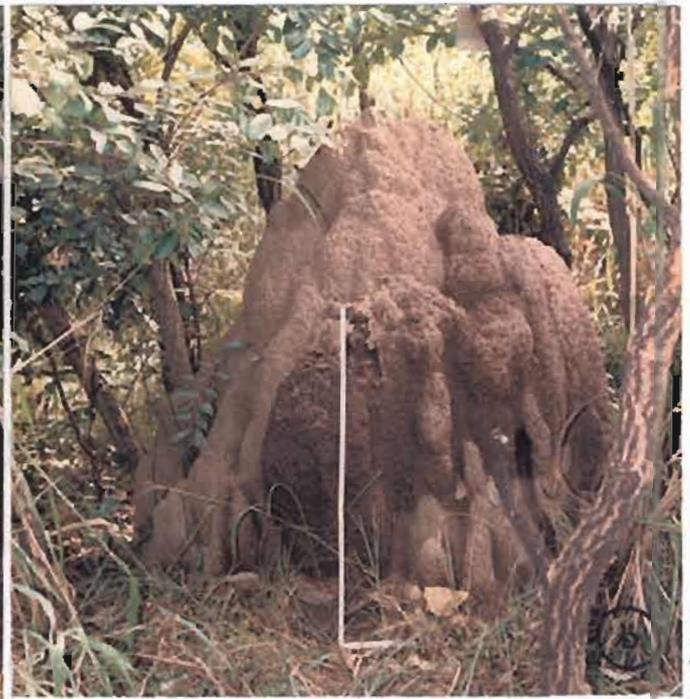


Tableau XL

Répartition des termitières de *M. bellicosus* selon les classes de hauteurs
au temps t et au temps t+1 an (écarts types)

Classes de hauteurs (m)	N	Moyenne (t) (m)	Moyenne (t+1an) (m)	Δ /hauteur p.c.
0,00-0,24	16	0,180 (0,050)	0,462 (0,194)	157 p.c.
0,25-0,49	24	0,381 (0,061)	0,847 (0,431)	122 p.c.
0,50-0,74	12	0,598 (0,065)	1,342 (0,516)	124 p.c.
0,75-0,99	5	0,840 (0,073)	1,242 (0,307)	48 p.c.
1,00-1,49	5	1,188 (0,210)	1,750 (0,125)	47 p.c.
1,50-1,99	5	1,706 (0,167)	2,214 (0,346)	30 p.c.
2,00-2,49	5	2,214 (0,152)	2,300 (0,234)	4 p.c.
2,50-2,99	0	-	-	-
3,00-3,49	2	3,000 (0,000)	3,025 (0,075)	1 p.c.

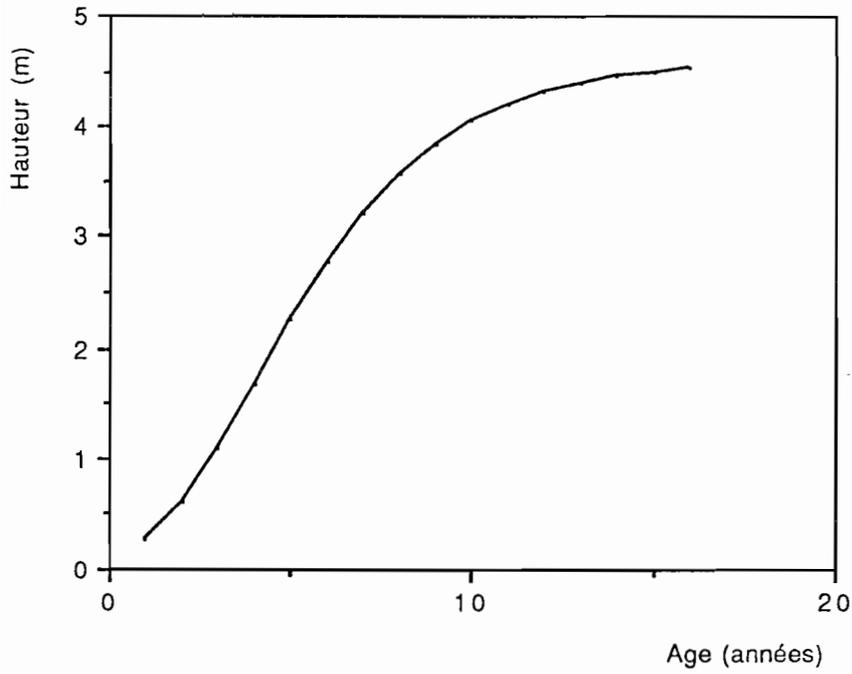


Figure 44

Courbe de croissance théorique du nid de *Macrotermes bellicosus*

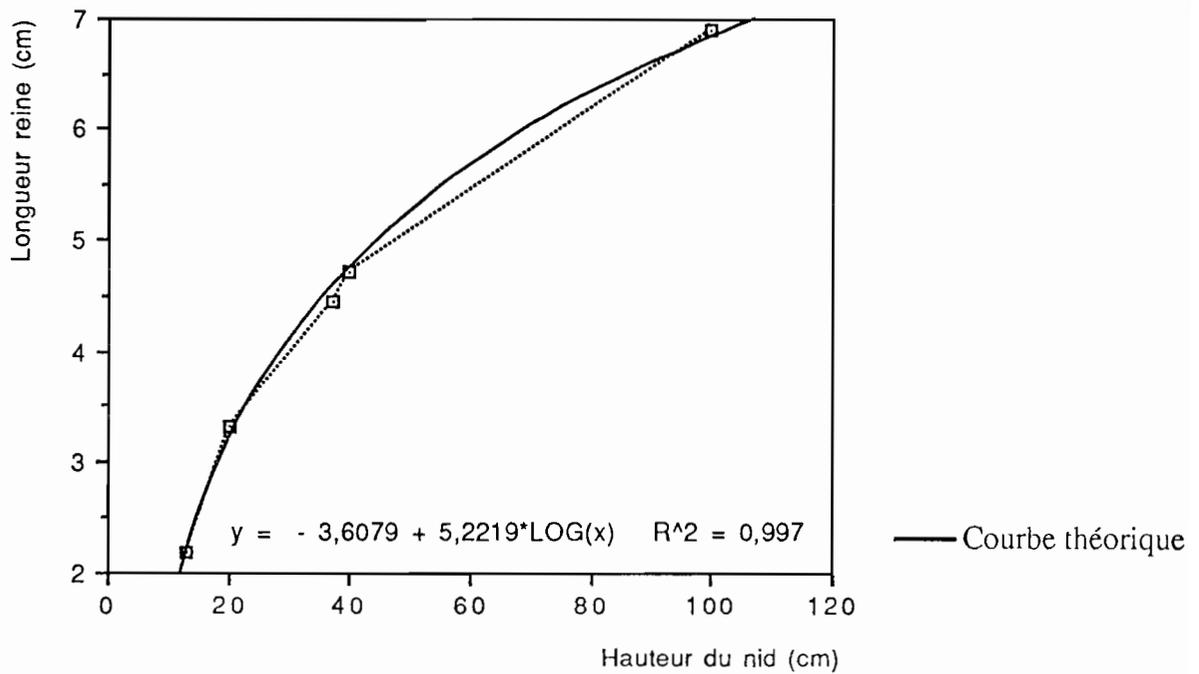


Figure 45

Taille de la reine en fonction de la taille du nid de *Macrotermes bellicosus*

Tableau XLICroissance annuelle des nids de *Macrotermes bellicosus*

	N	Minimum-Maximum		Moyenne	Erreur standard
Hauteur (m)	74	0,00	2,40	0,52	0,12
Aire basale (m ²)	68	0,012	3,313	0,83	0,17
Volume (m ³)	68	0,009	4,316	0,69	0,21

Le taux de mortalité annuel est très élevé: supérieur à 50 p.c.. La population de nids vivants diminue très rapidement. Au bout de 3 ans, il ne reste qu'environ 6 p.c. de nids vivants de la population initiale.

Cette "mort" peut survenir de manière brutale (en quelques jours) ou s'étendre sur plusieurs semaines avec une réduction progressive de la population du nid. Lors d'une extinction brutale de la colonie, ces nids se présentent selon ce qui a été observé par BODOT (1961): En quelques jours il se manifeste de larges perforations dans la muraille. Dans quelques cas, nous avons pu observer des fourmis Dorylines au voisinage ou même dans le nid. D'autres nids par contre meurent sans présenter un quelconque signe annonciateur, l'aspect extérieur reste intact plusieurs semaines. C'est après y avoir pratiqué une brèche qu'on constate que le nid est abandonné.

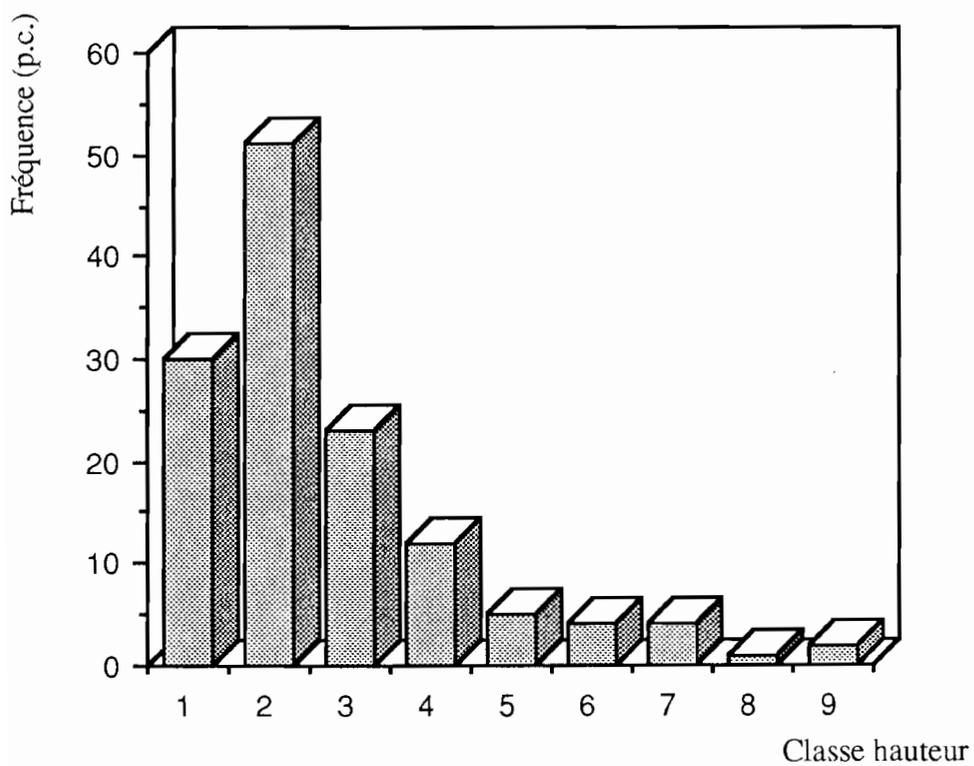


Figure 46

Distribution des hauteurs de la population de nids de *M. bellicosus* (n=132)

Classes	hauteur (m)
1	0,00-0,24
2	0,25-0,49
3	0,50-0,74
4	0,75-0,99
5	1,00-1,49
6	1,50-1,99
7	2,00-2,49
8	2,50-2,99
9	3,00-3,49

Tableau XLII

Table de survie d'une population de termitières de *M. bellicosus*
répartie selon les classes de hauteurs

TEMPS (années)	HAUTEURS (m)					Total
	0,0-0,24	0,25-0,49	0,50-0,99	1,0-1,99	≥ 2	
n	28	45	30	7	6	116
0 p.c.	100	100	100	100	100	100
0,5 p.c.	71	53	60	100	100	65
1,0 p.c.	57	47	47	100	100	55
1,5 p.c.	43	36	47	71	67	44
2,0 p.c.	25	22	27	14	33	24
2,5 p.c.	4	2	10	0	17	5
3,0 p.c.	0	2	10	0	17	4

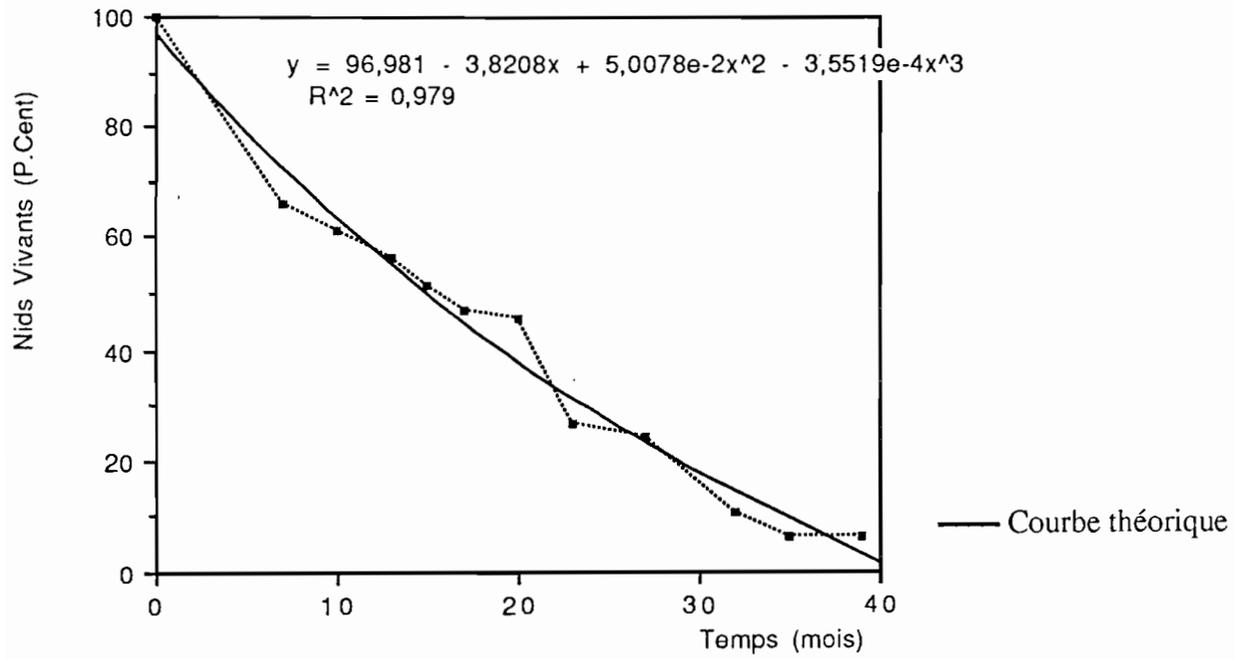


Figure 47

Mortalité des nids de *Macrotermes bellicosus* en fonction du temps

5.3.4. Erosion des nids morts de *Macrotermes*

Trente-huit nids ont été suivis à partir du moment où ils ont été abandonnés par leurs habitants. Les mesures montrent une baisse de leurs hauteurs et de leurs volumes épigés toutefois avec une grande variabilité (**tableau XLIII**). D'une manière générale, la vitesse et le mode d'érosion sont liés à la pluviométrie, à l'importance du couvert arboré ou arbustif, mais surtout au type de sol et à la composition granulométrique des termitières.

Les termitières épigées relativement pauvres en éléments fins ont tendance à s'éroder de façon régulière. C'est ainsi que certains nids s'érodent très rapidement et disparaissent presque totalement au bout d'une période de temps assez courte: 3, voire 2 ans pour certains jeunes nids (jusqu'à 60 cm de hauteur) localisés sur sols sableux. Le lessivage par les pluies est alors souvent spectaculaire et homogène. D'une façon générale, il apparaît que pour des termitières de tailles voisines localisées dans des milieux semblables, la perte de hauteur est d'autant plus élevée que la teneur en éléments grossiers est forte (**figure 48**). Au cours des six premiers mois qui suivent l'abandon du nid, celui-ci reste quasi-stable en hauteur. C'est à partir du semestre suivant que la perte de matière se fait de manière plus marquée. En effet, après que la colonie ait abandonné le nid ou se soit éteinte, l'altération de la cohésion du matériau n'est pas immédiate. Cette altération ne débute donc pas aussitôt que prend fin le processus de construction-réparation de la muraille par la colonie.

La **figure 49** illustre un cas de dégradation assez rapide avec affaissement du nid. Le matériau de construction devient friable quelques mois après abandon du nid par les termites. Les premières pluies qui surviennent attaquent la muraille qui s'effrite et s'effondre. Toutes ces situations font que les mesures des aires basales varient énormément. En effet, il faut distinguer les cas d'érosion progressive et régulière de certains nids qui ne s'accompagnent pas toujours d'une augmentation de l'aire basale (selon la localisation, le matériau érodé peut être entraîné par les eaux de ruissellement assez loin du nid) des cas d'affaissement rapide qui conduisent presque toujours et de façon brutale à une extension de l'aire basale.

Cette érosion correspond à une perte de sol (**tableau XLIII**) de $0,037 \text{ m}^3$ par nid, soit de $1,5$ à $2,2 \text{ m}^3$ à l'échelle d'un hectare moyen.

Tableau XLIII
Erosion annuelle des nids de *Macrotermes bellicosus*
(N=38)

	Minimum - Maximum		Moyenne	Erreur (95 p.c.)
Hauteur (m)	0,00	-0,410	0,098	0,027
Aire basale (m ²)	0,00	-0,548	-0,015	-
Volume (m ³)	-0,007	-0,398	-0,037	0,012

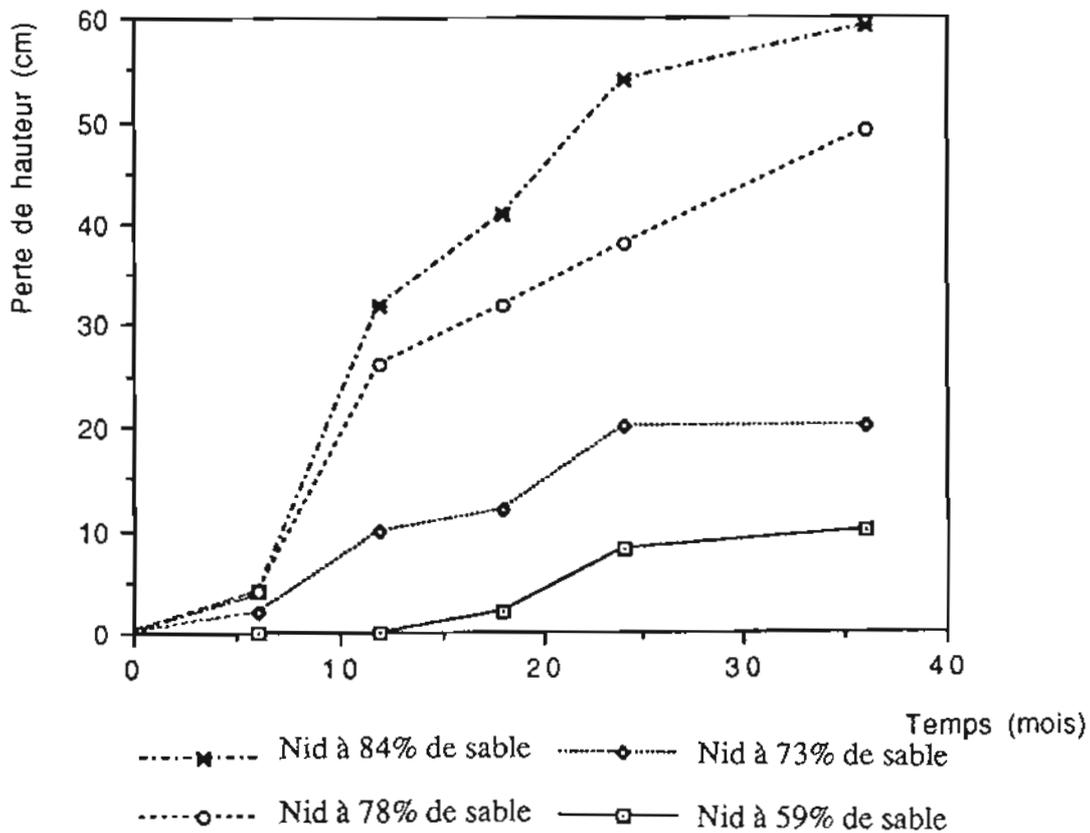


Figure 48
Perte de hauteur de quelques termitières de *Macrotermes bellicosus*
de teneurs différentes en éléments grossiers

Figure 49

Exemple de l'érosion d'un nid mort de *Macrotermes bellicosus*

Photo 49 a: Termitière vivante à l'instant 1 (Décembre 1988). Les mensurations sont: circonférence basale = 7,73 m; hauteur = 2,08 m.

Echelle = 1 m.

Photo 49 b: Photographie à t+3 mois. La colonie s'est éteinte depuis 2 mois. On remarquera les perforations à la base du nid et à mi-hauteur (→). Un début d'éboulement de la muraille est observable.

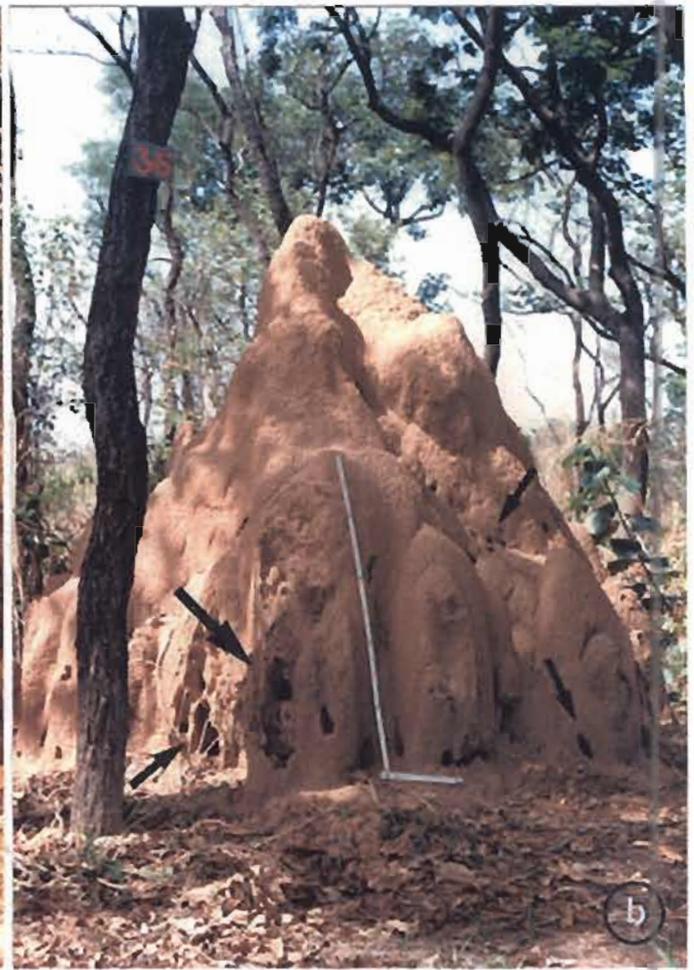
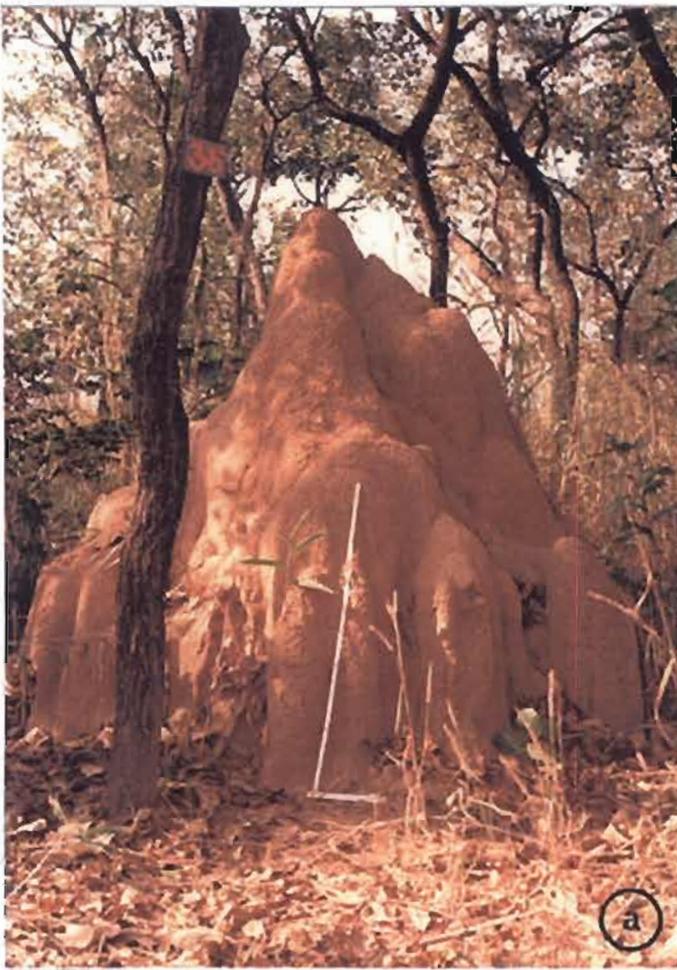
Echelle = 1 m.

Photo 49 c: Photographie à t+6 mois, à mi-parcours de la saison pluvieuse suivant l'abandon du nid. L'éboulement est assez avancée. La circonférence s'est accrue (11 m) par l'effondrement de la muraille.

Echelle = 1 m.

Photo 49 d: Photographie à t+12 mois. Le nid est complètement affaissé (Circonférence de base = 11,65 m; hauteur = 0,95 m.)

Echelle = 1 m.



Toutefois, il est possible d'ajuster la décroissance des hauteurs à une courbe exponentielle:

$$H_{t+1} = 0,17 e^{-1,51 Ht} \quad (n = 38, r = 0,84, P < 0,001).$$

Cette courbe théorique correspond à une perte de 23 p.c. par an et conduit à l'érosion d'une termitière de 3,5 m de hauteur en 15 ans (figure 50). Mais cette estimation dépend fortement de la situation de la termitière: selon le couvert arboré et selon le type de sol.

L'étude des stades d'érosion des nids de *Macrotermes* montre une forte corrélation entre les surfaces et les volumes (tableau XLIV): $r = 0,8543$; $F=1304,7426$; $N = 485$.

Partant de cette corrélation, et en supposant une population de termitières en équilibre, on calcule que si le stade 1 est atteint au bout de 0-2 ans;

le stade 2 est atteint vers	$2 \times 79/40$	= 4 ans
le stade 3 vers	$4 \times 140/79$	= 7 ans
le stade 4 vers	$7 \times 193/140$	= 10 ans.

Notons toutefois qu'il existe en fait une grande variabilité sur ces périodes.

5.4. TERMITES ET EVOLUTION DES JACHERES

5.4.1. Introduction

La fertilité des sols et la croissance des végétaux dépendent de la disponibilité des nutriments et de l'efficacité de leur recyclage par les décomposeurs des tissus végétaux et animaux. La biomasse de la faune des sols tropicaux est dominée par les vers de terre et les termites qui jouent un rôle très important dans ce recyclage, notamment dans celui de l'azote du sol (JOSENS, 1972; LAVELLE, 1978; MENAUT *et al.*, 1985).

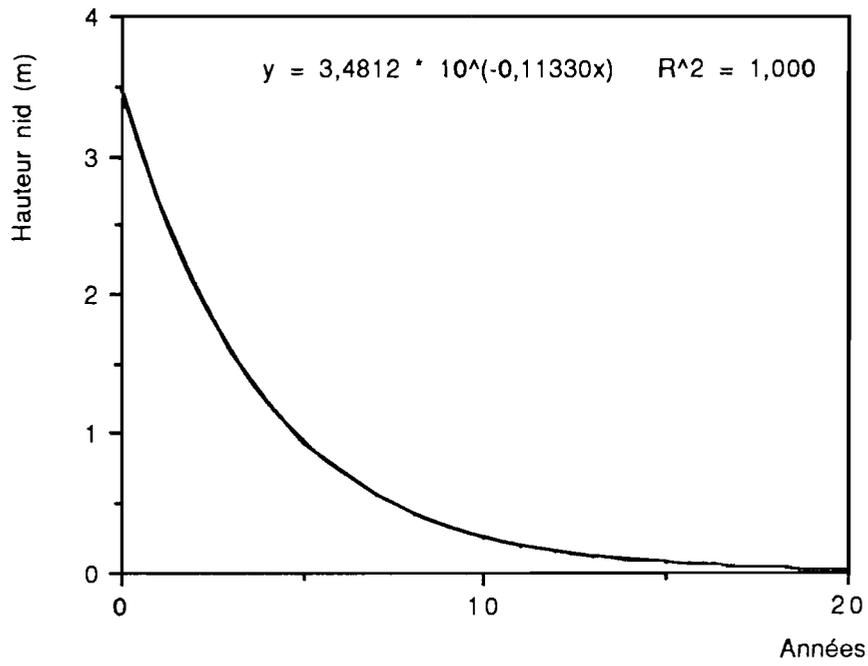


Figure 50
Décroissance théorique de la hauteur du nid de *Macrotermes bellicosus*
en fonction du temps

Tableau XLIV

Surfaces et volumes par termitière de *Macrotermes*
selon les stades de dégradation (m² et m³, écarts types)

Stades	Surfaces	Volumes	Effectifs
Vivant	1,96 (4,90)	0,81 (2,26)	33
Stade 1	2,40 (5,85)	1,45 (2,05)	40
Stade 2	5,83 (10,82)	1,31 (2,67)	79
Stade 3	7,62 (11,32)	1,72 (3,58)	140
Stade 4	16,89 (24,66)	3,83 (8,14)	193

Moyenne des surfaces = 10,288 (18,239).

Moyenne des volumes = 2,412 (5,762).

Des associations de divers types de végétations -souvent particulières- à des termitières ont été mises en évidence en Afrique (WILD, 1952; GLOVER *et al.*, 1964; MALAISSE et ANASTASSIOU-SOCQUET, 1977; MALAISSE, 1978; ARSHAD, 1982; POMEROY, 1983b) et en Australie (LEE et WOOD, 1971 a, b; SPAIN et McIVOR, 1987).

Les matériaux issus des nids de beaucoup de termites des régions tropicales sont plus riches en matière organique et en éléments nutritifs des plantes que les sols témoins voisins.

Les matériaux utilisés par des termites (xylophages et fourrageurs) dans la construction des nids employés comme substrat (LEE ET WOOD, 1971 a, b; MIEDEMA et VAN VUURE, 1977; WATSON, 1977; OKELLO-OLOYA *et al.*, 1985; SPAIN et OKELLO-OLOYA, 1985; OKELLO-OLOYA et SPAIN, 1986) induisent dans des conditions favorables, une meilleure croissance de divers végétaux que le sol témoin. Cela dépend du sol originel, de l'espèce de termite et de son régime alimentaire (HESSE, 1955). Seuls quelques auteurs ont montré un effet contraire ou peu marqué (faible fertilité) des matériaux termitiques (JOACHIM et KANDIAH, 1940; PENDLETON, 1941, 1942; NYE, 1955; KANG, 1978; SINCLAIR, 1979).

Quelques travaux ont montré d'une part comment les paramètres des populations de termites peuvent être liés à la productivité forestière, à la biomasse, à l'état et à la fertilité des sols, et d'autre part, qu'un milieu appauvri en macrofaune endogée du fait de la mise en culture pouvait reconstituer cette communauté (SALICK *et al.*, 1983; LAVELLE et PASHANASI, 1989).

Pour toutes ces raisons, il nous est apparu intéressant de voir quelques aspects de l'interaction termitières/végétation en examinant plus particulièrement l'état des populations de nids épigés en fonction de la reconstitution de la végétation dans les jachères.

5.4.2. Relations termitières-végétation

5.4.2.1. Cas de la termitière de *Cubitermes*

Les observations au cours des échantillonnages nous ont permis de voir qu'en savane arbustive claire, les nids de *Cubitermes* se trouvent localisés en proportions importantes sous des bosquets constitués de repousses, de jeunes plants de *Lophira* ou d'autres végétaux. Ces zones sont des microsites assez particuliers caractérisés par une

couverture végétale qui leur assure un ombrage assez important. Dans ces microsites se déroule également une forte activité de vers de terre (turricules) en saison des pluies. Ainsi, en 1988 et 1989, sur une superficie de 16 000 m² où les localisations des nids de *Cubitermes* (192 en 1989) ont été étudiées de façon plus précise en rapport avec la végétation, il est observé que 36 p.c. de ceux-ci se trouvent sous des plants de *Lophira*. Les autres 64 p.c. se rencontrent dans des zones non couvertes ou sous d'autres espèces végétales. Il a été également observé que dans le premier groupe de termitières, la proportion de vivantes est plus importante que dans les zones plus exposées: respectivement 55 et 45 p.c.. Cela pourrait, semble-t-il, être lié à la plus grande protection contre les intempéries des colonies par la canopée très fournie des *Lophira*. De plus, on peut penser qu'à la fondation de la colonie, les couples choisissent préférentiellement les zones d'ombre des bosquets constitués par ces jeunes plants et repousses de *Lophira*.

5.4.2.2. Cas de la termitière de *Macrotermes*

Le premier échantillonnage effectué en 1985 portant sur 11,66 ha a permis de dénombrer 7 termitières "adultes" vivantes et 26 termitières "juvéniles" (hauteur <1 m) vivantes de *Macrotermes* spp. Le chapitre précédant nous a montré que la répartition des termitières de *Macrotermes* ne se fait pas de façon uniforme dans tous les milieux du bassin versant. Pour mesurer l'impact de ces termitières au niveau du bassin versant, nous avons fait la correction des densités, surfaces et volumes selon les proportions effectives des végétations établies à l'échelle du bassin versant par MITJA (1990).

Concernant les relations directes entre les termitières épigées de *Macrotermes* et la répartition des ligneux, il est à noter que la végétation se rencontre exclusivement sur les nids abandonnés et très érodés. Les nids vivants ou abandonnés et à des stades peu avancés de dégradation ne portent pas de végétation, sauf quelques graminées rencontrées dans certaines parties creuses de la muraille où s'accumulent les eaux de pluies et les matériaux d'érosion. En effet, il faut mettre à part les plantes, jeunes ou à un stade avancé qui se trouvent emprisonnées du fait de l'extension rapide de l'aire basale du nid. Cette absence de végétaux sur la plupart des termitières vivantes peut être due essentiellement à la densité du matériau (compaction par les termites) et à sa faible teneur en eau (fort drainage des eaux de pluies du fait de la grande pente). Les eaux qui s'accumulent dans les parties creuses des termitières humidifient les matériaux qui en même temps deviennent meubles, favorisant l'implantation de végétaux.

Au niveau individuel, il semble difficile de dégager des associations termitières-végétation particulières même sur les nids morts et érodés. En fonction des stades et du niveau de dégradation de la texture de la termitière, des plantes annuelles s'installent et deviennent pérennes.

5.4.3. Dynamique des termitières dans les jachères

5.4.3.1. Evolution des densités, surfaces et volumes

Comme nous l'avons déjà signalé au chapitre IV, les densités des différents types de termitières sont influencées par les cultures. Il s'agit ici, entre autres causes, d'une destruction mécanique ou chimique de ces nids par les paysans. Une telle baisse (souvent drastique) des communautés de macroinvertébrés (Vers de terre, Termites et Fourmis) après l'abattage de la végétation naturelle et la mise en culture a été observée même dans les cultures à faibles intrants ou traditionnelles. Après six mois de culture, les populations des vers endogéiques et de termites humivores qui y vivent voient leurs effectifs augmenter (LAVELLE et PASHANASI, 1989). Après l'abattage de la forêt, on assiste à une disparition provisoire d'environ 2/3 des espèces de fourmis terricoles (DIOMANDE, 1981). Dans les jeunes jachères, des populations de fourmis savanicoles s'installent. Quand la végétation grandit, les savanicoles disparaissent, remplacées par des allogènes forestiers. Il apparaît donc intéressant de suivre comment évolue la réinstallation des termitières de *Cubitermes*, *Trinervitermes* et de *Macrotermes* en fonction de l'état de reconstitution de la jachère (tableau XLV).

Les nids vivants de *Cubitermes* spp. présentent une densité très faible (6,7 nids/ha) dans les champs et sont pratiquement absents dans les jachères de 0 à 5 ans (où existe cependant un taux relativement important de nids morts). L'explication est assez simple: en effet, dans les nouveaux champs quelques nids persistent encore; ils seront progressivement détruits par les paysans qui amènent leurs poules et poussins se nourrir de termites sur le site. Soulignons qu'en général, une parcelle donnée peut se cultiver plusieurs années de suite. La densité des nids vivants de *Cubitermes* augmente à partir de 5 ou 6 ans jusque dans la végétation naturelle (138,6 nids/ha). Les surfaces totales occupées par toutes les termitières, aussi bien vivantes que mortes sont de 2,92 m²/ha dans la végétation naturelle, 5,82 m²/ha dans les jachères de plus de 30 ans et de moins d'un m² par hectare dans les jachères plus jeunes.

Tableau XLV

Densités (V= vivants, M= morts) et surfaces (S, en m²) des termitières par ha en fonction de l'âge des jachères

Ages	<i>Cubitermes</i>			<i>Trinervitermes</i>			<i>Macrotermes</i>		
	V	M	S	V	M	S	V	M	S
Champs	6,7	13,5	0,93	10,1	3,4	2,28	0,0	33,7	273,89
0-5 ans	0,0	25,9	0,29	7,4	3,7	1,66	0,0	37,0	129,33
6-30 ans*	18,5	11,1	0,71	3,7	0,0	0,07	0,0	33,3	607,52
31-40 ans	39,1	29,1	2,92	11,9	7,9	1,62	2,6	47,7	610,56
Végétation naturelle	138,6	52,9	5,82	34,6	10,9	7,33	2,7	48,8	547,54

(*) Les jachères de 6-10 ans et 11-30 ans ont été regroupées compte tenu des faibles superficies répertoriées.

Pour *Trinervitermes* spp., l'effet des cultures sur l'évolution des densités des nids semble moins brutal. La densité des nids vivants décroît régulièrement dès la mise en culture jusqu'aux jachères moyennes (6-30 ans) puis augmente dans les jachères plus âgées. La végétation naturelle est plus riche en nids vivants et en nids morts (34,6 et 10,9 nids/ha) avec une couverture au sol maximale de 7,33 m²/ha pour tous les nids confondus. Notre échantillonnage n'a pas mis en évidence de nids morts de *Trinervitermes* dans les jachères de 6-30 ans.

Les termitières de *Macrotermes* vivantes se localisent principalement dans les jachères âgées (2,6 nids/ha à 31-40 ans) et dans la végétation naturelle (2,7 nids/ha). Elles sont absentes dans les champs, les jeunes jachères et même dans celles de 6-30 ans. Les densités de nids morts semblent assez équilibrées dans les différentes classes de jachères. Dans celles de plus de 6 ans, les surfaces occupées par les stades de *Macrotermes* sont importantes mais pas significativement différentes (547,54 à 610,56 m²/ha).

L'étude des stades de la termitière de *Macrotermes* (**figure 51**) montre que pour les nids morts, les "jeunes" stades (1 et 2) se trouvent localisés de façon préférentielle dans les jachères âgées (31-40 ans) et le stade 3 en végétation naturelle. Le stade de dégradation le plus avancé (4, et qui inclut les grands édifices en forme de buttes de terre) se répartit de manière uniforme dans les différentes jachères.

Au total, il apparaît nettement que *Macrotermes* spp. s'installent plus fréquemment quand les jachères sont âgées (jusqu'à 31-40 ans).

Les surfaces et volumes unitaires des termitières (*Macrotermes*) font apparaître que les jeunes jachères présentent les valeurs les plus faibles (3,17 m² et 0,47 m³/nid (**tableau XLVI**). Dans les jachères moyennes et âgées, les caractéristiques des termitières de *Macrotermes* sont voisines de celles rencontrées en végétation naturelle (surfaces et volumes).

Pour *Cubitermes* les plus grands nids se trouvent dans les champs, et pour *Trinervitermes*, dans la végétation naturelle (**tableau XLVII**).

Une relation entre la surface basale des nids et l'âge des jachères semble difficile à établir. En effet, d'après nos données, la croissance de ces nids de *Cubitermes* et de *Trinervitermes* se faisant dans un laps de temps assez court, la distribution des aires basales est plus disparate dans les différents milieux. C'est seulement dans le cas de *Trinervitermes* que les nids les plus étendus semblent se localiser beaucoup plus nettement dans les champs et la végétation naturelle.

5.4.3.2. Intervention des termites dans l'évolution du milieu

D'après les premières observations (cf. 5.4.3.1), il apparaît qu'aux jachères âgées caractérisées par la reconstitution avancée des ligneux, s'associe une composition en termitières voisine de celle rencontrée en végétation naturelle. La distribution des stades de la termitière de *Macrotermes* dans les jachères (**figure 51**) montre que c'est seulement dans les jachères âgées (31-40 ans) et dans la végétation naturelle que l'on rencontre tous les 5 stades de notre nomenclature (vivantes et mortes, du stade 1 au stade 4). Dans les jachères de 6 à 30 ans n'ont été répertoriés que des stades de dégradation avancée (3 et 4).

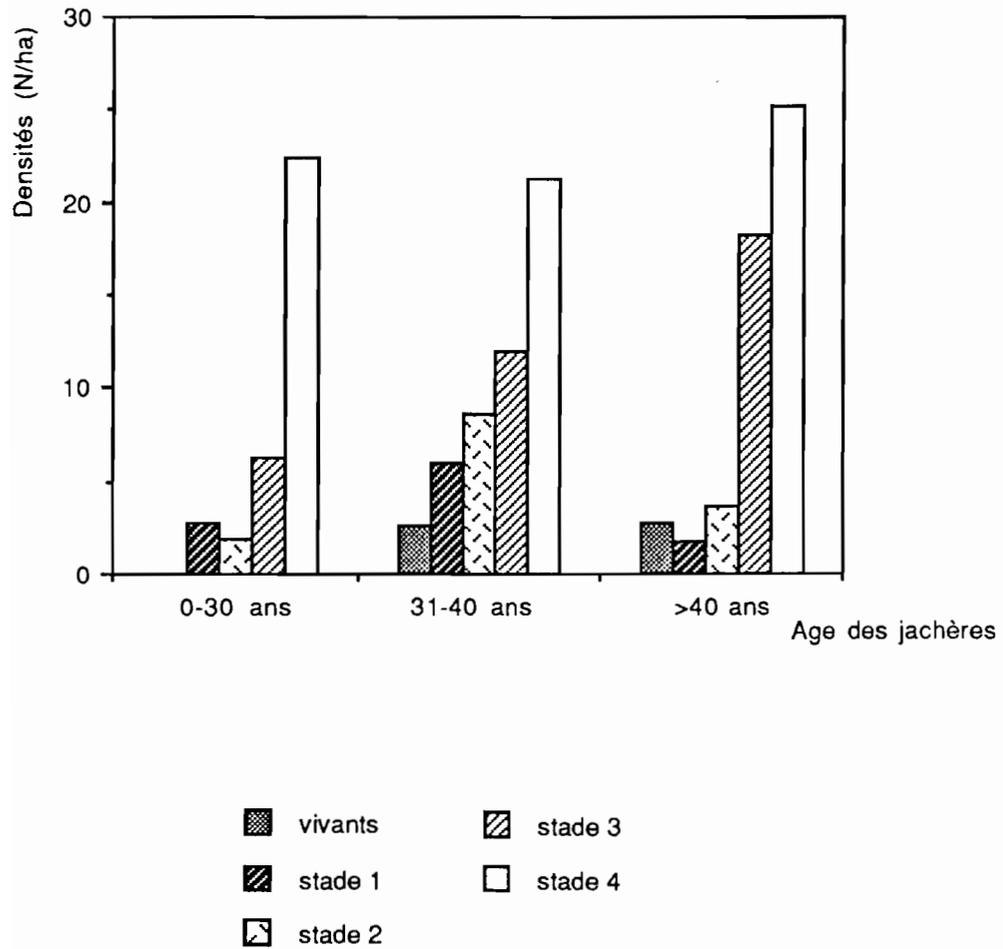


Figure 51

Densités des termitières épigées de *Macrotermes*
dans les différentes jachères

Tableau XLVI
Surfaces (m²) et volumes (m³) par nid de *Macrotermes* dans les jachères
(moyennes et écarts types par termitière)

Jachères	Surfaces	Volumes	Effectifs
Champs	7,72 (8,52)	1,77 (2,22)	27
0 à 5 ans	3,17 (4,40)	0,47 (0,69)	11
6 à 30 ans	16,88 (16,14)	2,44 (2,78)	11
31 à 40 ans	10,54 (18,00)	2,65 (5,97)	143
Végétation naturelle	10,20 (18,90)	2,29 (5,62)	293

Tableau XLVII
Surface de base par termitière (en m²) selon les milieux

Jachères	<i>Cubitermes</i>	Effectifs	<i>Trinervitermes</i>	Effectifs
Champs	0,115	26	0,108	13
0 à 5 ans	(0,009)	1	-	-
6 à 30 ans	0,060	22	0,042	6
31 à 40 ans	0,065	179	0,053	91
Végétation naturelle	0,052	839	0,159	414

N.B.: Pour les superficies échantillonnées, cf. tableau XVII, chapitre IV.

De par leur action dans les modifications physico-chimiques du sol sur lequel ils établissent leur habitat et développent leurs colonies, les termites à nids épigés ou souterrains ont un rôle sur l'évolution du milieu et donc des végétaux. Cet aspect de leurs effets fera l'objet d'une analyse un peu plus détaillée au chapitre VI.

5.4.4. Conclusion

Les relevés effectués par un autre membre de l'équipe HYPERBAV (MITJA, comm. pers.) et portant sur d'autres parcelles de jachères de plus petites tailles (2 à 3000 m² pour chaque âge), donnent des résultats proches de nos observations. Il semble cependant que certains stades érodés de termitières de *Macrotermes* notamment, aient été omis par cet auteur.

Les nids de *Cubitermes* sont présents à tous les stades de reconstitution de la végétation avec, toutefois, des densités plus faibles (8/ha) dans les jeunes jachères de 0 à 5 ans, soit dix fois moins que dans nos échantillons.

Aucun nid de *Trinervitermes* n'est signalé dans les jachères de 0-5 ans. Celles de 11 à 30 ans apparaît comme la plus riche (22,8 nids/ha contre respectivement 12 et 10 dans les jachères de 6-10 ans et >30 ans).

Dans le cas de *Macrotermes*, la densité des termitières passe de 36/ha dans les plus jeunes jachères à 50-60/ha à partir de 6-10 ans. La répartition des termitières par stades (un stade vivant et trois stades morts dans sa nomenclature) apparaît plus homogène dans les jachères de plus de 30 ans que partout ailleurs avec en plus une densité plus élevée de nids vivants (16,7/ha).

Enfin, dans les jachères de 0-5 ans, les nids de *Cubitermes*, de *Trinervitermes* et de *Macrotermes* sont tous abandonnés.

Les principales espèces de *Macrotermes* constructrices de grands nids ne se rencontrent pas dans les forêts tropicales primaires. Les nids des Macrotermitinae *M. falciger*, *M. bellicosus*, *M. subhyalinus* et *M. natalensis* exigent des conditions de faciès de savanes pour s'installer (HARRIS, 1961). GOODLAND (1965) a observé que les plantes qui poussent sur les termitières de Guyane sont toutes caractéristiques des milieux de savanes. GLOVER *et al.* (1964) ont identifié également des espèces végétales spécifiques des nids d'*Odontotermes* sp. Diverses hypothèses ont été émises pour expliquer ce phénomène: la première étant la protection de cette végétation contre les feux et des imbibitions d'eau par les grandes termitières (MORISON *et al.*, 1948; HARRIS, 1961), la seconde, la grande richesse en azote de celles-ci (GHILAROV, 1962). Ce qui amène HARRIS à conclure que les grandes termitières en Afrique jouent

un rôle important dans la reconstitution de la végétation après la mise en culture du milieu.

En fait, la situation est beaucoup plus variable. NYE (1955) a montré que des plantes annuelles (maïs) croissent relativement peu sur les sols nivelés avec le matériau du nid de *M. bellicosus* au Nigéria. D'un autre côté, les petits nids (*Cubitermes*, *Amitermes*, *Tumulitermes*, *Coptotermes* et *Nasutitermes*) n'ont pas été signalés comme associés à un quelconque développement de végétation. D'une manière générale, les végétaux ne colonisent les grandes termitières qu'après leur abandon par la colonie et un début d'érosion de celles-ci (MURRAY, 1938; NYE, 1955; GLOVER *et al.*, 1964; GOODLAND, 1965).

5.5. CONCLUSION SUR LA DYNAMIQUE DES NIDS EPIGES

Bien que variable selon les parcelles, il apparaît qu'au total la distribution des termitières épigées de *Cubitermes*, *Trinervitermes* et *Macrotermes* se fait de manière agrégative; conclusion à laquelle aboutit également SANDS (1965d) chez *Trinervitermes geminatus*. Ce qui suggère qu'il est peu probable qu'une compétition intraspécifique soit un facteur important dans la distribution des colonies de termites à Booro-Borotou. La surdispersion décrite chez certains termites (WOOD et LEE, 1971) et chez les fourmis n'est pas observée au cours de nos investigations. Nous pensons comme COLLINS (1977a) qu'il n'est pas impossible que la surdispersion de *M. bellicosus* dans la zone d'étude ait pu être masquée par les nids morts d'une part, et par une compétition intraspécifique des sites des nids d'autre part. En effet, les nids abandonnés parvenus à différents stades de dégradation rendraient les zones occupées inadaptées à l'installation de jeunes colonies (couples d'essaimants) du fait de la compaction de la surface du sol. La compétition avec *M. bellicosus* peut aussi se faire avec d'autres Macrotermitinae à nids souterrains qui ne peuvent pas être inclus dans l'étude des distances au plus proche voisin.

Une conclusion essentielle se dégage de nos travaux: le turn-over extrêmement rapide des populations de termitières épigées. Le phénomène était déjà connu et esquissé pour les termitières de petites dimensions de *Trinervitermes* et surtout de *Cubitermes*, mais il était largement sous-estimé dans le cas des nids de grande taille de *Macrotermes bellicosus*. Seule l'étude de COLLINS (1977a) avait montré les grandes variations de densité qui peuvent apparaître entre années successives.

Notre travail a montré un renouvellement extrêmement rapide des populations de nids, puisqu'au bout de 3 années, il ne reste que 5 p.c. de la population initiale.

Cette mortalité s'exerce différemment selon l'âge de la colonie: nous avons un turn-over très rapide sur les jeunes nids et un renouvellement plus lent des nids âgés.

Ce turn-over rapide des nids de *Macrotermes* s'accompagne d'une croissance extrêmement rapide des termitières. Les exemples rapportés dans ce travail trouvent peu d'équivalents dans la littérature. Les valeurs trouvées sont assez étonnantes, permettant de réviser quelque peu des idées préconçues que l'on pouvait avoir sur la dynamique des grands nids épigés de termites: très âgés et immuables dans la savane. C'est sans doute le cas pour quelques rares nids de très grande taille, qui possèdent en quelque sorte un caractère de pérennité, au moins à l'échelle humaine. Mais la grande majorité des nids peut croître très vite puis disparaître, par le jeu de l'érosion, tout aussi rapidement. La grande variabilité de la croissance des termitières que nous avons observée fait qu'il est hasardeux de déterminer leur âge à partir de la taille. Si tout était bien régulier, étant donné la périodicité des fondations, on devrait pouvoir reconnaître d'après la taille, des classes d'âge discrètes, au moins pendant les premières années.

Chez *M. bellicosus*, la durée de vie de la colonie est très variable (GRASSE, 1949; NYE, 1955; POMEROY, 1976 et COLLINS, 1981). Nos observations montrent que la mortalité des jeunes colonies est très élevée. Ce qui permet de penser que la prédation est sans doute la principale cause de mortalité comme en témoignent les nombreuses colonnes de *Megaponera* sp. revenant de raids de chasse rencontrés très fréquemment sur le bassin versant et dont l'essentiel des proies est composé de cadavres de *M. bellicosus*. De nombreuses colonies de *Dorylius* sp. installées secondairement dans des nids de *Macrotermes* morts ou en voie d'extinction sont également couramment observées.

Chez *Cubitermes* et *Trinervitermes* qui sont deux groupes d'espèces à la biologie très différente, les fluctuations des densités des termitières d'une année sur l'autre peuvent être très importantes. Ces fluctuations ne paraissent pas liées aux milieux ou aux types de sols. *Cubitermes*, qui se nourrit essentiellement dans la couche humifère du sol, exerce une activité de récolte peu importante sur la strate herbacée. Ce qui l'oppose à *Trinervitermes* qui intervient plus directement sur la strate graminéenne. En effet, la colonie de ce dernier se rencontre assez fréquemment en activité de récolte hors du nid où elle semble être bien défendue contre les prédateurs, eut égard au grand nombre de soldats qui accompagne les ouvriers (et dont la tactique de défense est la projection de substances chimiques).

Au total, le point important de cette dynamique est le turn-over extrêmement rapide des colonies de *Cubitermes*, *Trinervitermes* et *Macrotermes*, avec des fluctuations considérables sur de courtes périodes. Nous ne disposons pas de données

sur les variations de densités de colonies sur de longues périodes (10, 20, voire 50 ans) en l'absence de changements climatiques. Nous pouvons néanmoins supposer que ces variations se feront en "dents de scie": alternance d'années de pullulations de colonies avec des années de dépression.

La vitesse de destruction de ces termitières, après l'extinction de la colonie, peut être très rapide pour les petits dômes, en particulier ceux des *Trinervitermes* dont les nids accessoires subsistent rarement au-delà d'une saison ou d'une année. Quelques pluies de forte intensité ou le passage de grands animaux suffisent à détruire entièrement de tels édifices lorsqu'ils sont abandonnés.

CHAPITRE VI

ACTION DES TERMITES SUR LES SOLS
DU BASSIN VERSANT

Les termitières épigées, par leurs volumes et les modifications apportées au sol par l'activité des colonies (récolte, remontées de matériaux et constructions) exercent une action sur le milieu qu'il est important de quantifier. C'est cette action que nous essayons de comprendre un peu mieux dans ce chapitre.

6.1. LES NIDS EPIGES

6.1.1. Les volumes

En combinant entre elles les données du **tableau XVI** (densités des nids) et du **tableau XVIII** (surfaces et volumes moyens par nid, selon la végétation), on constate que *Macrotermes* occupe une proportion relativement importante de la surface du bassin versant.

Par pondération des types de végétation à l'échelle du bassin versant (MITJA, 1990), nous avons calculé que les nids de *Macrotermes* représentaient 96 m³/ha en volume au-dessus du sol et occupent 424 m²/ha par leurs aires basales. Leur influence s'étend certainement au-delà de cette surface, par l'épandage de matériaux du nid plus riches en éléments fins que le sol environnant. Cette richesse peut donner naissance à des phénomènes de battance c'est-à-dire un encroûtement superficiel des sols lorsque le milieu est soumis à l'action érosive des pluies, avec une activité faunique réduite. C'est le cas dans les jachères où la strate arborée a été fortement réduite et le peuplement de termites perturbé.

On peut donc considérer que la destruction des termitières de *Macrotermes* par le paysan accroît les effets nocifs de l'érosion, tout en supprimant l'effet bénéfique du termite sur la porosité des sols (activité de récolte de nourriture et activité de foussement des galeries).

Pour *Cubitermes* spp. et *Trinervitermes* spp., les nids représentent respectivement 1,22 et 0,47 m³/ha moyen en volume apparent (au-dessus du sol) et couvrent une aire basale de 3,99 et 5,25 m²/ha moyen à l'échelle du bassin versant.

Macrotermes met donc en jeu les plus grands volumes (100 à 200 fois ceux de *Cubitermes* et *Trinervitermes*) et les plus grandes aires basales (75 à 120 fois celles de *Trinervitermes* et *Cubitermes*) à l'échelle du bassin versant. On remarquera que si les nids de *Trinervitermes* présentent une surface au sol moyenne plus élevée que *Cubitermes*, le volume apparent de ce dernier groupe d'espèces est 2 fois plus

important que celui de *Trinervitermes*. Ce fait étant lié à l'architecture de ces deux types de termitières.

Pour apprécier un autre aspect de l'action des termitières, nous avons ensuite analysé les modifications physico-chimiques apportées par les termites sur le sol.

6.1.2. Modifications physico-chimiques du sol apportées par les nids de *Cubitermes* et *Trinervitermes*

6.1.2.1. Analyse granulométrique

Les résultats de l'étude granulométrique en 5 fractions, des nids de *Cubitermes*, *Trinervitermes* et des sols témoins sont illustrés par la **figure 52**.

Celle-ci montre que le nid de *Cubitermes* est plus riche en éléments fins (argile et limon fin) que le sol témoin de surface et de moyenne profondeur (15 à 20 cm). Le taux d'éléments grossiers dans la partie épigée du nid est réduit, comparé à celui observé dans les sols témoins (50 p.c. de sable grossier en moins).

Le nid de *Trinervitermes* présente par contre une composition granulométrique proche de celle du sol environnant, et plus précisément, du sol témoin de surface. Le sol de profondeur (15 à 20 cm) est en effet un peu plus riche en argile que le sol superficiel et le nid épigé. Les teneurs en limon grossier ne diffèrent pas de façon significative d'un échantillon à l'autre. Le sol de surface au voisinage du nid semble légèrement plus riche en sable fin que les deux autres zones échantillonnées.

6.1.2.2. Modifications physico-chimiques des nids

Le pH et les principaux composants chimiques ont été mesurés dans les nids de *Cubitermes*, *Trinervitermes* et le sol témoin à deux niveaux (superficiel et à 15-20 cm de profondeur). Il s'agit:

- de la matière organique,
- du carbone et de l'azote organiques (respectivement par la méthode de Anne et celle de Kjeldahl),

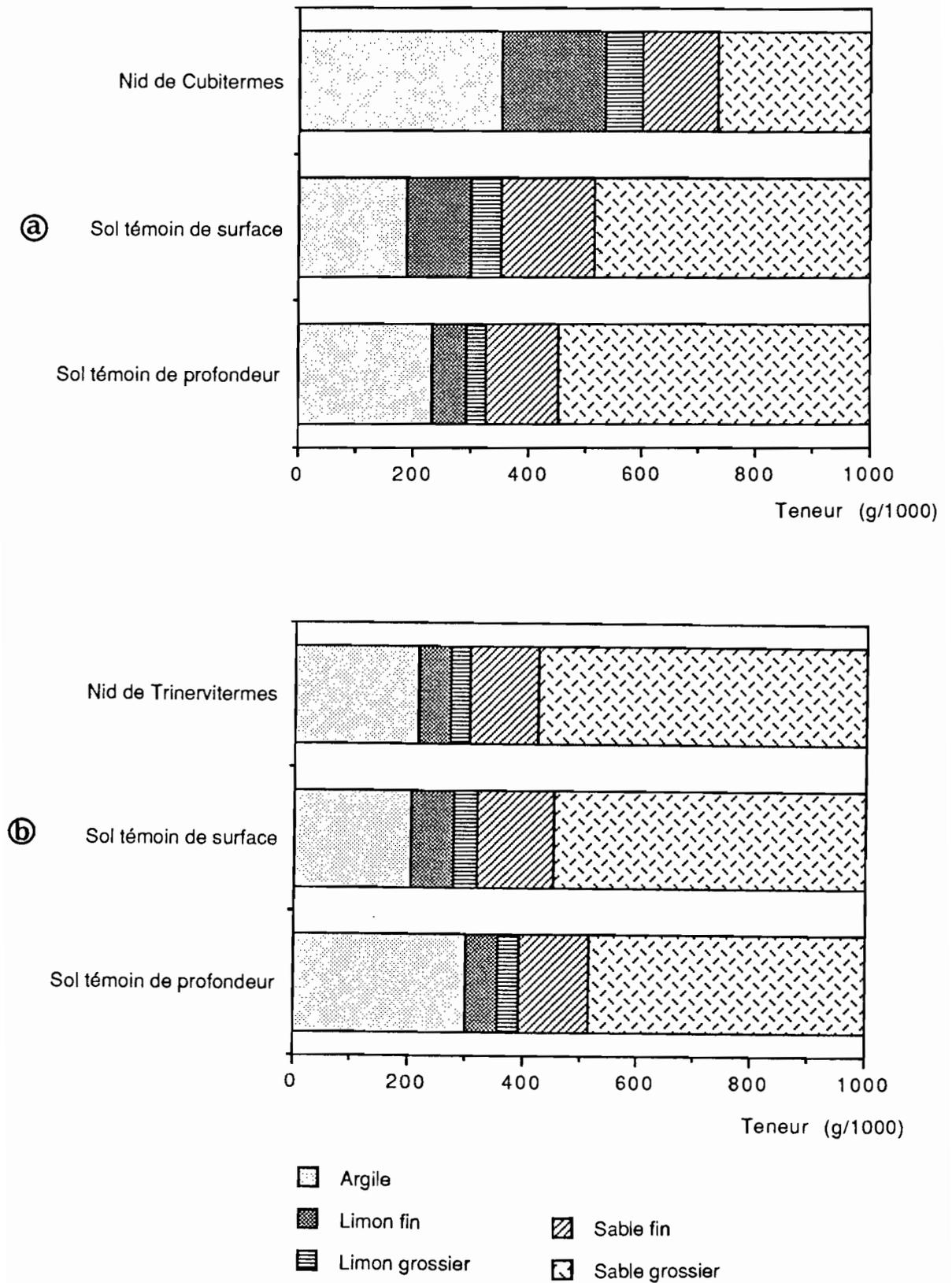


Figure 52
 Teneurs en argile, limon et sable du nid de *Cubitermes* (a),
Trinervitermes (b) et des horizons du sol témoin

- du phosphore (^{205}P) et de la capacité d'échange cationique (C.E.C., par les méthodes d'Olsen et de Metson),

- du calcium, du sodium, du magnésium et du potassium échangeables .

Les résultats correspondent à une moyenne de trois termitières de *Cubitermes* et *Trinervitermes* issues pour chaque groupe d'espèces, de la même zone du bassin versant.

6.1.2.2.1. Nid de *Cubitermes*

La capacité d'échange cationique est beaucoup plus élevée dans le nid de *Cubitermes* que dans le sol témoin (10,27 meq/100 g et 5 à 7 meq/100 g respectivement).

Le carbone et les matières organiques y présentent des taux de 40 à 90 p.c. plus élevés que ceux mesurés dans le sol témoin. Un gradient s'observe dans ces teneurs (**figure 53 a**) lorsqu'on passe du sol profond (15-20 cm) au sol superficiel et au nid épigé de *Cubitermes* : 19,16 à 26,03 et 36,80 g/1000 pour la matière organique et 11,13 à 15,13 et 21,40 g/1000 pour le carbone. La variation des taux d'azote organique total d'un niveau à l'autre se fait selon le même gradient et dans des proportions équivalentes (**figure 53 b**).

Le sol témoin en profondeur du nid de *Cubitermes* est pauvre en cations échangeables. Le nid et le sol témoin de surface présentent des teneurs plus élevées et voisines en ces éléments (**figure 54**), mis à part le calcium qui est moins représenté dans le nid (0,76 g/1000) que dans l'horizon humifère du sol (1,10 g/1000). Le sodium est très faible dans tous les compartiments étudiés. Il en est de même pour le phosphore ($0,038 \pm 0,027$ g/1000 dans le nid; $0,027 \pm 0,017$ g/1000 dans le sol témoin de surface et $0,011 \pm 0,006$ g/1000 en profondeur).

6.1.2.2.2. Nid de *Trinervitermes*

Dans les nids de *Trinervitermes*, la capacité d'échange cationique est peu modifiée. Le taux de carbone organique y est plus élevé; respectivement de 30 à 40 p.c. et 80 à 85 p.c. par rapport au sol de surface et au sol de profondeur (**figure 55 a**). La matière organique du nid est donc augmentée dans les mêmes proportions. Le rapport C/N est plus important dans le nid de *Trinervitermes* que dans le sol environnant.

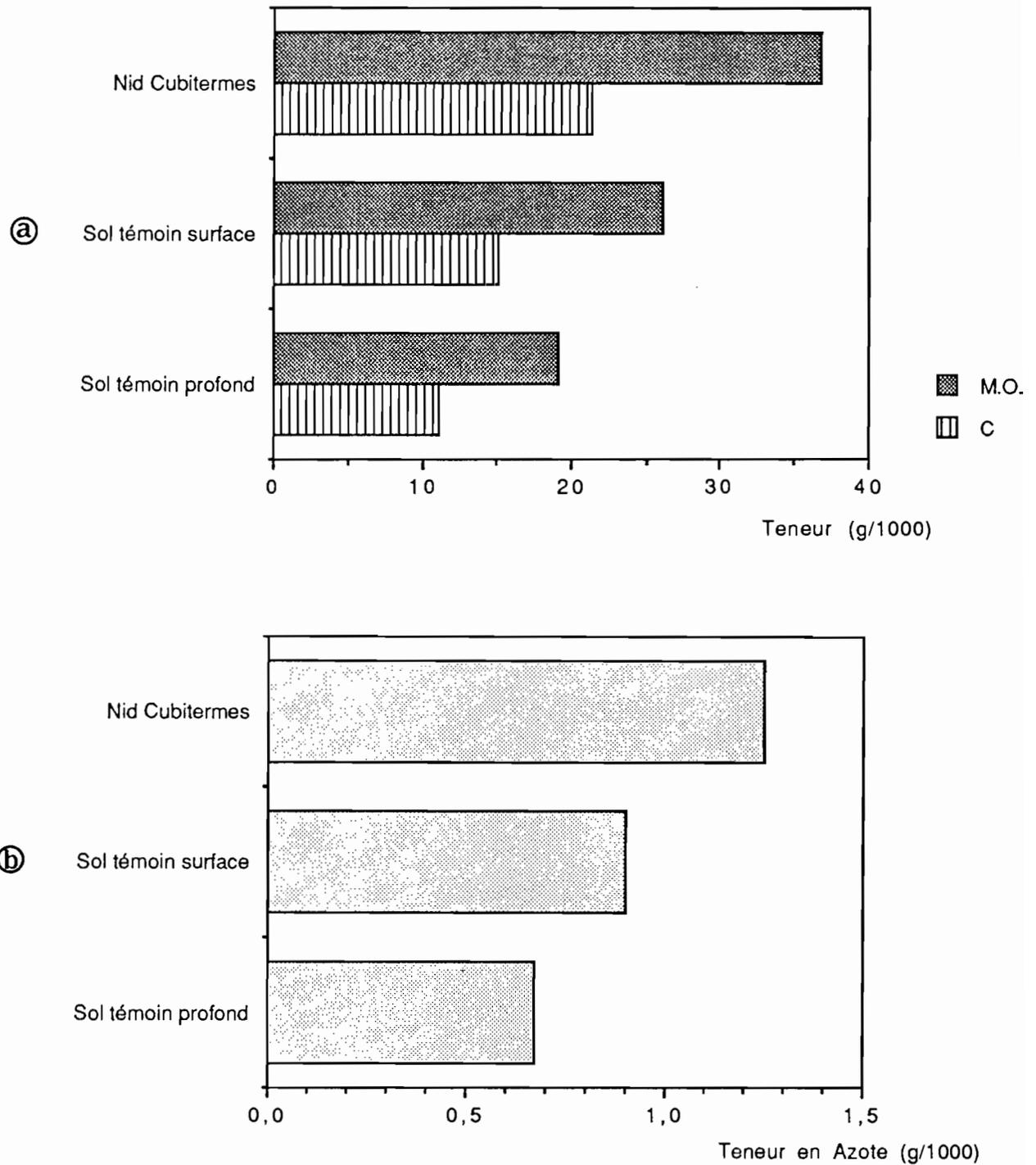


Figure 53
Teneur en carbone (C), matière organique (M.O.) (a) et azote (b)
dans le nid de *Cubitermes* et le sol témoin

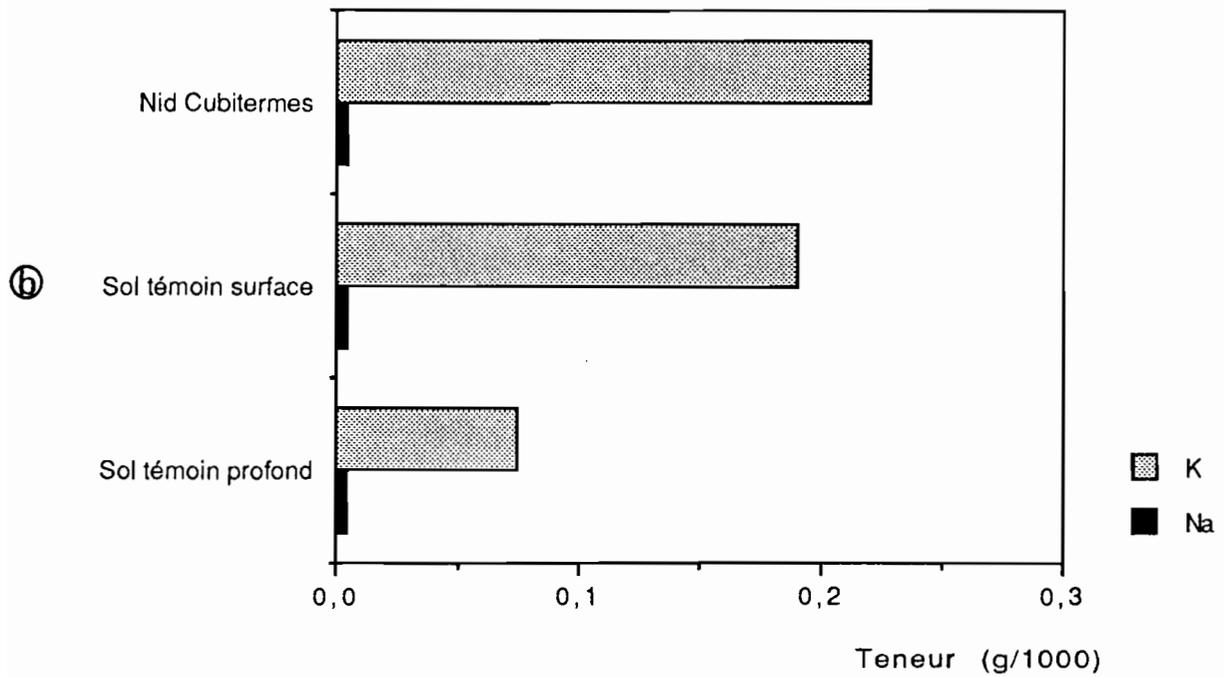
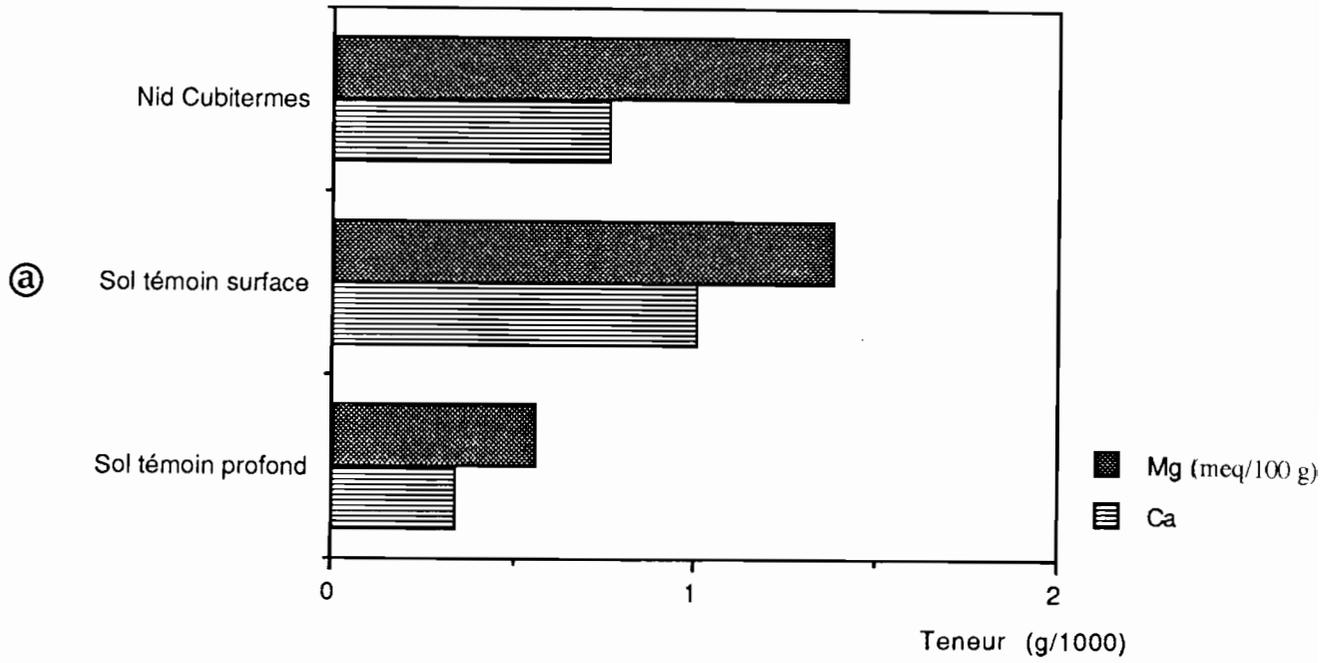


Figure 54
Teneur en cations échangeables (Ca et Mg (a), Na et K (b))
dans le nid de *Cubitermes* et le sol témoin

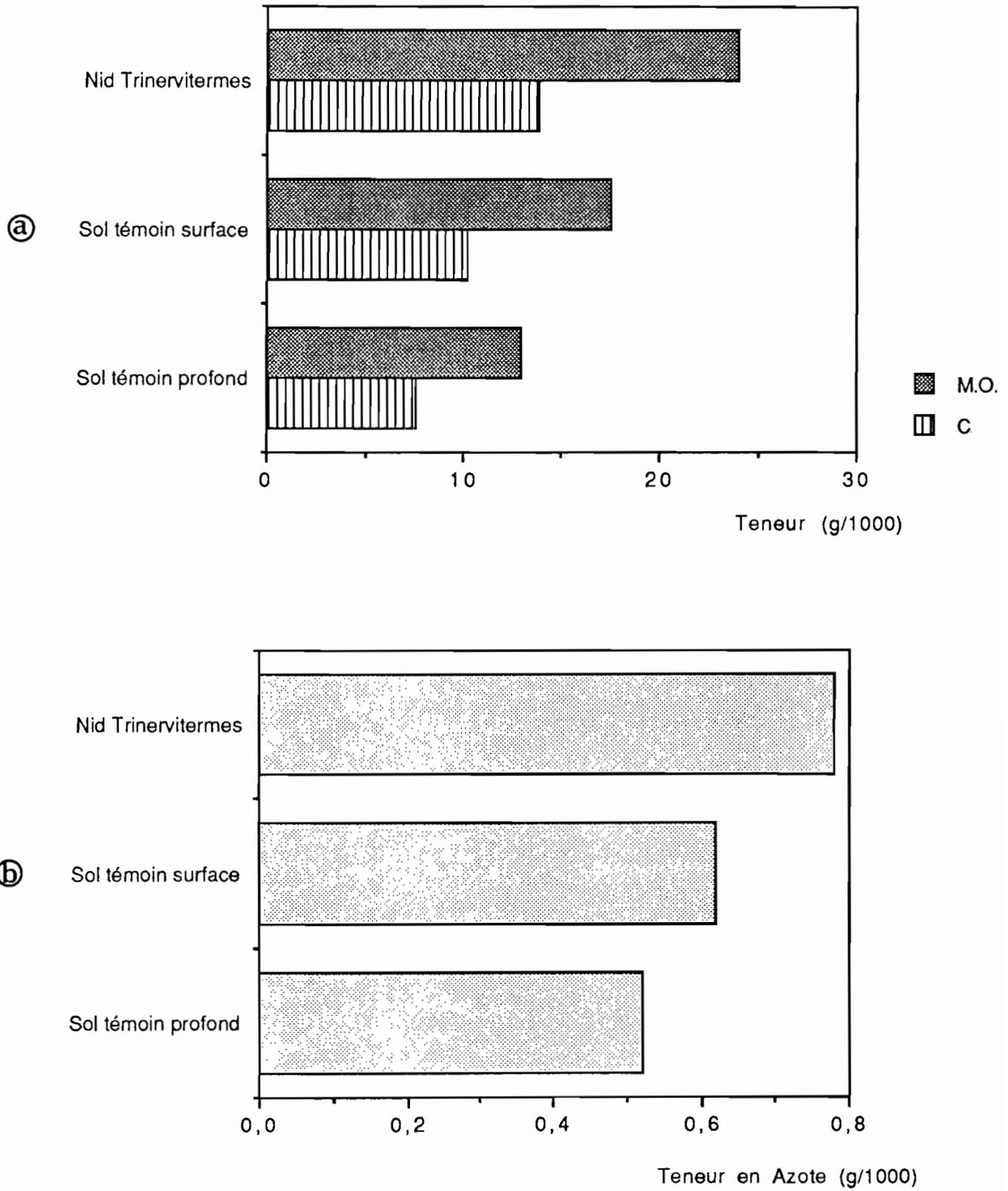


Figure 55

Teneur en carbone (C), matière organique (M.O.) (a) et azote (b) dans le nid de *Trinervitermes* et le sol témoin

Cet enrichissement est peu différent de ce qui est observé dans le nid de *Cubitermes*. En effet, pour cette matière organique, le taux d'enrichissement est de l'ordre de 36 p.c. entre le sol de surface et le nid. Faible, le taux d'azote organique total présente toutefois un léger gradient du sol profond au sol de surface et à la partie épigée du nid (**figure 55 b**).

Sur la **figure 56**, les gradients de Mg (en meq/100 g), Ca et K sont bien marqués et décrivent bien l'enrichissement du nid en cations échangeables. Le sodium demeure faible (à peine 2 g/1000) et constant. Le phosphore est à la concentration de $0,015 \pm 0,008$ g/1000 dans le nid, $0,022 \pm 0,017$ g/1000 dans le sol témoin de surface et à $0,006 \pm 0,004$ g/1000 en profondeur.

6.2. ACTIVITE DE REMANIEMENT DU SOL LIEE A LA RECOLTE DES NIDS DE *Macrotermes*

Du fait de leur symbiose avec le champignon (*Termitomyces*), les *Macrotermes* doivent consommer de grandes quantités de litières (probablement de l'ordre de 500-1000 kg par nid et par an selon les données de COLLINS (1983)). La consommation est précédée du recouvrement de la litière par des placages de terre édifiés par les ouvriers. Cette activité suppose donc le remaniement des horizons superficiels: construction de galeries souterraines, trous de récolte et apport de placages à la surface du sol. Les aires de placages qui sont une matérialisation de l'étendue de la zone de récolte donnent donc une bonne indication de l'intensité de celle-ci. A ce stade, nous ne pouvons pas démontrer que la surface des placages est proportionnelle à la récolte mais les variations de cette activité de construction sont un facteur utile.

6.2.1. Activité journalière

Le suivi de cette activité liée à la récolte a été réalisé de manière journalière et continue sur des périodes de 7 jours en saison sèche et en saison des pluies. Les résultats présentés ici portent sur les placages construits en une nuit par la colonie d'un nid "moyen".

En saison sèche, les colonies semblent récolter de façon plus suivie dans les mêmes zones (**figure 57a**). Les jours 1 à 4, l'essentiel de l'activité se localise dans un rayon entre 4 et 5 m autour du nid. Cette zone se déplace légèrement vers 6-7 m au jour 5. Les jours 6 et 7, les zones de récolte se trouvent beaucoup plus importantes et plus

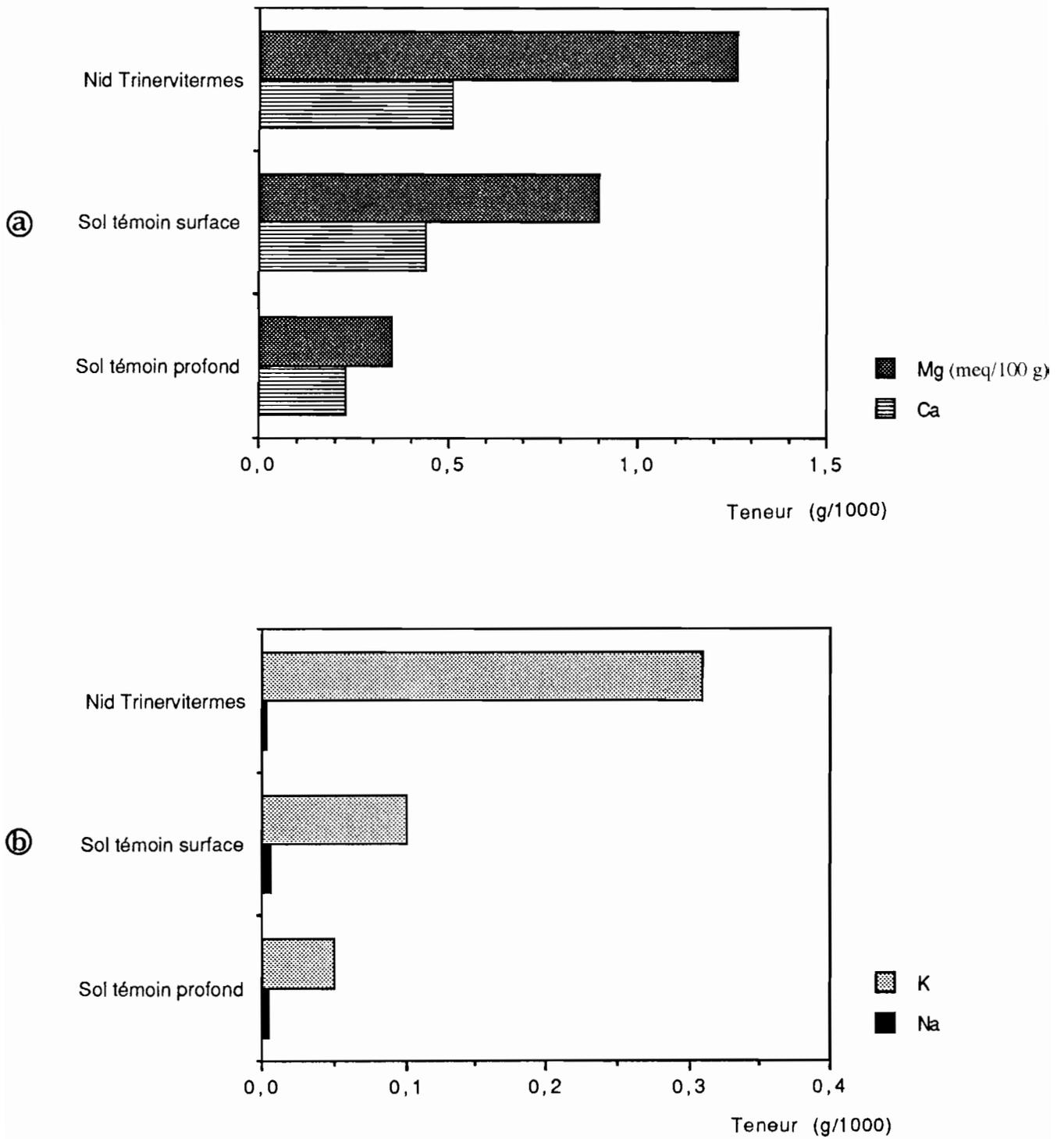


Figure 56
Teneur en cations échangeables (Ca et Mg (a), Na et K (b))
dans le nid de *Trinervitermes* et le sol témoin

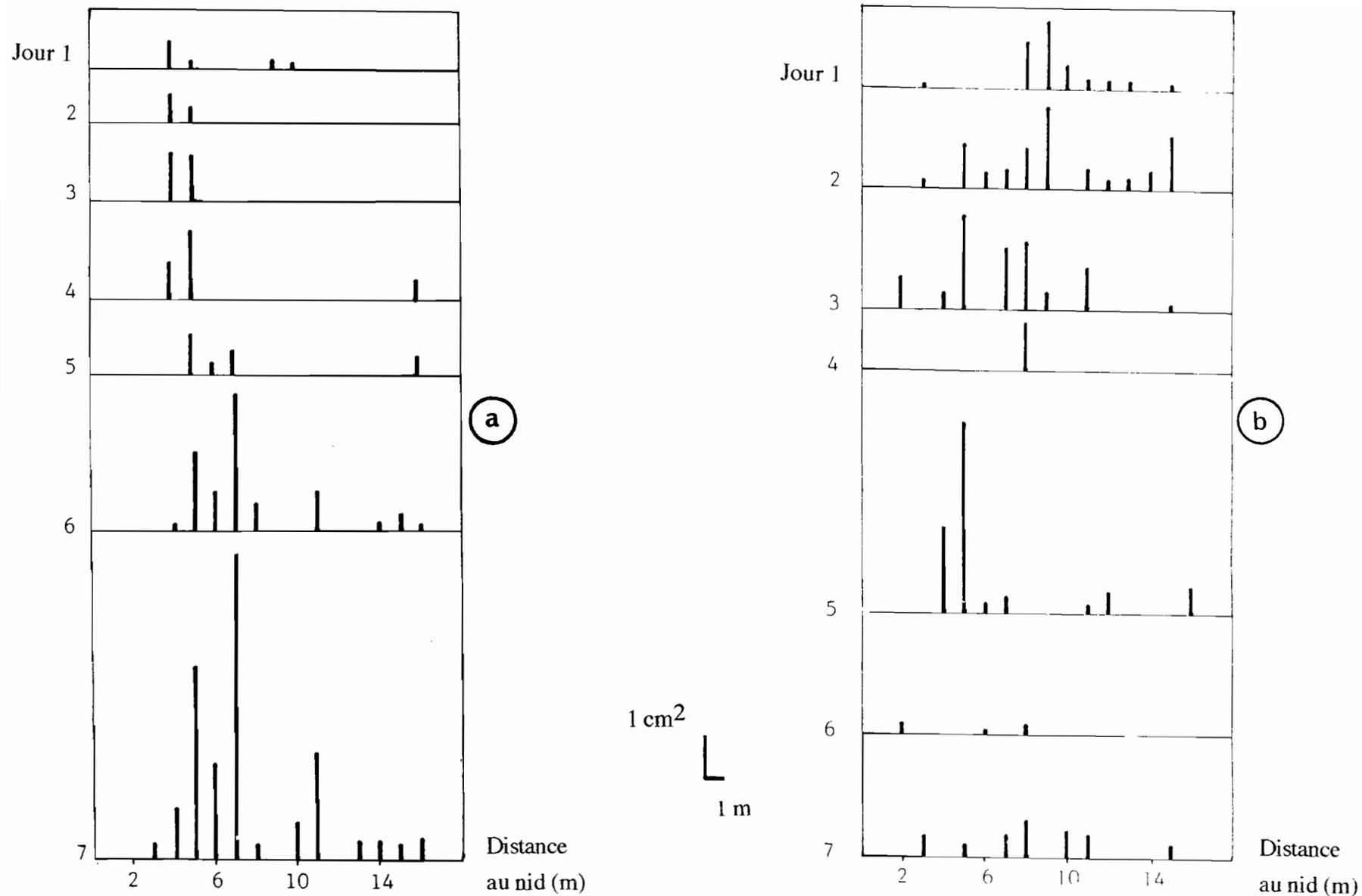


Figure 57

Activité de récolte des colonies de *Macrotermes bellicosus*. Aires de placages journaliers (n = 33) en saison sèche (a) et en saison des pluies (b) exprimées en cm² par unité de 0,16 m²

dispersées. Le suivi des transects unitaires montre qu'une même zone peut être utilisée plusieurs jours de suite. En effet, lorsque des placages sont retirés après la mesure du jour, de nouveaux sont construits le jour suivant si le végétal n'est pas entièrement consommé, notamment quand il s'agit de branches ou de troncs d'arbres.

En saison des pluies, les zones de récolte apparaissent plus dispersées. Les termites semblent récolter dans des aires beaucoup plus disparates et moins étendues. Les placages sont plus régulièrement répartis respectivement de 8 à 9 m au jour 1, de 5 à 15 m au jour 2 et de 2 à 11 m au jour 3, avec un décalage du pic d'activité de 9 à 5 m du nid (**figure 57 b**). Au jour 5, le pic passe à nouveau à 5 m. Les jours 7 et surtout 4 et 6, une faible activité de récolte est observée.

L'activité de récolte moyenne par unité de surface (**figure 58**) est beaucoup plus importante dans la zone s'étendant de 4 à 9-10 m autour du nid, tant en saison sèche qu'en saison pluvieuse. La colonie ne récolte quasiment pas aux abords immédiats du nid. L'analyse du diagramme montre qu'en fait, en plus de cette principale zone d'activité, il en existe une autre de moindre importance, autour de 14-15 m et qui est peut-être un artéfact. On peut penser aux interférences possibles des nombreuses colonies hypogées de *Macrotermes* par exemple.

6.2.2. Orifices et activité de récolte mensuelle

L'activité cumulée, mesurée sur une période d'un mois en calculant le pourcentage de la surface du sol recouverte de placages montre des variations saisonnières importantes: maximale en saison sèche (février-avril) et minimale en saison des pluies (juin-août). La fin de saison sèche correspond en effet à la maturation du couvain de sexués dans les nids. Ces sexués essaieront lors des pluies et représentent parfois près de la moitié de la biomasse de la société (JOSENS, 1972; LEPAGE, 1974a).

Cette activité liée à la récolte de nourriture intervient dans un rayon important (jusqu'au-delà de 15 m) à partir du nid. La surface couverte par les placages de terre varie de 3,6 à 5,2 p.c. selon la distance au nid, soit 19 m² par nid moyen en saison sèche.

Dans les zones de récolte, les termites accèdent à leur nourriture par des trous de récolte qui sont le débouché à l'air libre de galeries souterraines, peu profondes, qui conduisent au nid (DARLINGTON, 1982a). Nos mesures montrent que chaque trou a

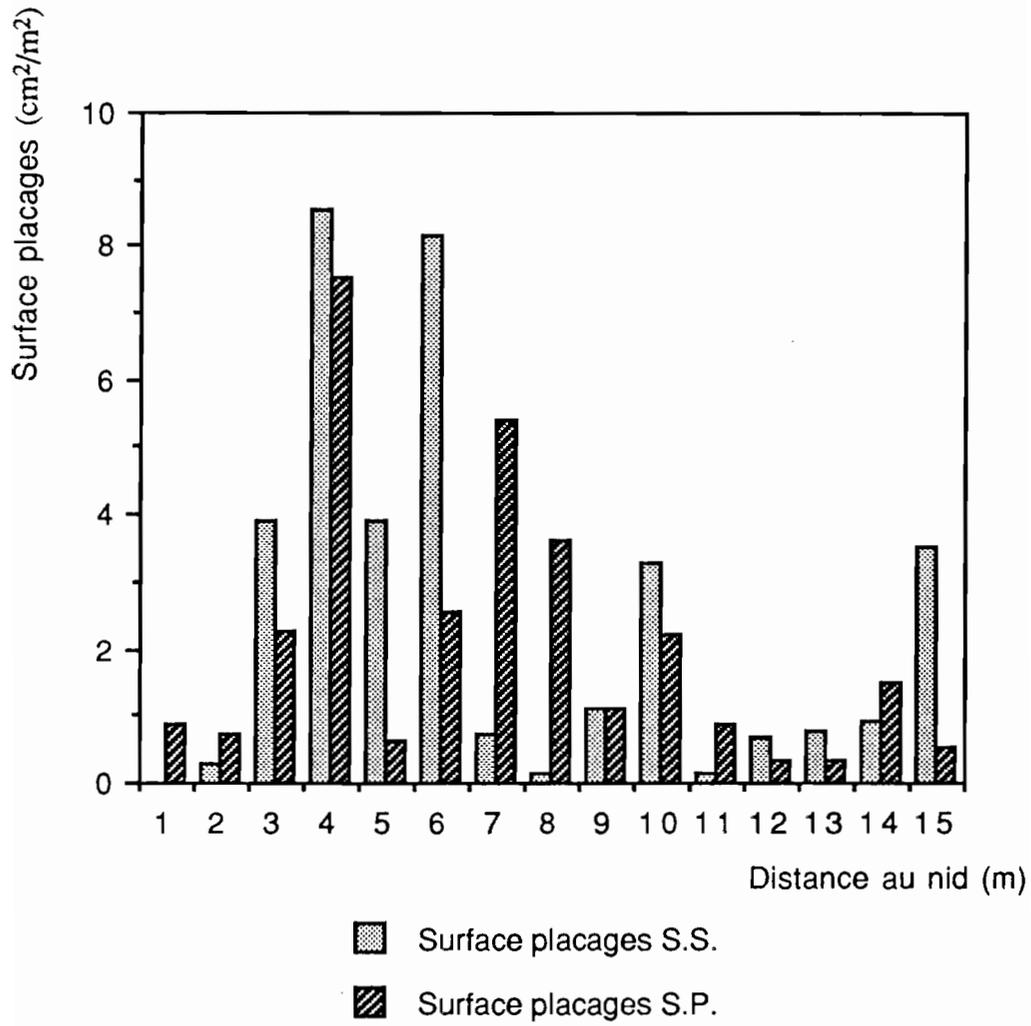


Figure 58

Activité de récolte journalière de *Macrotermes bellicosus* en saison sèche (S.S.) et en saison des pluies (S.P.)
(Moyennes en cm² par m² de sol sur 7 jours)

un diamètre moyen de $4,89 \pm 0,32$ mm (n=129). Dans certaines parties de l'aire de récolte leur total peut atteindre 300 par m². Leur comptage à l'intérieur de surfaces de 1/4 m² conduit à estimer leur total à 2 422 par nid "moyen" pour la période d'un mois environ.

Une relation étroite relie le nombre de trous de récolte (T) et le poids de terre de placages (P) apportés par les termites: $P = 8,975 T - 67,67$ (n = 61, r=+0,79, P<0,001; **figure 59**). Ce poids de placages varie (en saison sèche) de 100 à 3900 g par m², soit environ 17 kg par nid "moyen".

Les surfaces couvertes par les placages -mesurées sur les photographies- et le nombre d'orifices de récolte sont également liés par une relation étroite (**figure 60**).

6.2.3. Composition physico-chimique des placages de récolte

Les placages de récolte édifiés par les ouvriers de *Macrotermes* sont de coloration proche de celle de l'horizon humifère: brun-foncé (10 YR 3,5/3) à noir (10 YR 3/2). L'analyse physico-chimique montre que ces constructions sont enrichies en carbone et matières organiques (de 80 à 90 p.c.) par rapport à cet horizon humifère. La composition granulométrique et le pH ne sont pas significativement différents (**tableau XLVIII**).

6.3. ACTION SUR LES ETATS DE SURFACE

Notre étude a porté principalement sur *Trinervitermes* spp. et sur *Macrotermes bellicosus*.

6.3.1. *Trinervitermes*

Nos premiers résultats ont montré que les *Trinervitermes* se répartissent de façon préférentielle dans les jachères récentes et dans des zones caractérisées par un fort microrelief et des zones pelliculaires entre les touffes d'herbe (LEPAGE et TANO, 1986). PLANCHON *et al.* (1987) ont montré que dans ces zones particulières pouvaient s'élaborer des formes d'érosion linéaire.

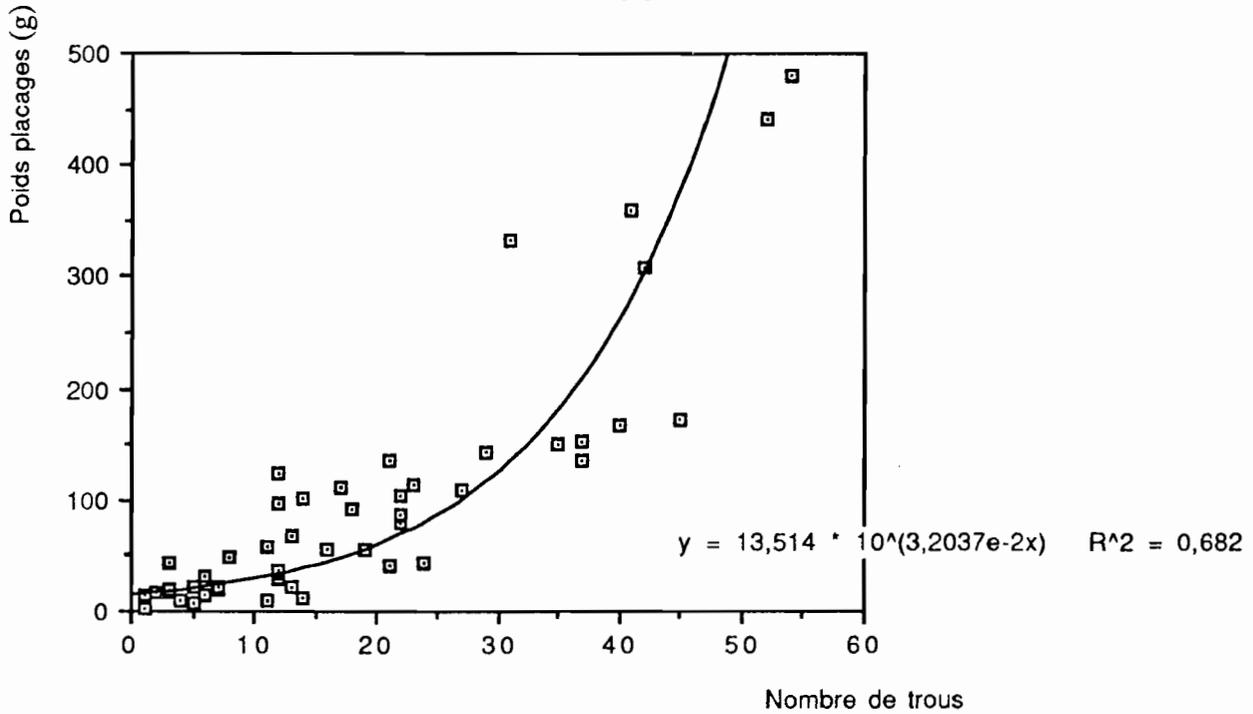


Figure 59

Relation entre le nombre de trous de récolte et le poids de placages de *Macrotermes bellicosus*, par unités de 0,16 m²

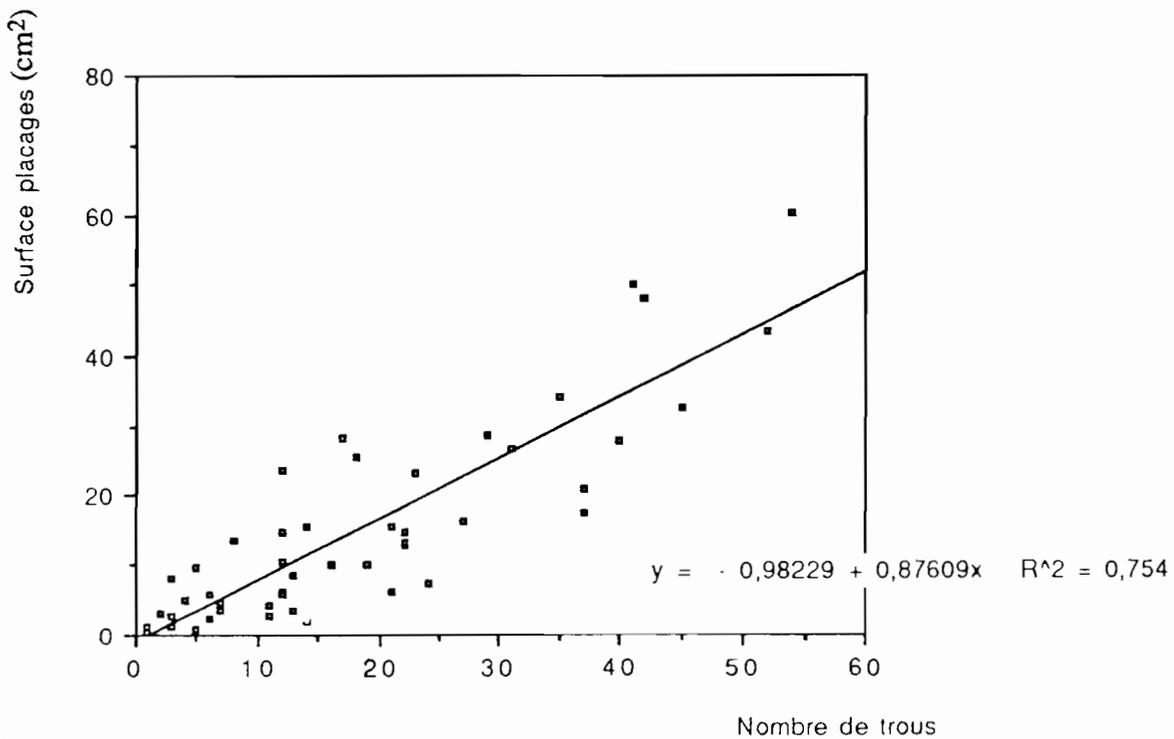


Figure 60

Relation entre le nombre de trous de récolte et la surface des placages de *Macrotermes bellicosus*, par unités de 0,16 m²

Tableau XLVIII

Composition physico-chimique des placages de récolte de *Macrotermes bellicosus* par rapport à l'horizon humifère

	Placages	Horizon humifère
pH H ₂ O	6,5	6,0
Argile (g/kg)	143,00 ± 20,66	181,0
Limon fin (g/kg)	41,00 ± 4,00	38,0
Limon grossier (g/kg)	23,67 ± 2,51	31,0
Sable fin (g/kg)	155,33 ± 13,61	221,0
Sable grossier (g/kg)	637,00 ± 39,51	529,0
C.E.C. (meq/100 g)	4,93 ± 0,30	3,1
C organique (g/kg)	15,13 ± 0,58	8,2
Matières organiques (g/kg)	26,03 ± 1,01	14,1

L'observation a montré d'autre part que les nids de *Trinervitermes* situés dans ces milieux sont caractérisés pour la plupart par une auréole pelliculaire à leur périphérie. Ce phénomène d'encroûtement progresse au cours du temps autour des nids vivants et peut représenter des surfaces relativement importantes. Après la mort du nid, cette auréole tend à se résorber. Dans certaines zones, cette auréole couvre jusqu'à 6 p.c. de la surface totale.

L'utilisation de la technique de simulation de pluies couplée (ASSELINE et VALENTIN, 1978) avec des observations sous pluies naturelles ont permis à JANEAU et VALENTIN (1987) d'étudier ce phénomène d'encroûtement et de préciser la relation entre l'activité de *Trinervitermes* spp. et la sensibilité du milieu au ruissellement. L'extension des surfaces pelliculaires est la plus forte lors des premières pluies. Aux premières pluies, les surfaces sableuses occupent plutôt la périphérie de la termitière alors qu'après la saison des pluies et le passage des feux, elles se situent surtout dans les zones les plus éloignées. Ces auteurs attribuent cette évolution à l'érosion en nappe du nid qui s'élève sous pluies naturelles à $1,939 \text{ kg/m}^2$ au cours d'une année pour une des termitières étudiées. Ce qui conduit à estimer pour l'ensemble du bassin versant, l'épandage chaque année d'une quantité de 1650 kg de matériau de termitières de *Trinervitermes* si l'on considère que la quantité érodée par les pluies naturelles est proportionnelle à la surface occupée par le nid. Il faudrait sans doute revoir cette valeur en hausse, car l'érosion des petits dômes est plus importante que celle des grands nids comme celui étudié par ces auteurs et qui sont en fait minoritaires. Après l'abandon de la calie, la végétation recommence à coloniser l'auréole pelliculaire, favorisant l'activité faunique (termites, vers de terre, fourmis).

6.3.2. *Macrotermes*

Un calcul simple montre que si nous estimons le nombre de trous de récolte par nid "adulte" (c'est-à-dire de plus de 1 m de hauteur) à 2 422 (cf. paragraphe 6.2.2.), leur total est de 1 550/ha, soit l'équivalent d'un trou de $0,029 \text{ m}^2/\text{ha}$ (environ 4 m^2 à l'échelle de tout le bassin versant). Ceci sans tenir compte du déplacement de l'aire de récolte au cours de la saison: une termitière tend à exploiter progressivement tout le milieu à l'intérieur de son "territoire" (DARLINGTON, 1982a; LEPAGE, 1983). Si à cela nous ajoutons les orifices de récolte des jeunes nids qui en fait sont majoritaires, et en tenant compte du fait que les plus grands nids récoltent bien au-delà des zones considérées pour le nid "adulte moyen", il faut sans doute multiplier ces valeurs par un facteur supérieur à 2 ou 3.

Le remaniement des horizons lors de la récolte de nourriture -agrégation de particules de sol lors de la construction des placages- par les termites peut aussi avoir des effets favorables sur l'infiltration, en accroissant de façon significative la macroporosité (VALENTIN *et al.*, 1990).

6.4. ACTION SUR LES SOLS PROFONDS

L'action sur les sols profonds est principalement due à *Macrotermes*.

En effet, des coupes longitudinales que nous avons réalisées dans des nids de *Cubitermes* spp. et *Trinervitermes* spp. suggèrent que l'activité de ces deux groupes d'espèces se situent dans les horizons superficiels essentiellement. Le socle des nids de *Cubitermes* spp. se trouve fixé à 10-15 cm en dessous du niveau du sol. C'est dans celui-ci qu'est presque toujours logé le couple royal. De ce socle s'étend l'activité de la colonie dans la couche superficielle du sol au voisinage du nid. Le nid de *Trinervitermes* spp., même s'il s'invagine davantage dans le sol (20 à 30 cm, voire plus pour les plus grands), renferme une colonie qui semble concentrer ses activités presque exclusivement dans la couche humifère du sol, sauf dans la zone d'approfondissement des grands nids où l'activité des termites peut se manifester jusqu'à l'horizon minéral (> 50 cm). Cette activité de faible profondeur explique en partie le fait que les nids de *Cubitermes* spp. et surtout de *Trinervitermes* spp. soient de coloration proche de celle des horizons superficiels du sol.

Des sections longitudinales ont été réalisées sur plusieurs termitières de *Macrotermes bellicosus*. La description des nids, des matériaux constitutifs, des horizons sous-jacents et témoins (faites avec la collaboration d'Emmanuel FRITSCH), combinée avec des analyses physico-chimiques, ont permis de comprendre un peu mieux les organisations et remaniements à grande profondeur.

6.4.1. Structure du nid de *Macrotermes bellicosus*

La **figure 61** montre la structure-type d'un nid "adulte" sur sol rouge ferrallitique gravillonnaire.

Figure 61

Coupe longitudinale dans une termitière de *Macrotermes bellicosus*
et dans les horizons sous-jacents

Nid:

C1, C2 et C3 = Produits d'érosion de la termitière

esh, Espace sushabitaculaire; **m**, chambre à meules; **mu**, Muraille.

Profil sous-jacent:

H1 = horizon humifère

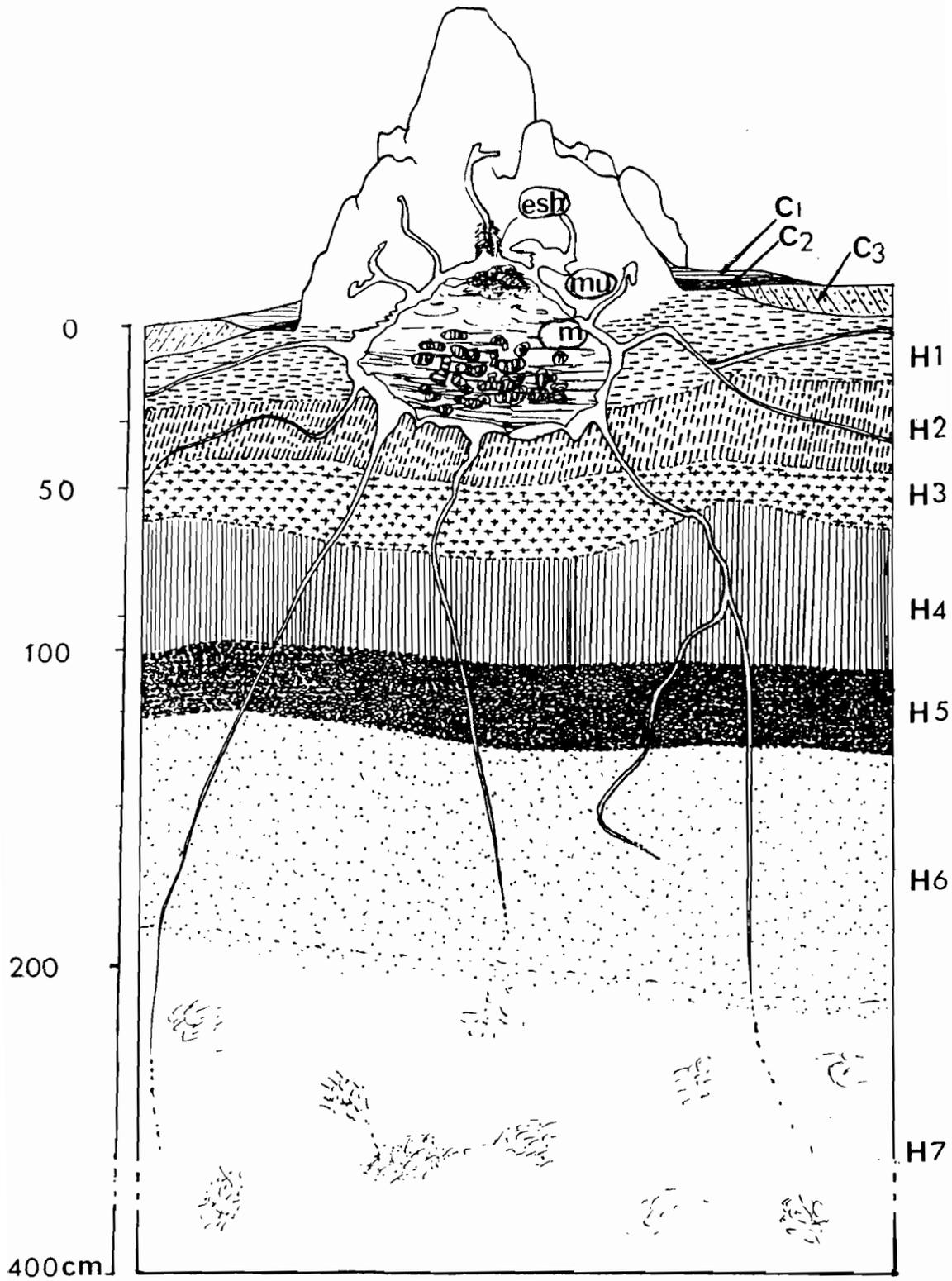
H2 = Horizon de pénétration humifère

H3/H4 = Horizons minéraux

H5 = Horizon gravillonnaire

H6 = Horizon hétérogène

H7 = Horizon altéritique



6.4.1.1. Les matériaux de construction du nid

6.4.1.1.1. La muraille

De couleur ocre dans son aspect général, elle est en réalité très hétérogène lorsqu'on regarde de près la structure. En effet, elle est composée de trois matériaux:

- un matériau brun-foncé (M1), sablo-argileux à sable fin et grossier (15 à 30 p.c. d'argile). Sec et compact, il est de couleur identique à celle de l'horizon humifère du sol. Ce matériau représente environ 5 p.c. de la muraille.

- un matériau de coloration hétérogène (M2) qui associe le brun-foncé, le brun-clair et l'ocre. Il est sablo-argileux et argilo-sableux à sable fin et grossier (35 à 40 p.c. d'argile). Frais à sec et compact, il présente des stries avec de petites porosités fines. Les limites entre les plages ocres et brun-foncés sont bien distinctes. Les couleurs suivent les stries. C'est une coloration qui ne se retrouve jamais dans le sol. Dans ce matériau, on retrouve en fait tous les horizons: le brun-foncé est représenté dans l'horizon humifère (H1), le brun-clair dans l'horizon de pénétration humifère (H2) et l'ocre dans les horizons minéraux H3 et H4. Ce matériau hétérogène constitue 30 à 40 p.c. de la masse totale de la muraille.

- un matériau très hétérogène (M3), ocre dominant avec un ocre-brunâtre (7,5 YR 4,5/4) proche de l'horizon minéral H3 qui est décrit plus loin et un ocre franc (5 YR-7,5 YR 5/6) plus proche de l'horizon minéral (H4). Le contraste de couleurs est moyen avec cependant des limites brutales. Les proportions sont voisines avec souvent plus d'ocre-brunâtre. Dans ce matériau, se retrouvent également les stries avec de petites porosités. Il est frais à sec, compact et représente 50 à 60 p.c. de l'ensemble.

Après l'ouverture du nid par action extérieure (humaine, animale, ...), l'orifice aménagé dans la muraille est comblé par les ouvriers de la colonie. Le matériau de reconstruction mis en place est une coalescence de petites particules de différentes couleurs (brun-foncé, brun-clair, ocre-brunâtre et ocre). Les plaques édifiées présentent une face grumeleuse à l'extérieur et une face lisse vers l'intérieur. Franchement humectées, elles sont de structure sablo-argileuse et argilo-sableuse avec 20 à 25 p.c. d'argile, à sable fin et sable grossier.

6.4.1.1.2. L'habitacle

Dans cette unité, nous distinguons principalement le matériau de la chambre à meules et le matériau compact des cloisons et de la base de cette chambre à meules:

- le premier matériau est assez homogène avec une coloration ocre-brunâtre (7,5 YR 7,5/4, dominant dans l'horizon H3) à ocre-vif (5 YR-7,5 YR 5/6, H4 dominant). Il est sec et très argileux: 30 à 50 p.c..

Le matériau de reconstruction est très voisin du matériau d'origine mais est dépourvu de sable.

- le matériau compact est ocre-rougeâtre (5 YR-7,5 YR 4,5/6) et franchement argileux (>50 p.c.). Très dense et très compact (et encore plus vers les logettes), il présente à la cassure, des microboulettes plus ou moins parallèles à la paroi des cloisons. La paroi est formée de microboulettes pratiquement coalescentes et présente de ce fait un aspect grumeleux. Localement on trouve des matériaux en stries brun-foncées (10 YR 3/2) à ocres.

6.4.1.2. Les horizons du profil

Cette première description des sols fait abstraction des galeries de termites qui seront décrites plus loin.

Sur les bordures immédiates du nid, se rencontrent trois produits d'érosion de celui-ci superposés en couches: C1, C2 et C3.

C1 est superficielle (de l'ordre du centimètre) et de coloration ocre dominant. Sa granulométrie sablo-argileuse et argilo-sableuse prouve qu'elle provient bien de la muraille. C2, de couleur brun-foncée (10 YR 3,5/3) à noire (10 YR 3/2) est associée vers le bas à des matériaux ocre-brunâtres. Très poreux et friable, cet horizon est très rapidement imbibé par les pluies.

Les limites inférieures de ces deux couches sont brutales: il s'agit bien de dépôts.

Une troisième couche (C3) qui s'arrête avec l'aplomb d'un cône, se rencontre dans la muraille. Elle a donc été recouverte ultérieurement par un nouveau cône. A dominance ocre, elle est composée de produits de dégradation de la muraille.

-Horizon humifère (H1):

Brun-foncé (10 YR 3/3), sablo-argileux (10-20 p.c.) à sable fin et sable grossier. Sous la muraille, ce matériau est massif, compact, pulvérulent sous pression et peu poreux (porosité intersticielle et pores tubulaires fins). Cet horizon comporte beaucoup de racines mais moins que dans l'horizon sous-jacent. La limite avec l'horizon inférieur se fait sur 3 cm avec un contraste de couleurs fort.

-Horizon de pénétration humifère (H2):

Il est très légèrement hétérogène; brun-ocre (7,5 YR 3,5/4) à plages ocres (7,5 YR 4/6). Le contraste est faible et les limites peu précises comparées à ce qui est observé dans la muraille. Cet horizon est de structure sablo-argileuse (20-30 p.c. d'argile), à sable fin et sable grossier. Texture polyédrique à sub-anguleux grossier. De cohésion moyenne à forte, le matériau est peu poreux (porosité tubulaire). Il renferme beaucoup de racines et est sec à frais, même sous la termitière.

La limite inférieure de l'horizon est diffuse avec un contraste de couleurs moyen. On rencontre quelques plages plus foncées de place en place.

-Horizon H3:

C'est un horizon minéral faiblement coloré par la matière organique. Il est de teinte ocre-brunâtre (7,5 YR 4,5/6) avec quelques plages plus foncées. Composition: sablo-argileux, argilo-sableux (35 p.c. d'argile). Le matériau est frais, massif à débit polyédrique sub-anguleux grossier.

La limite inférieure est également diffuse.

-Horizon H4:

C'est un horizon minéral mieux structuré que le précédent, franchement ocre (5 YR - 7,5 YR 5/6) et plus argileux (40 - 45 p.c.) à sable fin et sable grossier. Texture grossière à débit polyédrique plus fin. A ce niveau, on rencontre beaucoup moins de racines.

La limite inférieure est brutale (sur 2 cm), ondulée avec un contraste de couleurs moyen.

-Horizon gravillonnaire (H5):

Les gravillons sont à patine nette (N1 de la nomenclature de BOA, 1990), à la cassure rouge-violacée et à matrice légèrement hétérogène.

Cet horizon comprend 3 matériaux: une matrice ocre (7,5 YR 5/6), une matrice imbriquée, plus argileuse et brune (10 YR 6/6) et une plus rouge (2,5 YR - 5 YR 5/7), argileuse (45 p.c.) à sable fin et grossier. Il est frais avec une face lissée à l'emplacement des gravillons. Sont associés à ceux-ci quelques quartz ou des débris de roches inférieurs à 4 cm.

La transition inférieure est plus progressive et ondulée, le contraste de couleurs faible à moyen. La limite correspond à la disparition des gravillons.

L'horizon humifère H1 se retrouve sous la muraille. Les autres, H2, H3 et souvent H4 (jusqu'à H5 dans la partie axiale) sont découpés. Il existe des imbrications de la muraille dans l'horizon humifère. Dans H1 sous la muraille en effet, il existe des plages provenant de la muraille. D'une manière générale, les matériaux de construction ont une couleur et une granulométrie proches des horizons où ils se trouvent.

-Horizon H6:

Très hétérogène, avec de gros réticules rouge-violacé à rouge-brique plus ou moins anastomosés, cet horizon est à cohésion forte et très peu poreux. Ce matériau est cassable à la main; ce qui le rapproche d'une carapace. Les réticules sont bordés d'ocre-brunâtre et noyés dans une matrice à dominance ocre, argileuse (45 p.c.). Ce matériau est frais, à plages jaunes, ternes et de texture polyédrique sub-anguleux bien engrené. Il est grossier à fin. La porosité est fissurale et tubulaire fine dans la partie supérieure. Quelques gravillons à patine noire s'y rencontrent.

Les réticules rouge-foncé à rouge-brique deviennent pratiquement coalescents vers le bas (50 p.c. du volume) où, toujours bordés de brun-ocre terne, ils acquièrent un faciès altéritique plus net. Entre les réticules, on a une matrice à dominance ocre vers le haut et qui associe vers le bas du jaune-pâle et du jaune terne. Le matériau est parcouru de macropores tubulaires d'origine termitique qui se ramifient comme des racines. Ces macropores ont tendance à s'individualiser dans le jaune terne ou l'ocre. Tubulaires ou alvéolaires, ils sont souvent tapissés de microboulettes termitiques reconnaissables par les zones de trituration par les mandibules de termites. Les macropores ocres sont souvent remplis de matériaux d'origine termitique qui les colmatent. Plus ou moins coalescents, ocres, argileux et sans sable, ils se présentent parfois en forme de stries avec une polarité verticale.

Plus rarement on trouve des microboulettes de remplissage qui sont de deux types:

- . matériau brun-foncé, argileux et sans sable, et
- . matériau brun-gris et blanc qui sont en fait des débris d'anciennes meules de termites.

On trouve des gravillons originaires de l'horizon gravillonnaire jusqu'au-delà de cet horizon et dans l'horizon suivant (profondeur de 4 m).

La transition à l'horizon altéritique est très diffuse (sur 0,5 à 1 m).

-Horizon altéritique (H7):

Il s'agit d'altérite plus ou moins marbrée, marquée par l'hydromorphie. On trouve des réticules rouge-violacé bordés de rouge-brique alors qu'ils sont limono-sableux à "toucher talc". Les réticules rouge-violacé sont d'origine ferro-magnésienne et occupent 40 p.c. de la surface totale. 30 p.c. de cette surface sont constitués par un fond jaune vif à jaune pâle à blanc (à petites plages dans le jaune; ce sont d'anciens plagioclases et feldspaths) à sable fin et grossier. Les plages rouge-violacé, massives, très friables au débit, comportent de petites paillettes: ce sont des micas. Cet horizon est frais à humecté. Les plages rouge-violacé sont légèrement plus cohérentes et plus ou moins alignées subverticalement.

Ce matériau hétérogène est parcouru par des macropores aménagés par les termites avec des microagrégats d'origine termitique qui lissent les parois. On retrouve encore des racines millimétriques souvent mortes dans ces macropores tubulaires fréquemment remplis de matériaux ocres plus clairs mais pouvant être jaune-pâle. On rencontre également des remplissages microtubulaires gris-foncé nettement argileux sans sable et des remplissages où le brun et l'ocre sont associés. Localement dans les altérites, on a des plages de réduction gris-clair à blanches (5 p.c.); c'est le début de l'hydromorphie à la base du profil (4 m).

L'activité faunique due aux termites dans le profil est donc nettement visible jusqu'à cette profondeur et au-delà. Nous reviendrons sur cette activité biologique particulière plus loin.

6.4.1.3. Le système des galeries

Il est très diffus. A partir de l'habitacle partent de grosses galeries qui très vite se subdivisent en une multitude de galeries rayonnantes. Un premier groupe parcourt les horizons superficiels (H1 et H2) et participe à la constitution du système des trous de récolte qui débouchent au dessus du sol. Les autres vont dans les horizons intermédiaires (**figure 61**) et dans les horizons plus profonds en se réduisant en diamètre au fur et à mesure. Ces galeries descendent assez profondément dans les profils. Sur nos coupes, elles se distinguent nettement jusqu'à la couche d'altérite (au-delà de 4 m).

6.4.2. Modifications physico-chimiques apportées par le nid de *Macrotermes*

6.4.2.1. Analyse granulométrique

Les différents matériaux distingués dans la muraille (M1, M2 et M3) ont des compositions granulométriques voisines: 27 à 32 p.c. d'argile, 7 p.c. de limon et 60 à 70 p.c. de sable.

La chambre à meules est le compartiment le plus riche en éléments fins avec plus de 53 p.c. d'argile et 10 p.c. de limon. Elle présente moins de 25 p.c. de sable grossier soit la plus faible teneur de tous les niveaux étudiés.

Pour les horizons du profil sous-jacent, on observe un enrichissement en éléments fins au fur et à mesure que l'on descend vers les couches profondes (**tableau XLIX**). En effet, la teneur en argile et limon augmentent régulièrement de l'horizon H1 (25 p.c.) à l'horizon le plus profond, H7 (53,7 p.c.).

6.4.2.2. Modifications physico-chimiques du nid

Des éléments distingués dans la muraille (**tableau L**), M2 est le plus riche en matière organique, C organique et N organique total: 11,4; 6,6 et 0,52 g/kg contre

Tableau XLIX
Granulométrie des différents compartiments du nid de *M. bellicosus*
et du sol sous-jacent

Origine	Argile	Limon		Sable		
		Fin	Grossier	Fin	Grossier	
MURAILLE						
Matériau M1	267	37	30	155	511	
Matériau M2	289	38	33	181	459	
Matériau M3	322	40	24	162	452	
Matériau de reconstruction	289	36	31	143	501	
CHAMBRE A MEULES						
Paroi	532	59	42	132	235	
HORIZONS SOUS-JACENTS						
Profondeur (cm)						
0- 25	H1	181	38	31	221	529
25- 45	H2	276	35	27	154	508
45- 60	H3	353	35	25	132	455
60-100	H4	417	33	31	123	396
100-120	H5	362	51	48	144	395
120-190	H6	316	82	62	121	419
190-350	H7	408	84	71	127	310
>350	H7 profond	342	121	74	116	347

Tableau L
Propriétés chimiques du nid de *M. bellicosus*

	M1	M2	M3	MRC	ChM
pH H ₂ O	5,7	5,8	5,6	5,7	5,8
P (g/kg)	<0,002	<0,002	0,002	0,003	<0,002
C.E.C.(meq/100 g)	3,1	3,3	3,1	3,1	4,3
Ca éch.(g/kg)	0,19	0,19	0,16	0,17	0,27
Na	0,002	0,003	0,005	0,002	0,003
Mg (meq/100 g)	0,50	0,50	0,39	0,42	0,56
K (g/kg)	0,049	0,046	0,045	0,056	0,166
N organ.tot.(g/kg)	0,38	0,52	0,39	0,39	0,45
C organique (g/kg)	4,7	6,6	4,4	5,0	5,9
Matière orga. (g/kg)	8,1	11,4	7,6	8,6	10,1
C/N	12,4	12,7	11,3	12,8	13,1

M1, matériau brun-foncé de la muraille; **M2**, matériau hétérogène (brun-clair et ocre) de la muraille; **M3**, matériau très hétérogène (ocre dominant) de la muraille; **MRC**, matériau de reconstruction de la muraille; **ChM**, chambre à meules (paroi).

respectivement 7,6 et 8,1, 4,4 et 4,7 et 0,39 et 0,38 g/kg pour M3 et M1. La capacité d'échange cationique, le calcium, le sodium, le magnésium et le potassium échangeables sont comparables dans ces 3 matériaux. Le matériau utilisé pour la reconstruction (MRc) de la muraille après ouverture du nid par intervention humaine est proche de M1 et M3. C'est dans le matériau de reconstruction et M1 que la teneur en phosphore atteint 0,002g/kg.

Le matériau de la chambre à meules présente une C.E.C. et un rapport C/N plus élevé que partout ailleurs dans le nid (4,3 meq/100 g et 13,1).

Le pH demeure constant (5,6 à 5,8).

L'étude des propriétés physico-chimiques des horizons situés sous la termitière de *M. bellicosus* montre que la matière organique et le carbone sont présents aux taux les plus élevés dans l'horizon H1, décroissent légèrement dans le profil de H1 à H2 puis se stabilisent jusqu'à H4 (**tableau LI**). Les teneurs baissent ensuite plus brutalement de H4 à H5 et à H6 avant de présenter à nouveau une légère élévation dans l'horizon H7. L'horizon H6 est le moins riche en matière organique (C) et N total. Dans le nid de *Macrotermes* (muraille et chambre à meules), la teneur en matière organique (et C) est voisine de celle des horizons H2, H3 et H4. C'est seulement dans les horizons H1, H2 et dans la partie basale (profonde) de H7 que le phosphore atteint 0,002 g/kg.

Le magnésium, le calcium et le potassium échangeables présentent leurs pics dans les couches profondes (H7; **tableau LI**). Au niveau des couches superficielles et peu profondes du profil (mis à part H1), ces éléments échangeables sont moyennement ou peu représentés.

Le pH devient de plus en plus acide de l'horizon humifère (6,0) à l'horizon H3 (5,1) puis tend vers des valeurs moins acides au fur et à mesure que l'on descend vers l'altérite.

6.4.3. Action de *Macrotermes* sur l'agrégation des sols profonds

L'étude des coupes de nids de *Macrotermes* du bassin versant de Booro-Borotou que nous avons réalisées, ainsi que les fosses pédologiques mises en place par Emmanuel FRITSCH, montrent clairement un travail d'agrégation par l'existence de nombreux bio-pédotubules dûs aux termites dans les sols profonds.

Tableau LI
 Propriétés physico-chimiques des horizons sous-jacents
 au nid de *M. bellicosus*

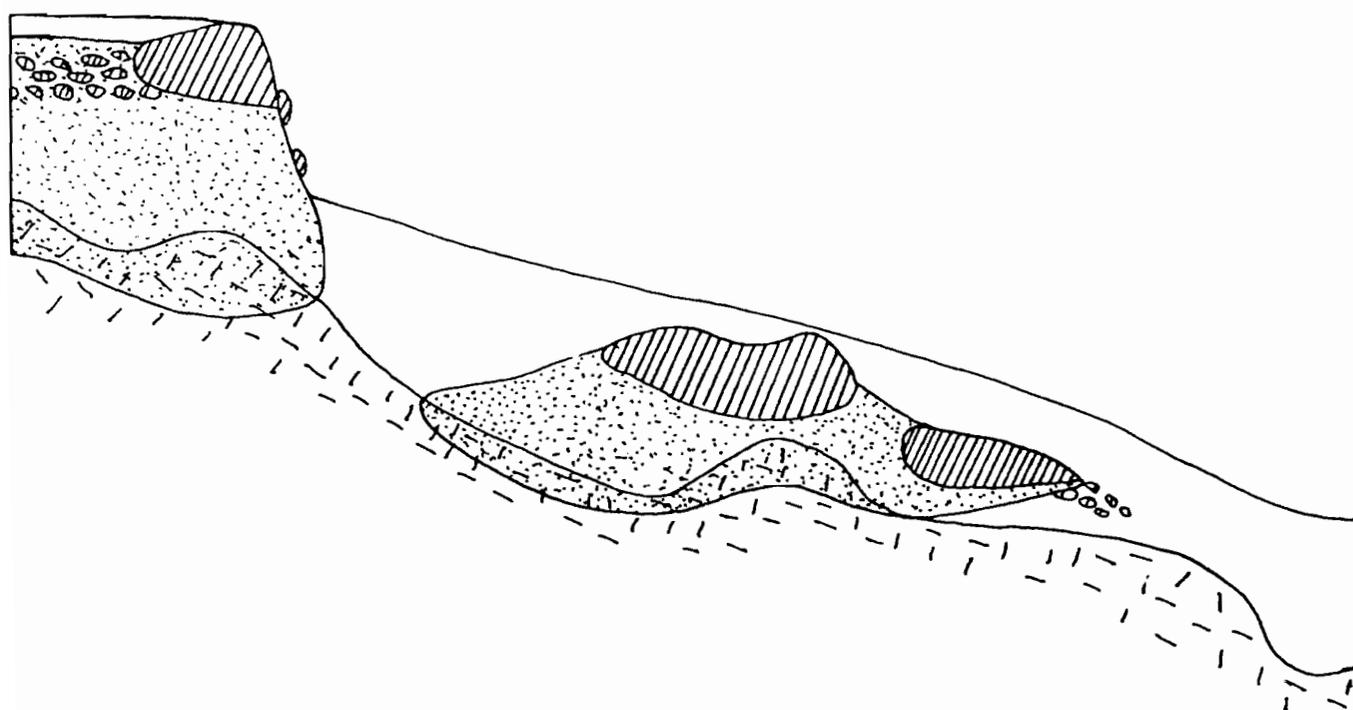
	H1	H2	H3	H4	H5	H6	H7	H7 profond
pH H ₂ O	6,0	5,3	5,1	5,2	5,5	5,6	6,8	6,3
P (g/kg)	0,002	0,002	<0,002	<0,002	<0,002	<0,002	<0,002	0,003
C.E.C.(meq/100 g)	3,1	3,4	3,5	3,5	3,5	2,7	3,7	3,6
Ca éch.(g/kg)	0,19	0,14	0,08	0,10	0,15	0,17	0,43	0,49
Na (g/kg)	0,002	0,002	0,003	0,003	0,007	0,003	0,004	0,003
Mg (meq/100 g)	0,58	0,39	0,45	0,41	0,39	0,56	0,91	0,62
K (g/kg)	0,033	0,020	0,020	0,023	0,070	0,012	0,062	0,288
N org.tot (g/kg)	0,65	0,50	0,47	0,59	0,25	0,06	0,17	0,21
C org.(g/kg)	8,2	6,0	6,0	5,7	3,1	0,9	2,4	2,7
Mat. org.(g/kg)	14,1	10,3	10,3	9,8	5,3	1,5	4,1	4,6
C/N	12,6	12,0	12,8	9,7	12,4	15,0	14,1	12,9

En effet, les données révèlent l'existence de deux sortes de micro-agrégats dans la couverture pédologique. Le premier type résulte du travail de fouissage des termites de l'espèce *Macrotermes bellicosus*. Ce travail apparaît considérable à l'emplacement des niveaux cuirassés (cf. **figure 62**). Cette activité biologique décroît avec la profondeur. Elle est cependant encore bien visible jusqu'à plus de 7 m de profondeur (Emmanuel FRITSCH, comm. pers.) et s'accompagne d'une décomposition de l'altérite en-dessous des formations cuirassées, dans la zone d'altération des gneiss.

Ces observations s'inscrivent dans la suite des travaux qui ont mis en évidence une telle activité des termites à grande profondeur: BOYER (1973, 1975a et b) constate leur présence jusqu'à 12 m de profondeur en République Centre-Africaine et il décrit l'arrachement, la fragmentation et la trituration du matériau par les mandibules du termite, aboutissant à une véritable pédoplasation (ESCHENBRENNER, 1988). L'essentiel de cette activité à grande profondeur semble correspondre à la recherche d'eau (LEPAGE *et al.*, 1974) ou de matériaux humides. RAUNET (1979), au Kenya occidental, observe que les termites prélèvent les particules de terre dans la frange supérieure de fluctuation de la nappe phréatique. En transformant la partie supérieure de l'altérite en véritable "gruyère", l'action du termite contribue activement à l'approfondissement du sol et donc à l'incorporation de matériaux à texture de sol.

Ces observations sont préliminaires et il convient de préciser l'origine actuelle ou plus ancienne des organisations micro-agrégées observées, leur pérennité ainsi que le développement spatial de telles organisations et leur conséquence sur la différenciation verticale et latérale des sols. Toutefois, les pédotubules observés semblent être de même nature que les structures déjà décrites par d'autres pédologues au sein des ensembles altéritiques: STOOPS (1968), CHATELIN (1974), BEAUDOU et CHATELIN (1979), WIELMAKER (1984) et ESCHENBRENNER (1988). Les diamètres moyens des galeries (1,5 cm) et des chambres (2 à 7 cm) correspondent aux valeurs trouvées par ESCHENBRENNER (1988). LEPAGE *et al.* (1974), dans le Sahel sénégalais, signalent des galeries de *Macrotermes* descendant au niveau de la nappe phréatique du Continental terminal (50-55 m de profondeur). Leur diamètre est de 0,8 à 1,5 cm.

Les boulettes de remplissage constituent l'unité élémentaire avec laquelle les termites construisent leurs termitières, leurs pistes et placages de récolte. Leur technique de façonnage a été décrite en détail par GRASSE (1939, 1959). Leur présence dans les



Traces d'activité de *M. bellicosus*

-  A la surface du sol (terrnière)
-  Dans les sols (zone à forte activité)

Les grands ensembles de la couverture pédologique

-  Ensemble induré (carapace, cuirasse)
-  Ensemble meuble (partie meuble du sol)
-  Ensemble d'altération (Altérite)

Figure 62

Activité épigée et hypogée de *Macrotermes bellicosus* sur les versants
du bassin de Booro-Borotou

(d'après Emmanuel FRITSCH, comm. pers.)

isotubules correspond à ce que GRASSE (1984, 1986) a qualifié de "remplissage de substitution". Leur dimension correspond à ce qui a été trouvé par ailleurs: 200-800 μm (WIELEMAKER, 1984), 300-800 μm (ESCHENBRENNER, 1988).

Toutefois, les organisations micro-agrégées d'origine termitique constatées à Booro-Borotou semblent être relativement anciennes. Trois faits nous conduisent à formuler cette hypothèse:

- les traces d'activité termitique très importantes en certains points de la couverture pédologique (en particulier à l'emplacement des niveaux indurés: carapace, cuirasse) restent toujours beaucoup plus limitées, voire absentes, à la surface du sol;

- le long des versants, l'absence de relation stricte entre les traces d'activité termitique (et son abondance) hypogée et épigée;

- la présence quasi-systématique de boulettes dans les galeries qu'elles obstruent presque complètement (pédotubules) et l'absence à ce niveau de termites; toutefois, l'ébranlement causé par la fouille des fosses peut provoquer la fuite des individus.

Il faut cependant conserver à l'esprit que l'effet d'une termitière de *Macrotermes* sur son environnement peut être très important et s'exercer relativement loin du nid lui-même: au Kenya, DARLINGTON (1982a) a montré qu'un seul nid adulte construisait près de 6 km de galeries souterraines. Cette activité, poursuivie sur plusieurs dizaines, voire plusieurs centaines ou de milliers d'années, peut aboutir à la modification profonde des profils d'altération et de pédogénèse.

Quant à la pérennité de telles organisations, on note que les organisations micro-agrégées dues aux termites se comportent différemment selon leur emplacement:

- les matériaux à texture et à structure d'altérite se prêtent mieux à la conservation des organisations termitiques que ceux à texture et à structure de sol. Ainsi, les premiers conservent dans le temps la taille et la forme des galeries. Ces galeries peuvent être "fossilisées" dans les altérites proches de la surface, plus ou moins indurées par les oxydes de fers (carapace, cuirasse). Dans ces derniers matériaux, l'activité de fouissage est très ancienne puisqu'elle est au moins antérieure à l'induration ferrugineuse.

- Dans les matériaux à texture et à structure de sol, ces organisations "termitiques" (galeries, boulettes) tendent à disparaître avec le temps si elles ne sont pas renouvelées. L'effondrement progressif de ces organisations peut être attribué à leur faible stabilité structurale, au tassement du sol sous son poids et à ses propriétés de gonflement et de retrait (CHAUVEL, 1976; TESSIER, 1984).

Dans la couverture pédologique de Booro-Borotou, le type de micro--agrégats d'origine termitique possède une grande extension. C'est donc essentiellement l'activité termitique qui a laissé une empreinte importante sur la différenciation verticale et latérale des sols. Cette empreinte est révélée surtout (car fossilisée) dans les niveaux indurés (des plateaux, mais aussi de mi-versant) et dans la zone d'altération sous-jacente. Sur les plateaux, le travail de fouissage dans la zone d'altération et les remontées biologiques sous forme de boulettes dans la partie supérieure meuble des profils ont contribué à l'incorporation de matériaux altéritiques aux matériaux à texture de sol (véritable bioturbation). Il y a eu, de ce fait, mélange et incorporation de kaolinites et hématites de plus petite taille, éclaircissement des matrices rouges et disparition de la foliation héritée du gneiss. En effaçant localement les textures et les structures lithologiques, les termites ont ainsi contribué à l'approfondissement du sol au détriment de la zone d'altération.

6.5. CONCLUSION SUR L'ACTION DES TERMITES SUR LES SOLS

6.5.1 Action selon la biologie des espèces de termites

L'action des termites sur les sols du bassin versant de Booro-Borotou peut s'apprécier du point de vue des volumes et des surfaces occupées et du point de vue des transformations physico-chimiques liées à la biologie des espèces.

Si de nombreuses recherches ont été réalisées sur les modifications physico-chimiques des sols par les termites, peu de travaux ont porté sur les surfaces et volumes épigés de termitières sur de grandes superficies. A Booro-Borotou, les termitières de *Macrotermes* couvrent les plus grandes surfaces au sol (environ 4,2 p.c.) et présentent les plus grands volumes. Elles sont suivies de celles de *Trinervitermes* et *Cubitermes* (0,05 et 0,04 p.c. respectivement). Ces valeurs apparaissent un peu faibles pour *Trinervitermes* dont certains auteurs évaluent une occupation de 1 à 2 p.c. du sol par les nids (MURRAY, 1938; SANDS, 1965c; WOOD et OHIAGU, 1976) voire 10 à 30 p.c. (LEE et WOOD, 1971b).

Les ouvriers de *Macrotermes* peuvent descendre très en profondeur pour prélever l'argile dont ils ont besoin pour l'édification du nid. La teneur en matière organique de ces termitières est hautement fonction du niveau de prélèvement du matériau de construction comme tendent à le montrer nos coupes de nids. En effet, la plus grande partie de cette matière organique n'est pas d'origine stercorale comme chez *Cubitermes*. C'est ainsi que les petites termitières de *Macrotermes* édifiées à partir de matériaux issus des couches superficielles du sol apparaissent plus riches en matières organiques que les grandes construites à partir de matériaux de profondeur. Ce comportement des constructeurs de la colonie s'illustre à l'extérieur par des changements très nets de la coloration au cours de la croissance du nid.

Les humivores du genre *Cubitermes* se nourrissent dans la partie décomposée de la litière et dans la couche humifère (ANDERSON, cité par ANDERSON et WOOD (1984) et nos observations). En effet, la plupart des humivores récoltent dans les premiers 25 cm du sol (WOOD *et al.*, 1982). Ils ingèrent une quantité importante de minéraux argileux qui sont incorporés avec les sécrétions digestives aux constructions de la termitière. Sur certains plateaux cuirassés du bassin versant de Booro-Borotou, les matériaux provenant de l'érosion des termitières de *Cubitermes* contribuent de façon importante à la formation d'un sol sur la cuirasse. Nous pensons comme BOYER (1971), que dans ce biotope, l'exploitation des fissures de la cuirasse par les ouvriers de termites pour la récolte de matériaux de construction joue également un grand rôle dans la dislocation de cette formation indurée.

Les colonies de *Trinervitermes* récoltent à l'air libre surtout la nuit mais des populations (ouvriers et soldats) ont été également souvent observées en plein jour en train de prélever des fragments de feuilles et des graines de graminées. Cette activité se déroule généralement à proximité du nid. Ces zones de récolte sont reliées au nid par des tunnels souterrains de quelques mètres de longueur et peu profonds. L'activité s'exerce donc surtout sur la strate herbacée et l'action sur les sols se limite presque entièrement aux états de surface.

Du fait de l'existence de peu de "nids purs" à Booro-Borotou, il apparaît difficile de dégager deux groupes distincts -avec ou sans grenier- comme SANDS (1961a).

6.5.2. Rôle de l'activité de récolte de *Macrotermes* sur la porosité

Cette activité s'exerce principalement par la formation des orifices de récolte. Les estimations que nous faisons paraissent faibles par rapport à celles d'autres auteurs (DARLINGTON, 1982a). Cela peut s'expliquer par le fait que compte n'a pas été tenu des petites termitières ni de l'activité des colonies souterraines, ni du changement de zones de récolte en fonction des saisons (LEPAGE, 1981). De plus, nos transects n'étaient pas aussi longs que les zones étudiées par ces auteurs. Même en multipliant nos valeurs par un facteur 2 ou 3, elles restent toujours en-dessous des 72 000 orifices/termitière de *Macrotermes michaelseni*.

De plus, nous obtenons des aires de placages de récolte plus faibles que chez *M. michaelseni* (LEPAGE, 1981b) car, à la différence de cette espèce qui se nourrit principalement de la strate herbacée, *M. bellicosus* se nourrit surtout de bois mort. Ainsi, un groupe d'ouvriers peut récolter plusieurs jours de suite dans la même aire.

6.5.3. Action sur les états de surface

JANEAU et VALENTIN (1987) ont démontré à Booro-Borotou que le ruissellement décroît depuis la calie de *Trinervitermes* spp. abandonnée jusqu'au sol témoin. L'auréole pelliculaire autour du nid correspond à un enrichissement en limon par rapport à la calie tandis que les zones inter-calies sont plus riches en sable. Les échantillons provenant de la calie et de l'auréole pelliculaire contiennent plus de sable fin que l'échantillon témoin. Ils concluent donc que les termites jouent un rôle très important dans l'enrichissement en sable fin de l'horizon superficiel. D'autres expériences de simulation de pluies ont permis à ces mêmes auteurs (comm. pers.) de mettre en évidence une augmentation de l'infiltration de l'eau dans les zones de placages de récolte de *Macrotermes*.

De la littérature, on sait que les termites souterrains affectent l'hydrologie en augmentant l'infiltration de l'eau et la rétention du sol superficiel par une augmentation de la porosité (ELKINS *et al.*, 1986).

6.5.4. Modification des sols superficiels en fonction de l'érosion des nids et de la composition du matériau

A Booro-Borotou, les teneurs en éléments fins et en éléments chimiques de la muraille du nid de *M. bellicosus* sont proches de celles des premiers horizons du profil. La chambre à meules et la loge royale constituent les parties les plus riches en éléments fins du nid.

Les résultats de l'étude granulométrique des nids de *Cubitermes* de Booro-Borotou sont comparables à ceux obtenus par WOOD *et al.* (1983) et ANDERSON et WOOD (1984) qui donnent 42 p.c. de sable et 32 p.c. d'argile.

La granulométrie des nids de *Trinervitermes* étudiés par ces auteurs est également comparable à celle de Booro-Borotou, mis à part le limon qui est deux fois plus important à Booro-Borotou.

Nos résultats montrent que l'enrichissement en bases échangeables est moins perceptible dans les termitières de *M. bellicosus* que dans celles de *Trinervitermes* et de *Cubitermes* et moins important que beaucoup de données de la littérature. Au total, la muraille contient plus de calcium et de potassium, moins d'azote et de carbone que le sol des horizons superficiels. Les matériaux M1 et M2 de celle-ci présentent cependant un rapport C/N équivalant à celui trouvé dans les horizons H1 à H3 du profil. Nos données granulométriques sont assez voisines de celles de BOYER (1971) mais les teneurs en matière organique dans les nids sont 8 à 10 fois supérieures à celles obtenues par celui-ci. Cela est sans doute lié à la relative richesse en matière organique des quatre premiers horizons du sol de Booro-Borotou.

Chez les principaux *Macrotermes*, un enrichissement en matériaux fins (NYE, 1955; STOOPS, 1964; LEE et WOOD, 1971a, b) et une augmentation des teneurs en bases totales (BOYER, 1956) ou en bases échangeables dans la termitière, ont également été établis (MALAISSE, 1978). Les teneurs en matière organique y sont par contre plus faibles (MALDAGUE, 1959; BACHELIER, 1973). Les changements des teneurs en cations échangeables sont plus variables selon les auteurs: augmentation du Mg (WILD, 1952; BOYER, 1956), augmentation du K (GOODLAND, 1965). HESSE (1955), sur des nids de *Macrotermes falciger* Gerstäcker, *M. bellicosus* et *M. subhyalinus*, observe des teneurs en P non différentes de celles du sol avoisinant.

La comparaison des propriétés chimiques des nids de *Trinervitermes* et de *Cubitermes* étudiés à Booro-Borotou avec ceux étudiés au Nigéria par WOOD *et al.* (1983) et ANDERSON et WOOD (1984) montre que:

1°) les modifications du sol par *Trinervitermes* sont relativement moins importantes que celles opérées par *Cubitermes* et les teneurs en éléments chimiques dans les deux études ne sont pas significativement différentes: pH, P (1,5 à 2 fois plus important à Boro-Borotou), N et matière organique. Cependant, le rapport C/N est plus élevé (d'environ 50 p.c.) dans le sol et les nids à Booro-Borotou.

2°) l'enrichissement des matériaux est beaucoup plus important chez *Cubitermes*, mis à part la matière organique et l'azote qui ne sont pas différents. Le rapport C/N est 50 p.c. plus élevé dans le sol et 2 fois dans les termitières de *Cubitermes* de Booro-Borotou. Seul le Ca est moins représenté dans les nids que dans le sol témoin du bassin versant. Cette augmentation de la teneur en cations échangeables et du P résultant des humivores serait une conséquence du transit du sol dans l'intestin au pH très acide du termite (BIGNELL et ANDERSON cités dans ANDERSON et WOOD, 1984).

Les matériaux utilisés dans la construction des nids de termites et les structures telles que les placages de récolte des Macrotermitinae subissent continuellement l'action érosive des pluies et du vent (NYE, 1955; WATSON, 1960; WILLIAMS, 1968, 1978). A cela il faut ajouter les cas où le nid s'effondre. Ces deux phénomènes conduisent à une redistribution de ces matériaux "termitiques" sur les sols environnants qu'ils enrichissent en éléments fins et en éléments chimiques. Cette activité de redistribution, plus forte pour les nids abandonnés, a été estimée à une accumulation sur les horizons du sol de 0,1 à 0,0125 mm/an par LEE et WOOD (1971b) et de 0,5 à 0,025 mm/an par HOLT *et al.* (1980). Elle est la source de la grande richesse en nutriments autour des nids de *Amitermes laurensis* (SPAIN et OKELLO-OLOYA, 1985) et pourrait expliquer la meilleure croissance des végétaux dans certains cas.

6.5.5. Action des termites sur les sols profonds

De l'observation des trois groupes distingués en fonction de la biologie, il ressort que c'est le genre *Macrotermes* qui exerce une action importante sur les sols profonds du bassin versant de Booro-Borotou. D'après nos coupes de termitières, nous pensons qu'une partie du matériau de construction de *M. bellicosus*, pour les moyens et les grands nids, est prélevée dans les horizons profonds et dans la couche hydromorphe tachetée imbibée par la nappe phréatique. Cette observation est confortée par l'éventail des couleurs des termitières qui vont du beige au grisâtre pour certaines et de l'ocre au rouge pour d'autres. L'observation sur le terrain montre qu'une même termitière présente plusieurs couleurs durant sa phase de croissance. Il ne semble pas qu'à Booro-Borotou les termitières de *Macrotermes* du dernier groupe soient construites à partir d'un matériau résultant de la destruction de termitières antérieures comme l'observe RAUNET (1979).

M. bellicosus fabrique et assemble des micro-agrégats ("boulettes termitiques") observés sur les profils de sol situés sous les termitières et dans des zones qui en sont actuellement dépourvues. Cette activité qualifiée de "bio-agrégation"

(ESCHENBRENNER, 1988) est très importante dans l'évolution des sols tropicaux. Ces boulettes ont fait l'objet de nombreuses études (STOOPS, 1970, 1983; BEAUDOU, 1972; CHAUVEL, 1976; CHAUVEL *et al.*, 1978; BEAUDOU et CHATELIN, 1979).

Mise à part cette action de prélèvement de sol en profondeur, il est prouvé que les termites peuvent descendre jusqu'à 52 m puiser l'eau nécessaire directement au niveau de la nappe phréatique (LEPAGE *et al.*, 1974).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Le rôle des termites dans le bassin versant de Booro-Borotou résulte de la biologie des espèces. Il dépend des matériaux utilisés et du mode de construction des nids, ainsi que du mode de récolte de nourriture et des aliments récoltés. Notre étude a montré l'intérêt de cette approche biologique si l'on veut comprendre l'importance des populations de termites sur le fonctionnement de l'écosystème.

Les espèces interviennent en interaction avec les facteurs de leur environnement que sont la couverture pédologique, la topographie, la végétation et l'influence humaine (les jachères).

Dans ce mémoire, nous avons envisagé successivement le peuplement en termites, la dynamique des nids épigés, leur action sur les sols, en mettant en avant, les points saillants des résultats obtenus. Certains de ces résultats ont fait l'objet de publications et notes (LEPAGE et TANO, 1986 et 1988; TANO et LEPAGE, 1987, 1989 et 1990).

Du fait de notre insertion dans un programme pluridisciplinaire (HYPERBAV), destiné à mieux comprendre les paramètres de l'hydraulicité d'un bassin versant, notre étude du rôle des termites peut s'envisager selon deux aspects complémentaires: d'une part le point de vue du biologiste (termitologue), en terme d'analyse de peuplements de termitières épigées, de dynamique de ces nids et de corrélations avec les facteurs du milieu, et d'autre part le point de vue du pédologue qui s'intéresse à l'action des termites sur les sols, les mouvements d'eau et la végétation.

1. BIOLOGIE ET ECOLOGIE DES ESPÈCES

En ce qui concerne les espèces présentes, le peuplement de Booro-Borotou est apparu très riche et diversifié, ce qui correspond à la diversification des sols (FRITSCH et PLANCHON, 1987) et de la végétation (MITJA, 1990). Cela correspond, ainsi qu'il a été indiqué, à un mélange d'influences climatiques d'origine soudanienne et d'origine guinéenne sur le milieu du bassin versant.

Divers travaux réalisés en Afrique de l'Ouest tendent à montrer que du Nord au Sud, lorsque la pluviosité augmente en passant de la végétation sahélienne aux savanes soudanienne et guinéenne et à la forêt, le nombre d'espèces de termites rencontrées augmente en passant de moins de 20 espèces au Sahel à près de 50 en forêt du Cameroun (revue de WOOD, in WOOD *et al.*, 1982, **tableau VII**) et que 72 p.c. des espèces de forêt sont des humivores. Le total des espèces trouvées au cours de notre recherche (42) ainsi que la forte proportion d'humivores parmi ces espèces (40 p.c.) par rapport aux autres pourcentages observés dans les autres savanes étudiées (13 à 36 p.c.), nous confirme l'originalité du peuplement en termites du bassin versant et, par conséquent, la diversité de son action sur le milieu.

Les densités obtenues pour les principaux constructeurs de nids épigés se situent à l'intérieur des marges citées par d'autres auteurs pour d'autres milieux. L'originalité de notre étude réside dans la coexistence sur quelques centaines de m², d'espèces de biologie différente qui présentent rarement des abondances concomitantes aussi élevées: jusqu'à 45 nids de *Trinervitermes*, 192 nids de *Cubitermes* et 4 termitières vivantes de *Macrotermes* par hectare.

Du fait de ces densités relativement importantes des termitières épigées, notre étude a montré que, tant pour les surfaces basales occupées que pour les volumes de sol néogène impliqués, les quantités mesurées situaient le bassin versant de Booro-Borotou parmi les milieux où l'influence des termites est une des plus fortes par rapport aux données que l'on connaît d'après la littérature (**tableaux XXIII et XXIV**): rappelons que les termitières peuvent occuper jusqu'à 10 p.c. de la surface du sol et représenter un poids de terre de près de 500 t par ha (**tableau XXVI**).

L'étude de la dynamique des nids réalisée grâce à un suivi sur plusieurs années, a apporté des données nouvelles et originales qui remettent en question l'image couramment admise quant à la pérennité dans le temps des puissants édifices des *Macrotermes*. Rappelons qu'au bout de 3 ans d'observations, il ne reste que 5 p.c. de la population initiale de nids. Déjà COLLINS (1977a) avait trouvé que le turn-over des nids pouvait être très élevé et correspondre, selon les années, à des variations rapides de densités. Le présent mémoire a montré des turn-overs différents selon la taille des nids: la grande majorité d'entre eux étant soumise à un fort taux de renouvellement et seuls quelques nids de grande taille peuvent subsister au cours du temps.

Les vitesses de croissance des nids de *Macrotermes* sont très variables, ce qui peut dépendre de beaucoup de facteurs, tels que la taille des colonies, les types de sols et la saison (comme le suggère COLLINS, 1981). Mais les valeurs que nous avons obtenues quant à la croissance de certains jeunes nids sortis du sol, qui peuvent atteindre et dépasser 2 m de hauteur en une seule année, démontrent la capacité énorme d'accroissement des colonies. Cette capacité, alliée à la forte production d'ailés rapportée dans la littérature pour les colonies de *Macrotermes* (LEPAGE, 1974a, 1991; COLLINS, 1981; DARLINGTON, 1982b) peut fort bien expliquer des phénomènes qui s'apparentent à des "pullulations" de populations de termitières à l'échelle de quelques années. Ces fluctuations d'abondance ont été montrées par plusieurs auteurs en fonction d'une interaction des *Macrotermes* avec leurs prédateurs Dorylines (LEPAGE, 1984).

L'observation des termitières des trois principaux groupes étudiés à Booro-Borotou (*Macrotermes*, *Cubitermes* et *Trinervitermes*) montre que l'équilibre de la faune termitique se modifie au fil du temps. Malgré la grande variabilité des résultats, il semble exister une action négative des nids de *Macrotermes* sur les populations de *Cubitermes*. Cette action négative doit s'exercer par l'intermédiaire du vaste territoire

plus ou moins permanent du nid de *Macrotermes* (DARLINGTON, 1982a). Le réseau de galeries du nid (plusieurs kilomètres par ha) empêcherait l'établissement durable d'autres colonies.

L'étude des distributions des termitières épigées (méthode de DIGGLE) montre qu'à Boro-Borotou, elles se font de manière agrégative. Ce qui diffère des résultats d'autres auteurs qui ont montré une distribution au hasard de nids (POMMEROY, 1976; COLLINS, 1977a), en utilisant il est vrai, des méthodes différentes (CLARK et EVANS, 1954). Compte tenu des variations importantes de densité et de répartition des nids d'une année à l'autre, il n'est pas étonnant de trouver des résultats différents en apparence. La mise en évidence ou non d'un phénomène agrégatif dépend également de l'unité de regroupement utilisé (dimension de la parcelle d'échantillonnage).

L'étude de l'évolution des peuplements dans les champs et les jachères montre que l'anthropisation du milieu entraîne une baisse drastique des populations de termitières, baisse due à l'action directe de l'homme et à l'action indirecte résultant de la modification du milieu. Nous avons également montré comment les proportions des différents groupes évoluaient au cours du temps, ce qui signifie des impacts différents sur le milieu en fonction de l'âge des jachères.

Toutefois, bien que des différences de répartitions des populations de termitières épigées soient observables en fonction des facteurs environnementaux, il est difficile de démontrer que l'un ou l'autre de ces facteurs ait un effet individuel dominant sur l'abondance des nids. Le fait qu'il existe une forte corrélation entre certaines de ces variables environnementales (sol et végétation par exemple) explique en partie cette difficulté. Selon les années et selon une répartition différente des nids, nous pouvons avoir, pour un même milieu, des corrélations différentes entre ces nids et leur environnement. Pour résumer, la variation temporelle de la densité des nids et de leur répartition masque leur variation spatiale.

Chez les fourrageurs *Trinervitermes* et les humivores *Cubitermes*, l'influence du milieu sur la répartition des espèces semble beaucoup plus nette que chez le champignonniste *Macrotermes*. Simplement par le fait que leurs colonies, de plus petite taille et moins protégées, sont plus sensibles aux facteurs du milieu, dont le feu. Plusieurs auteurs ont en effet noté une réduction des populations de nids vivants de *Trinervitermes* par l'effet du feu de brousse, alors que les termitières de champignonnistes étaient peu touchées. Cette action du feu s'observe aussi bien sur de courtes que de longues périodes (SANDS, 1965d; BENZIE, 1986).

2. ACTION SUR LES SOLS ET LA VEGETATION

Les traits biologiques mis en évidence dans le cas des trois groupes de termitières épigées et leurs conséquences écologiques permettent maintenant de comprendre l'action des termites sur le milieu du bassin versant. Nous détaillons cinq aspects principaux de cette action qui nous paraissent particulièrement significatifs.

2.1 Apport de sol néogène

Les quantités de terre en jeu dans les constructions des termitières, particulièrement pour l'espèce *Macrotermes bellicosus*, constituent un apport non négligeable de nouveau sol au dessus de la surface. La composition est différente de celui en place (27 à 32 p.c. d'argile dans la muraille et même jusqu'à 53 p.c. dans les parois de la chambre à meules, contre 18 p.c. pour l'horizon superficiel: **tableau XLIX**).

L'enrichissement en éléments fins des nids de *Macrotermes* est expliqué par la remontée de matériaux de profondeur mais aussi par la possibilité pour les ouvriers de certains termites de fabriquer, par broyage et trituration salivaire, des argiles à partir des micas (BOYER, 1973). La concentration des éléments chimiques (bases notamment) aurait pour origine, d'une part l'incorporation des minéraux non évolués riches en Fe, Mg, Ca, K et Na, tels que les micas, apathite, disthène, etc., et d'autre part le rejet de produits de métabolisme des termites, et à un moindre degré, des apports d'eau de la climatisation du nid (BOYER, 1973).

En ce qui concerne les propriétés chimiques de ce sol, nos résultats confirment les observations de la plupart des auteurs (MALDAGUE, 1959; POMEROY, 1976, 1983b) quant à sa relative pauvreté en bases échangeables et en matière organique. Ceci résulte du mode de nutrition des *Macrotermes*, utilisant la symbiose pour recycler complètement la nourriture consommée et du mode de construction de leur nid, sans incorporation de matières fécales. Le carbone consommé par les populations de *Macrotermes* est dissipé essentiellement sous forme de CO₂ provenant de la respiration des individus et surtout du champignon *Termitomyces* (COLLINS, 1977a). Compte tenu des quantités importantes de litière qui entrent dans les nids des Macrotermitinae, avec si peu de retour au sol, certains auteurs ont même mis en cause l'action de ces termites pour expliquer la relative pauvreté des sols tropicaux en matière organique (WATSON, 1977).

En revanche, bien que les quantités de sol en jeu soient notablement inférieures (de 100 à 200 fois moins) pour les nids de *Cubitermes* et de *Trinervitermes*, leur richesse relative en éléments nutritifs peut se traduire par une modification notable du sol superficiel: la capacité d'échange de la paroi du nid de *Cubitermes* est 2 fois celle

du sol environnant et la teneur en matière organique en est de plus de 50 p.c. supérieure. On retrouve la même élévation du contenu en matière organique pour les nids de *Trinervitermes*, avec des valeurs en cations échangeables plus fortes que le sol témoin (plus de 3 fois la teneur en potassium). Dans ces nids, les teneurs en azote sont aussi 2 à 3 fois plus importantes que celles du sol témoin comme l'avait observé MURRAY (1938).

Dans le cas de *Macrotermes*, à l'apport de sol résultant de l'érosion des nids, et particulièrement des nids morts, s'ajoute le sol utilisé pour les placages de récolte (jusqu'à plusieurs kg/m²). A la différence de l'érosion des termitières, étroitement localisé, ce sol utilisé lors de la récolte est réparti de manière plus homogène, puisque l'activité intervient jusqu'à plus de 15 m du nid, mais la composition de ce matériau diffère peu du sol en place (**tableau XLVIII**).

Au total, l'aire couverte par les termitières dans le bassin versant (*Macrotermes* principalement; entre 2,3 et 9,8 p.c. de la surface), est comparable aux exemples rapportés par SYS (1955) au Zaïre (4,3 à 7,8 p.c.), mais plus élevée que les aires mesurées au Nigéria (KANG, 1978). Cette immobilisation peut donc constituer un handicap à la préparation des sols. En effet, les matériaux des grandes termitières (qui proviennent des sols profonds et sont donc pauvres en nutriments pour les plantes) créent des zones de moindre productivité susceptible de persister plusieurs années. Au total, on peut dire, compte tenu des densités observées, que les grandes termitières ajoutent à la variabilité du milieu (sol et végétation).

2.2 Augmentation du ruissellement

Dans les constructions, le sol apporté qui est généralement plus riche en éléments fins (cf. § précédent) conduit à une accentuation du ruissellement. Lors des pluies, par un phénomène de "battance", les espaces poreux sont colmatés et la lame d'eau peut ruisseler, d'autant plus que les pentes sont fortes (aspect en dôme des nids érodés de *Macrotermes*). Cette érosion est particulièrement forte lorsque les colonies sont mortes et que l'action ameublissante des termites (cf. § ci-dessous) ne vient plus contrebalancer l'action négative du matériau de leur nid.

C'est pourquoi la mortalité des colonies constatée dans les champs ou les jachères récentes a des conséquences importantes et accroît en quelque sorte la pauvreté du milieu et les phénomènes érosifs.

A cet égard, le volume propre de la termitière ne constitue pas une indication certaine de la surface de sol influencée par l'érosion. Il faut faire intervenir la biologie de l'espèce de termite: son mode de récolte et surtout son mode de construction. Une mention particulière doit être faite pour les termitières de *Trinervitermes*, particulièrement abondantes dans les milieux découverts, comme la savane arbustive

claire (4,2 nids/ha pour les vivants et 1,65 nids/ha pour les morts, **tableau XVI**), où leur taille est également plus grande (0,202 m² par nid, **tableau XVIII**). Si la somme des surfaces de base des nids reste globalement faible (environ 12 m² par ha dans ce même milieu), leur influence s'étend bien au-delà: le rayon de l'auréole pelliculaire peut atteindre 5,55 m (JANEAU et VALENTIN, 1987), d'où une surface d'action d'environ 100 m² par nid. PLANCHON *et al.* (1987) ont montré comment les surfaces peu boisées, associées à un encroûtement plus ou moins permanent, pouvaient donner naissance à des ravines d'érosion.

Toutefois, une appréciation exacte du rôle du sol remanié par les termites, rôle qui dépend de la biologie de l'espèce considérée, demanderait une étude suivie en collaboration étroite avec des pédologues des états de surface. Des expériences de simulation de pluies (ASSELIN et VALENTIN, 1978, CASENAVE, 1982) devraient être conduites dans différentes situations (selon l'espèce constructrice, l'état du nid, le sol et la saison). Nous n'avons pu les faire dans le cadre de ce travail, compte tenu de la lourdeur du dispositif à employer.

2.3 Augmentation de la porosité

Par leur activité de récolte et leur remaniement des horizons, les constructeurs des nids épigés contribuent notablement à accroître la porosité des horizons superficiels du sol, facilitant ainsi l'aération et la pénétration de l'eau dans les horizons profonds.

Cette facilitation de la pénétration de l'eau dans les horizons profonds du sol est consécutive à l'activité faunique qui remanie les horizons en brisant les organisations superficielles et en créant une macroporosité localement très forte. L'action de l'espèce *Macrotermes bellicosus* est particulièrement spectaculaire à cet égard à l'intérieur de ses aires de récolte. Cette activité correspond d'une part au creusement d'un réseau de galeries plus ou moins permanentes, étudiées par DARLINGTON (1982) pour *Macrotermes michaelsoni* et par LEUTHOLD *et al.* (1991) pour *Macrotermes bellicosus*. Le total peut atteindre une longueur de plusieurs kilomètres par hectare. D'autre part, ces galeries débouchent à la surface du sol par de nombreux orifices, appelés "trous de récolte", dont nous avons chiffré l'importance: leur nombre peut atteindre 300 par m², lorsque la récolte est intense, soit l'équivalent d'une surface de 56 cm². Nous avons estimé, grossièrement, que l'ensemble des trous de récolte de *Macrotermes* pouvait correspondre à un trou d'environ 4 m² pour l'ensemble du bassin versant.

Les quelques expériences de simulations de pluies qui ont été faites, de manière comparative entre sol témoin et zones de récolte de *Macrotermes* (VALENTIN, comm. pers.) montrent en effet des valeurs d'infiltration 4 à 5 fois supérieures dans le second cas.

Cette action physique des animaux se superpose et s'ajoute à leur intervention dans la fragmentation de la litière en place, en particulier pour les litières d'origine ligneuse, qui sont fragmentées et incorporées au sol superficiel. Cette action accroît également l'aération de la surface du sol et brise les croûtes.

2.4 Interaction avec la végétation

En ce qui concerne l'interaction de la dynamique des nids de termites avec la végétation et en particulier avec le peuplement ligneux, et ses conséquences dans l'évolution du milieu, depuis la jachère jusqu'à la végétation naturelle, nos premiers résultats montrent une action des termites dans l'hétérogénéité du paysage. L'intervention importante des termitières dans cette hétérogénéité a été signalée par plusieurs auteurs (DARLINGTON, 1985; KOMANDA, 1978 a, b; MALAISSE, 1978; SOYER, 1983).

Les termitières constituent des "perturbations" de la disponibilité en eau et en nutriments, avec leurs conséquences sur la dynamique du peuplement ligneux. Cette action est la conséquence de plusieurs phénomènes: modification de l'équilibre herbe/arbre, protection contre le feu (feux précoces versus feux tardifs), meilleur recyclage des nutriments (dégradation des tanins) selon un turn-over plus lent qui favoriserait la strate ligneuse, fourniture enfin d'éléments indispensables, tel le phosphore (selon ce qui a été observé dans des milieux du Nigeria pour le genre *Cubitermes*: WOOD *et al.*, 1983). Le rôle des termitières en tant que "patches" riches en nutriments dans un milieu plus pauvre a également été signalé par SALICK *et al.* (1983) en forêt amazonienne.

2.5 Action sur les sols profonds

Enfin les termites auraient une action sur les sols plus profonds, dont on commence seulement à mesurer l'importance. Cette action se manifeste principalement sous les niveaux indurés (sols carapacés, cuirasse) (Emmanuel FRITSCH, comm. pers.), jusqu'à plus de 7 m de profondeur. En ce sens, l'étude menée à Booro-Borotou s'inscrit dans la suite des travaux qui ont souligné l'impact des termites sur la pédogénèse (LEVEQUE, 1975; ESCHENBRENNER, 1988; RAUNET, 1979) et confirme la profondeur à laquelle cette action pouvait se manifester (LEPAGE *et al.*, 1974).

Cette activité correspond peut-être au prélèvement des matériaux nécessaires à la construction des nids et, plus certainement à l'alimentation en eau de la termitière (collecte de matériaux très humidifiés, consommation d'eau libre).

Les micro-agrégats d'origine termitique dans les profils de sol sont un facteur important de la différenciation latérale et verticale des profils (FRITSCH, comm. pers.): l'activité biologique des termites incorpore des matériaux altéritiques profonds aux matériaux du sol qui les recouvre et contribuent ainsi à l'approfondissement de ce sol.

BIBLIOGRAPHIE

- ABE, T. and MATSUMOTO, T., 1979. Studies on the distribution and ecological role of termites in a lowland rain forest of West Malaysia. (3) Distribution and abundance of termites in Pasoh forest reserve. *Jap. J. Ecol.*, 29: 337-351.
- AKAMIGBO, F., 1984. The role of nasute termites in the genesis and fertility of Nigerian soils. *Pédobiologie*, 34: 179-189.
- ALBERGEL, J., 1987. Génèse et prédétermination des crues au Burkina Faso. Du m² au km², étude des paramètres hydrologiques et de leur évolution. Thèse de Doctorat Université Paris VI, 336 p., multigr.
- ALONI, K., 1975. Contribution à l'étude de la genèse des nodules carbonatés dans les hautes termitières du haut Shaba (Zaïre). *Ann. Fac. Sci. Lumbumbashi*, 4: 79-84.
- ANDERSON, J.M. and INGRAM, J., 1989. Tropical Soil Biology and Fertility programme. Methods handbook. C.A.B. Oxford.
- ANDERSON, J.M. and WOOD, T.G., 1984. Mound composition and soil modification by two soil-feeding termites (Termitinae, Termitidae) in a riparian Nigerian forest. *Pedobiologia*, 26: 77-82.
- ARSHAD, M.A., 1982. Influence of the termite *Macrotermes michaelseni* (Sjost.) on soil fertility and vegetation on a semi-arid savannah ecosystem. *Agro-Ecosystems*, 8: 47-58;
- ASSELIN, J. et VALENTIN, C., 1978. Construction et mise au point d'un infiltromètre à aspersion. *Cah. ORSTOM, Sér. Hydrol.*, 15(4): 321-350.
- AUBREVILLE, A., 1957. Accord à Yangambi sur la nomenclature des types africains de végétation. *Bois et forêts des tropiques*, 51: 23-27.
- BACHELIER, G., 1973. Faune des sols et termites. In: *Les sols ferrallitiques* tome IV. La matière organique et la vie dans les sols ferrallitiques, éd. BOISSEZON, P., MOUREAUX, C., BOCQUEL, G. et G. BACHELIER. Coll. Initiation-Documentations Techniques n° 21, ORSTOM Paris, pp.107-142.
- BARONI-URBANI, C., JOSENS, G. and PEAKIN, G.J., 1978. Empirical data and demographic parameters. In: *Production Ecology of Ants and Termites*, ed. BRIAN, M.V., Cambridge Univ. Press. pp. 5-44.
- BEAUDOU, A.G., 1972. Expression micromorphologique de la micro-agrégation et de l'illuviation dans certains horizons de sols ferrallitiques centrafricains et dans les sols hydromorphes associés. *Cah. ORSTOM, Sér. Pédol.*, 10(4): 357-371.
- BEAUDOU, A.G. et CHATELIN, Y., 1979. La pédoplasation dans certains sols ferrallitiques rouges de savane en Afrique centrale. *Cah. ORSTOM, Sér. Pédol.*, 18(1): 3-8.
- BEAUDOU, A.G. et SAYOL, R., 1980. Etude pédologique de la région de Boundiali-Korhogo (Côte-d'Ivoire). Cartographie et typologie sommaire des sols. Feuille Boundiali, Feuille Korhogo, à 1/200 000. *Trav. et Doc. ORSTOM*, n° 12. 281p.
- BENZECRI, J.P. et BENZECRI, F., 1980. Pratique de l'analyse des correspondances. Dunod, Paris. 424 p.

- BENZIE, J.A.H., 1986. The distribution, abundance, and the effects of fire on mound building termites (*Trinervitermes* and *Cubitermes* spp., Isoptera: Termitidae) in northern guinea savanna West Africa. *Oecologia*, 70: 559-567.
- BIGNELL, D.E. et ANDERSON, J.M., 1980. Determination of pH and oxygen status in the guts of Lower and Higher Termites. *J. Insect Physiol.*, 26: 183-188.
- BOA, D., 1989. Caractérisation, propriétés hydrodynamiques, contraintes et potentialités des sols gravillonnaires: cas de Booro-Borotou (Région de Touba, Nord-Ouest de la Côte-d'Ivoire). Thèse de Docteur-Ingénieur, Université d'Abidjan, Côte-d'Ivoire. 131 p. + annexes.
- BOA, D. et FRITSCH, E., 1987 a. Bassin versant de Booro-Borotou, carte des gravillons à 1/2500. ORSTOM, Adiopodoumé.
- BOA, D. et FRITSCH, E., 1987 b. Bassin versant de Booro-Borotou, carte de la profondeur de l'induration à 1/2500. ORSTOM, Adiopodoumé.
- BODOT, P., 1961. La destruction des termitières de *Bellicositermes natalensis* Hav., par une fourmi, *Dorylus* (Typhlopone) *dentifrons* Wasman. *C.R. Acad.Sc. Paris*, tome 253: 3053-3054.
- BODOT, P., 1964. Etudes écologique et biologique des termites dans les savanes de Basse Côte-d'Ivoire. In: *Etude sur les termites africains*, éd. BOUILLON, A., Masson, Paris: 251-262.
- BODOT, P. 1966., Etude écologique et biologique des termites des savanes de Basse Côte-d'Ivoire. Thèse de Doctorat es Sciences, Aix-Marseille. 190 p.
- BODOT, P., 1967 a. Etude écologique des termites des savanes de Basse Côte-d'Ivoire. *Insectes sociaux*, Paris, 14(3): 229-258.
- BODOT, P., 1967 b. Cycles saisonniers d'activité collective des termites de basse Côte-d'Ivoire. *Insectes Sociaux*, Paris, 14(4): 359-388.
- BOUILLON, A., 1958. Les termites du Katanga. *Les Naturalistes belges*, 39 (6): 198-209.
- BOUILLON, A., 1970. Termites of the Ethiopian Region. In: *Biology of termites*, ed. KRISHNA, K. and WEESNER, F.M. Academic Press, N.Y. and London, vol.2: 153-280.
- BOUILLON, A. et KIDIÉRI, S., 1964. Répartition des termitières de *Bellicositermes bellicosus* rex Grassé et Noirot dans l'Ubangi, d'après les photos aériennes. Corrélations écologiques qu'elle révèle. In: *Etudes sur les Termites Africains* (A. BOUILLON, éd.). Université de Léopoldville. pp. 373-376.
- BOUILLON, A. et MATHOT, G., 1964. Observations sur l'écologie et le nid de *Cubitermes exiguus* Mathot. Description de nymphes-soldats et d'un pseudimago. In: *Etudes sur les termites Africains*, éd. A. BOUILLON, Université de Léopoldville, pp. 215-230.
- BOUILLON, A. et MATHOT, G., 1965. Quel est ce termite africain? *Zooleo* n° 1, Leopoldville Univ., Leopoldville. 115 p.
- BOUILLON, A. et MATHOT, G., 1966. Quel est ce termite africain? *Zooleo* n° 1, suppl. 1. 23 p.

- BOUILLON, A. et MATHOT, G., 1971. Quel est ce termite africain? *Zooleo* n°1, suppl. 2. 48 p.
- BOYER, P., 1956. Les bases totales dans les matériaux de la termitière de *Bellicositermes natalensis* (Hav.). *VI ème Congrès de la Science du sol*, Paris III, 17: 105-110.
- BOYER, P., 1971. Les différents aspects de l'action des termites sur les sols tropicaux. *In: La vie dans les sols*, éd. P. PESSON, Paris; Gauthier-Villars. pp. 281-334.
- BOYER, P., 1973. Action de certains termites constructeurs sur l'évolution des sols tropicaux. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, Paris. 12(15): 329-498.
- BOYER, P., 1975 a. Etude particulière de trois termitières de *Bellicositermes* et de leur action sur les sols tropicaux. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, Paris. 12(17): 273-446.
- BOYER, P., 1975 b. Les différents aspects de l'action des *Bellicositermes* sur les sols tropicaux. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, Paris. 12(17): 447-504.
- BUXTON, R.D., 1979. The role of termites in the ecology of Tsavo National Park, Kenya. Ph.D. Oxford university. 224 p.
- CASENAVE, A., 1982. Le mini-simulateur de pluies. Conditions d'utilisation et principes de l'interprétation des mesures. *Cah. ORSTOM, Sér. Hydrol.*, 10(4): 207-227.
- CHATELIN, Y., 1974. Les sols ferrallitiques. Tome 3: l'altération. *Init. Doc Tech. ORSTOM*, 24, 144 p.
- CHAUVEL, A., 1976. Recherches sur la transformation des sols ferrallitiques dans la zone tropicale à saisons contrastées. Thèse Sciences Strasbourg et *Travaux et Documents, ORSTOM*, n° 62, 1977. 532 p.
- CHAUVEL, A., BOCQUIER, G. et PEDRO, G., 1978. La stabilité et la transformation de la microstructure des sols rouges ferrallitiques de Casamance (Sénégal). *Proc. Vth Int. Work. Meet. Soil Micromorph.*, Granada, M. Delgado ed., vol. II: 779-813.
- CHEVALLIER, P., 1982. Simulation de pluie sur deux bassins versants sahéliens (Mare d'Oursi, Haute-Volta). *Cah. ORSTOM, Sér. Hydrol.*, 19(4): 253-297.
- CHEVALLIER, P., 1988. Complexité hydrologique du petit bassin versant. Exemple en savane humide, Booro-Borotou (Côte-d'Ivoire). Thèse Doctorat, Université de Montpellier, 331 p.
- CHEVALLIER, P., BERTHELOT, M., ETIENNE, J. et LAPETITE, J.M., 1987. Observations climatologiques à la station de Booro-Borotou (Côte-d'Ivoire), année 1986. Doc. multigr., Centre ORSTOM, Adiopodoumé, 46 p.
- CHEVALLIER, P., BERTHELOT, M. et LAPETITE, J.M., 1988. Observations climatologiques à la station de Booro-Borotou (Côte-d'Ivoire), janvier 1987 - mars 1988. Doc. multigr., Centre ORSTOM, Adiopodoumé, 51 p.
- CHEVALLIER, P., ETIENNE, J. et LAPETITE, J.M., 1986. Observations climatologiques à la station de Booro-Borotou (Côte-d'Ivoire), année 1985. Doc. multigr., Centre ORSTOM, Adiopodoumé, 42 p.

- CLARK, P.J. and EVANS, F.C., 1954. Distance to nearest neighbours as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, 35: 445-453.
- COATON, W.G.H., 1948. The snouted harvester termite (*Trinervitermes*). *Farming in South Africa*, 23: 97-108.
- COATON, W.G.H., 1951. The snouted harvester termite, natural mortality as an aid to chemical control. *Farming in South Africa*, 26: 263-267 & 277.
- COATON, W. G. H. and SHEASBY, J. L., 1972. Preliminary report on a survey of the termites (Isoptera) of South West Africa. *Cimbebasia*, Memoir n°2. 130 p.
- COLLINS, N.M., 1977 a. The population ecology and energetics of *Macrotermes bellicosus* (Smeathman) Isoptera. Ph.D. University of London. 334 p.
- COLLINS, N.M., 1977 b. Oxford expedition to the Edea-Marienberg Forest Reserve, United Republic of Cameroon, 1973. *Bull. Oxf. Univ. Explor. Club, New Series*, 3: 5-15.
- COLLINS, N.M., 1979. The nests of *Macrotermes bellicosus* (Smeathman) from Mokwa, Nigeria. *Insectes Sociaux* 26(3): 240-246.
- COLLINS, N.M., 1981. Population, age structure and survivorship of colonies of *Macrotermes bellicosus* (Isoptera: Macrotermitinae). *J. An. Ecol.*, 50: 293-311.
- COLLINS, N.M., 1982. The interaction and impact of domestic stock and termites in a Kenyan rangeland. In: M.D. BREED, C.D. MICHENER & H.E. EVANS, eds., *The Biology of Social Insects*. Westview Press, Boulder, Colorado, p. 80-84.
- COLLINS, N.M., 1983. Termite populations and their role in litter removal in Malaysian rain forests. In: *Tropical rain forest: Ecology and Management*. Ed. SUTTON, S.L., WHITMORE, T.C. and CHADWICK, A.C. pp. 311-325.
- C.S.A., 1956. Phytogéographie (Yangambi, 1956), C.C.T.A., 22. 35 p.
- DARLINGTON, J.P.E.C., 1982 a. The underground passages and storage pits used in foragings by a nest of the termite *Macrotermes michaelsoni* in Kajiado, Kenya. *J. of Zoology*, London, 198: 237-247.
- DARLINGTON, J.P.E.C., 1982 b. Population dynamics in an African fungus-growing termite. In: *The Biology of Social Insects* (eds. M.D. BREED, C.D. MICHENER and H.E. EVANS), Boulder, Colorado; Westview Press. pp. 54-58.
- DARLINGTON, J.P.E.C., 1985. The structure of mature mounds of the termite *Macrotermes michaelsoni* in Kenya. *Insect Sci. Applic.* 6(2): 149-156.
- DEVINEAU, J.L., LECORDIER, C. et VUATTOUX, R., 1984. Evolution de la diversité spécifique du peuplement ligneux dans une succession préforestière de colonisation d'une savane protégée des feux (Lamto, Côte-d'Ivoire). *Candollea*, 39: 103-134.
- DIGGLE, P.J., 1979. On parameters estimation and goodness of fit testing for spatial points pattern. *Biometrics*, 87-101.

- DIOMANDE, T., 1981. Etude du peuplement en fourmis terricoles des forêts ombrophiles climaciques et des zones anthropisées de la Côte-d'Ivoire méridionale. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université d'Abidjan. 288 p.
- ELKINS, N.Z., SABOL, G.V., WARD, T.J. and WHITFORD, W.G., 1986. The influence of subterranean termites on the hydrological characteristics of a Chihuahuan desert ecosystem. *Oecologia*, : 1-8.
- ELDIN, M., 1971. Le climat. In: Le milieu naturel de la Côte-d'Ivoire. *Mémoires ORSTOM*, Paris, 50: 75-108.
- ESCHENBRENNER, V., 1988. Les glébules des sols de Côte-d'Ivoire. Nature et origine en milieu ferrallitique. Modalités de leur concentration. Rôle des termites. Tomes 1-2. Ed. ORSTOM, *Coll. Travaux et Documents Microédités*.
- ESCHENBRENNER, V., et BADARELLO, L., 1978. Etude pédologique de la région d'Odienné. Carte des paysages morpho-pédologiques à 1/200 000. Notice explicative n°74, 123 p. 8 cartes h.t. ORSTOM, Paris.
- FENELON, J.P., 1981. Qu'est-ce que l'analyse des données? Lefonen. 311 p.
- FERRAR, P., 1980. The termites of the savanna ecosystem project study area, Nylsvley, South African National Scientific Programmes Report n° 60. 41 p.
- FERRAR, P., 1982. Termites of a South African Savanna. II. Densities and populations of smaller mounds, and seasonality of breeding. *Oecologia* (Berlin), 52: 133-138.
- FRITSCH, E. et PLANCHON, O., 1987. Bassin versant de Booro-Borotou. Carte des sols à 1/2 500. ORSTOM, Adiopodoumé.
- FRITSCH, E., PLANCHON, O. et BOA, D., 1986. Les transformations d'un paysage cuirassé au Nord-Ouest de la Côte-d'Ivoire sur formations gneisso-migmatitiques. Séminaire régional sur les latérites, Yaoundé. *Coll. et Sémin. de l'ORSTOM*, 12 p., 11 fig.
- FRITSCH, E., VALENTIN, C., MOREL, B. et LEBLOND, P., 1990. La couverture pédologique: interactions avec les roches, le modelé et les formes de dégradation superficielles. In: *Structure et fonctionnement hydro-pédologique d'un petit bassin versant de savane humide*. Ed. ORSTOM, *Coll. Etudes et Thèses*: 31-57.
- FRITSCH, E., HERBILLON, A.J., JEANROY, E., PILLON, P. et BARRES, O., Variations minéralogiques et structures accompagnant le passage "sols rouges - sols ocre" dans un bassin versant caractéristique de la zone de contact forêt-savane de l'Afrique Occidentale (Booro-Borotou, Côte-d'Ivoire). (*Sciences géologiques*, Strasbourg, Sous Presse).
- GHILAROV, M.S., 1962. Termites in the USSR, their distribution and importance. In: *Termites in the humid Tropics*, New Dehli Symposium, Unesco, Paris. pp. 131-135.
- GILLON, D., 1970. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire): les effets du feu sur les Arthropodes de la savane. *Terre et Vie*, 1: 40-53.
- GIRARD, C., 1983. Etude écologique de Coléoptères à larves endogées dans une savane préforestière de Côte-d'Ivoire. *Trav. Cherch. Lamto* (RCI) n° 2, 200 p.

- GIRARD, C. et LEPAGE, M., 1991. Vie et mort des termitières cathédrales. *Insectes*, 82: 3-6.
- GLOVER, P.E., TRUMP, E.C. and WATERIDGE, L.E.D., 1964. Termitaria and vegetation patterns on the Loita Plains of Kenya. *J. of Ecology*, 52: 365-377.
- GOFFINET, G., 1976. Ecologie édaphique des écosystèmes naturels du Haut-Shaba (Zaïre). III. Les peuplements en termites épigés au niveau des latosols. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 13(3): 459-475.
- GOODLAND, R.J.A., 1965. On termitaria in a savanna ecosystem. *Can. J. Zool.*, 43: 641-650.
- GRASSE, P.P., 1937. Recherches sur la systématique et la biologie des termites de l'Afrique Occidentale Française. I. Promirotermitidae, Mesotermitidae, Metatermitidae (Termitinae). *Ann. Soc. Ent. France*, 106: 1-100.
- GRASSE, P.P., 1939. La reconstruction du nid et le travail collectif chez les termites supérieurs. *J. Psychol. norm. path.*, 36: 370-396.
- GRASSE, P.P., 1944. Recherches sur la biologie des termites champignonnistes (Macrotermitinae). *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 11^e Série, VI (7): 97-143.
- GRASSE, P.P., 1949. Ordre des Isoptères ou termites. *Traité de Zoologie*. Masson et Cie, Paris, IX, p. 408-544.
- GRASSE, P.P., 1959. La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes* sp. La théorie de la stigmergie: Essai d'interprétation du comportement des termites constructeurs. *Insectes Sociaux*, 14: 73-102.
- GRASSE, P.P., 1984. Les constructions des Apicotermitinae appartenant à la lignée des *Anoplotermes*. In: *Termitologia*, Tome 2. Fondation des sociétés, construction. Masson. PP. 422-430.
- GRASSE, P.P., 1986. *Termitologia*, Tome 3: Comportement, socialité, écologie, évolution, systématique. Fondation Singer-Polignac, Masson, Paris, 715 p.
- GRASSE, P.P. et NOIROT, C., 1951. Nouvelles recherches sur la biologie de divers termites champignonnistes (Macrotermitinae). *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 11^e Série, 13(3): 291-342.
- GRASSE, P.P. et NOIROT, C., 1957 a. La genèse et l'évolution des termitières géantes en Afrique équatoriale française. *C.R. Acad. Sc.*, 244: 974-979.
- GRASSE, P.P. et NOIROT, C., 1957 b. La signification des meules à champignons des Macrotermitinae (Isoptères). *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 244 (14): 1845-1850.
- GRASSE, P.P. et NOIROT, C., 1958. Construction et architecture chez les termites champignonnistes (Macrotermitinae). *Proceedings of the 10th Entomological Congress*, Montreal, 1956, 2: 515-520.
- GRASSE, P.P. et NOIROT, C., 1961. Nouvelles recherches sur la systématique et l'éthologie des termites champignonnistes du genre *Bellicositermes* Emerson. *Insectes sociaux*, 8 (4): 311-359.
- GREENACE, M.J., 1984. *Theory and applications of correspondance analysis*. Academic Press, London.

- GREIG-SMITH, P., 1952. The use of random and contiguous quadrats in the study of plant communities. *Annals of Botany*, 116: 296-316.
- GUILLAUMET, J.L. et ADJANOHOON, E., 1971. La végétation de la Côte-d'Ivoire. In: *Le milieu naturel de la Côte-d'Ivoire. Mémoire ORSTOM*, 50: 157-263.
- HAN, S.H. et LEPAGE, M., 1991. Croissance des sociétés de *Cubitermes fungifaber* (Isoptera, Termitidae) en relation avec les dimensions de leurs nids. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, Paris, 13(12): 49-56.
- HARRIS, W.V., 1957. An introduction to Malayan termites. *Malay. Nat. J.*, 12: 20-32.
- HARRIS, W.V., 1961. Termites: Their recognition and control. Longmans Green and Co., London. 186 p.
- HARRIS, W.V., 1966 a. On the genus *Coptotermes* in Africa (Isoptera: Rhinotermitidae). *Proc. R. Ent. Soc. Lond. (B)*, 35 (11-12): 161-171.
- HARRIS, W.V., 1966 b. The genus *Ancistrotermes* (Isoptera). *Bull. British Museum (Natural History), Entomology*, 18(1): 1-20.
- HARRIS, W.V., 1968. African termites of the genus *Schedorhinotermes* (Isoptera: Rhinotermitidae) and associated termitophiles (Lepidoptera: Tineidae). *Proc. R. Ent. Soc. Lond. (B)*, 37 (7-8): 103-113.
- HARRIS, W.V., 1969. Termites as pests of crop and trees. Commonwealth Institute of Entomology, London. 41 p.
- HARRIS, W.V., 1971. Termites. Their recognition and control. Second edition. London, Commonwealth Institute of Entomology. 186 p.
- HEBRANT, F., 1970. Etude du flux énergétique chez deux espèces du genre *Cubitermes* Wasmann (Isoptera; Termitinae), termites humivores des savanes tropicales de la région Ethiopienne. Thèse de Docteur es Sciences. Université Catholique de Louvain. 210 p.
- HESSE, P.R., 1955. A chemical and physical study of the soils of termite mounds in East Africa. *J. of Ecology*, 43: 449-461.
- HOLT, J.A., COVENTRY, R.J. and SINCLAIR, D.F., 1980. Some aspects of the biology and pedological significance of mound-building termites in a red and yellow earth landscape near charters towers, North Queensland. *Aust. J. Soil Res.*, 18: 97-109.
- IRIS, J.M., 1986. Analyse et interprétation de la variabilité spatiale de la densité apparente dans trois matériaux ferrallitiques. *Sciences du sol*, 3 (24): 245-256.
- IRIS, J.M., 1987. Bassin versant de Booro-Borotou: Carte des teneurs en argile. ORSTOM, Adiopodoumé.
- JANEAU, J.L. et MAHIEUX, A., 1985. Bassin versant de Booro-Borotou, Carte topographique à 1/2500. ORSTOM, Adiopodoumé.
- JANEAU, J.L. et VALENTIN, C., 1987. Relations entre les termitières *Trinervitermes* sp. et la surface du sol: réorganisations, ruissellement et érosion. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 24 (4): 637-647.

- JOACHIM, A.W.R. and KANDIAH, S., 1940. Studies on Ceylon soils. XIV. A Comparaison of soils from termite mounds and adjacent land. *The Tropical Agriculturist and Magazine of the Ceylon Agricultural Society*, 95: 338-338.
- JOSENS, G., 1972. Etudes biologique et écologique des termites (Isoptera) de la savane de Lamto-Pacobo (Côte-d'Ivoire). Thèse de Doctorat d'Etat, Université libre de Bruxelles. 262 p. + Illustrations.
- JOSENS, G., 1974. Les termites de la savane de Lamto. In: *Analyse d'un écosystème tropical humide: la savane de Lamto*. N° spécial, *Bull. Liais. Cherch. Lamto*, 5: 91-131.
- KANG, B.T., 1978. Effect of some biological factors on soil variability in the Tropics. III. Effect of *Macrotermes* Mounds. *Plant and soil*, 50: 241-251.
- KEMP, P.B., 1955. The termites of north-eastern Tanganyika; their distribution and biology. *Bulletin of Entomological Research*, 46: 113-135.
- KOMANDA, A., 1978 a. Le rôle des termites dans la mise en place des sols de plateau dans le Shaba méridional. *Geo. Eco. Trop.*, 1:81-93.
- KOMANDA, A., 1978 b. Terrains superficiels et érosion des grandes termitières au Shaba (problèmes de méthodologie). *Coloquio estudo e cartografia de formações superficiais e suas aplicações em regioes tropicais*, Sao Paulo, vol. 1: 189-200.
- KOUASSI, P., 1985. Etude préliminaire de l'importance des buttes dans une savane hydromorphe de Lamto. DEA Ecologie Tropicale, Université d'Abidjan. 43 p.
- KOUASSI, P., 1987. Etude comparative de la macrofaune endogée d'écosystèmes guinéens naturels et transformés de Côte-d'Ivoire. Thèse de doctorat 3è Cycle, Université d'Abidjan. 123 p.
- LAVELLE, P., 1978. Les vers de terre de la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). Peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème. *Publication du Laboratoire de Zoologie, ENS*, 12. Paris. 301 p.
- LAVELLE, P. and PASHANASI, B., 1989. Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yurimaguas, Loreto). *Pedobiologia*, 33: 283-291.
- LEBART, L., 1975. Validité des résultats en analyse de données. *Credoc*. 158 p.
- LEBART, L., MORINEAU, A. et FENELON, J.P., 1979. Traitement des données statistiques. Méthodes et programmes. Dunod, Paris, 220 p.
- LEE, K.E. and WOOD, T.G., 1971 a. Physical and chemical effects on soil of some Australian termites, and their pedological significance. *Pedobiologia*, 11: 376-409.
- LEE, K.E. and WOOD, T.G., 1971 b. Termites and soils. Academic Press, London. 251p.
- LEPAGE, M., 1972. Recherches écologiques sur une savane sahélienne, Sénégal: données préliminaires sur l'écologie des termites. *La Terre et la Vie*, 26: 383-409.
- LEPAGE, M., 1974 a. Les termites d'une savane sahélienne (Ferlo septentrional, Sénégal): peuplement, populations, consommation, rôle dans l'écosystème. Thèse de Doctorat es Sciences, Université de Dijon. 344 p.

- LEPAGE, M., 1974 b. Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal: influence de la sécheresse sur le peuplement de termites. *La Terre et la Vie*, 28: 76-94.
- LEPAGE, M., 1977. Foraging and food consumption of *Macrotermes subhyalinus*. *Proc. Int. Congr. IUSSI*, 8: 249-252.
- LEPAGE, M., 1979. La récolte en strate herbacée de *Macrotermes* aff. *subhyalinus* (Isoptera: Macrotermitinae) dans un écosystème semi-aride (Kajiado-Kenya). *C.R. UIEIS*, Lausanne: 145-151.
- LEPAGE, M., 1980. Données préliminaires sur les populations de termites du sous-système sol en zones guinéenne et soudanienne (Côte-d'Ivoire). *Biol. Ecol. Médit.*, 7(3): 185-186.
- LEPAGE, M.G., 1981 a. Etude de la prédation de *Megaponera foetens* (F.) sur les populations récoltantes de Macrotermitinae dans un écosystème semi-aride (Kajiado-Kenya). *Insectes Sociaux*, 28 (3): 247-262.
- LEPAGE, M.G., 1981 b. L'impact des populations récoltantes de *Macrotermes michaelsoni* (Sjöstedt) (Isoptera, Macrotermitinae) dans un écosystème semi-aride (Kajiado-Kenya). I. L'activité de récolte et son déterminisme. *Insectes Sociaux*, 28(3): 297-308.
- LEPAGE, M.G., 1981 c. L'impact des populations récoltantes de *Macrotermes michaelsoni* (Sjöstedt) (Isoptera: Macrotermitinae) dans un écosystème semi-aride (Kajiado-Kenya). II. La nourriture récoltée, comparaison avec les grands herbivores. *Insectes Sociaux*, 28 (4): 309-319.
- LEPAGE, M., 1983. Structure et dynamique des peuplements de termites tropicaux. *Acta oecologica Oecol. Gener.*, 4(1): 65-87.
- LEPAGE, M., 1984. Distribution, density and evolution of *Macrotermes bellicosus* nests (Isoptera: Macrotermitinae) in the North-East of Ivory Coast. *J. of Animal Ecology*, 53: 107-117.
- LEPAGE, M., 1991. Predation on the termite *Macrotermes michaelsoni* reproductives and post settlement survival in the field (Isoptera: Macrotermitinae). *Sociobiology*, 18(2): 153-166.
- LEPAGE, M.G. and DARLINGTON, J.P.E.C., 1984. Observations on the ant *Carebara vidua* F. Smith preying on termites in Kenya. *J. Natural History*, 18: 293-302.
- LEPAGE, M., MOREL, G. et RESPLENDINO, C., 1974. Découvertes de galeries de termites atteignant la nappe phréatique profonde dans le Nord du Sénégal. *C.R. Acad. Sc. Paris*, T. 278, Série D: 1855-1858.
- LEPAGE, M. et TANO, Y., 1986. Les termitières épigées d'un bassin versant en savane soudanienne: premiers résultats obtenus. Actes coll. *Insectes Sociaux*, 3: 133-142.
- LEPAGE, M. et TANO, Y., 1988. Dynamique et répartition des termitières de *Macrotermes bellicosus* dans un bassin versant en zone soudanienne. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 4: 341-344.

- LEVEQUE, A., 1975. Pédogénèse sur le socle granito-gnessique du Togo. Différenciation des sols et remaniements superficiels. Thèse de Doctorat es Sciences, Université de Strasbourg, ORSTOM, *Coll. Travaux et Documentations*, 108 (1979). 301 p.
- LEVIEUX, J., 1971. Données écologiques et biologiques sur le peuplement en fourmis terricoles d'une savane préforestière de Côte-d'Ivoire. Thèse de Doctorat es-Sciences, Paris. 282 p.
- LONGHURST, C., JOHNSON, R.A. and WOOD, T.G., 1978. Predation by *Megaponera foetens* (Fabr.) (Hymenoptera: Formicidae) on termites in the Nigerian Southern Guinea Savanna. *Oecologia*, 32: 101-107.
- MALAISSÉ, F., 1978. High Termitaria. In: *Biogeography and ecology of Southern Africa*. Ed. by WERGER, M.J.A. and VAN BRUGGEN, A.C., JUNK, W. Publishers The Hague. pp. 1281-1300.
- MALAISSÉ, F. et ANASTASSIOU-SOQUET, F., 1977. Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (Miombo). Note 24: Phytogéographie des hautes termitières du Shaba méridional (Zaire). *Bull. Soc. R. Botanique, Belgique*, 110: 85-95.
- MALDAGUE, M., 1959. Analyses des sols et matériaux de termitières du Congo Belge. *Insectes Sociaux*, 6(4): 343-359.
- MALDAGUE, M.E., 1964. Importance des populations de termites dans les sols équatoriaux. *Trans. 8th Int. Congr. Soil Sci.*, Bucharest, 3: 743-751.
- MENAUT, J.C., 1971. Etude de quelques peuplements ligneux d'une savane guinéenne de Côte-d'Ivoire. Thèse de 3^è Cycle, Université de Paris 6. 153 p.
- MENAUT, J.C., 1977. Evolution of plots protected from fire since 13 years in a guinea savanna of Ivory Coast. *Actas de IV Symp. Int. Ecol. Trop.*, Panama, 2: 541-558.
- MENAUT, J.C., BARBAULT, R., LAVELLE, P. and LEPAGE, M., 1985. African savannas: Biological systems of humification and mineralization. In: *Ecology and management of the world savannas*, pp. 14-33, eds. J.C. Tothill & J.J. Mott, Australian Acad. Science, Canberra.
- MEYER, J.A., 1960. Résultats agronomiques d'un essai de nivellement des termitières réalisés dans la Cuvette centrale Congolaise. *Bull. agric. Congo belge*, 51: 1047-1059.
- MIEDEMA, R. and VAN VUURE, W., 1977. The morphological, physical and chemical properties of two mounds of *Macrotermes bellicosus* (Smeathman) compared with surrounding soils in Sierra Leone. *J. of Soil Science*, 28: 112-124.
- MITJA, D., 1987. Bassin versant de Booro-Borotou, carte de la végétation à 1/2500. ORSTOM, Adiopodoumé, multigr., 6 p., 1 carte.
- MITJA, D., 1990. Influence de la culture itinérante sur la végétation d'une savane humide de Côte-d'Ivoire (Booro-Borotou, Touba). Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie (Paris 6). 342 p. + Annexes.
- MONNIER, Y., 1968. Les effets des feux de brousse sur une savane préforestière de Côte-d'Ivoire. *Etudes éburnéennes*, 9: 1-260.

- MORISON, C.G.T., HOYLE, A.C. and HOPE-SIMPSON, J.F., 1948. Tropical soil-vegetation catenas and mosaics. A study in the South-Western part of the Anglo-Egyptian Sudan. *J. Ecol.*, 36: 1-84.
- MURRAY, J.M., 1938. An investigation of the interrelationships of the vegetation, soil and termites. *S. Afri. J. Sci.*, 35: 288-297.
- NOIROT, C., 1970. The nests of termites. In: *Biology of termites*, vol. II, pp. 73-125, eds. K., Krishna and F.M., Weesner. Academic Press, N.Y. and London.
- NOIROT, C. et NOIROT-TIMOTHEE, C., 1962. Construction et reconstruction du nid chez *Cubitermes fungifaber* (Sjöst.). *Symposia Genetica et Biol. Ital.*, 11: 180-188.
- NOIROT, C., NOIROT-TIMOTHEE, C. and HAN, S.H., 1986. Migration and nest building in *Cubitermes fungifaber* (Isoptera, termitidae). *Insectes Sociaux*, 33 (4): 362-364.
- NYE, P.H., 1955. Some soil-forming processes in the humid tropics. IV. The action of soil fauna. *J. Soil Science*, 6: 73-83.
- OHIAGU, C.E., 1978. Laboratory tests on food preferences of *Trinervitermes geminatus* (Isoptera, Nasutitermitinae). *Ent. Exp. et Appl.*, 23: 110-114.
- OHIAGU, C.E., 1979 a. Nest and soil population of *Trinervitermes* spp. with particular reference to *T. geminatus* (Wasmann), (Isoptera), in Southern guinea savanna near Mokwa, Nigeria. *Oecologia (berlin)*, 40: 167-178.
- OHIAGU, C.E., 1979 b. A quantitative study of seasonal foraging by the grass harvesting termite, *Trinervitermes geminatus* (Wasmann), (Isoptera, Nasutitermitinae) in Southern guinea savanna, Mokwa, Nigeria. *Oecologia (Berlin)*, 40: 179-188.
- OHIAGU, C.E. and WOOD, T.G., 1976. A method for measuring rate of grass-harvesting by *Trinervitermes geminatus* (Wasmann), (Isoptera, Nasutitermitinae) and observation on its foraging behaviour in Southern guinea savanna, Nigeria. *J. Appl. Ecol.*, 13: 705-713.
- OKELLO-OLOYA, T. and SPAIN, A.V., 1986. Comparative growth of two pasture plants from northeastern Australia on the mound materials of grass and litter-feeding termites (Isoptera: Termitidae) and on their associated surface soils. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 23 (4): 381-392.
- OKELLO-OLOYA, T., SPAIN, A.V. and JOHN, R.D., 1985. Selected chemical characteristics of the mounds of two species of *Amitermes* (Isoptera, Termitinae) and their adjacent surface soils from northeastern Australia. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 22 (3): 291-311.
- OKWAKOL, M.J.N., 1976. Some aspects of the ecology of termites of the genus *Cubitermes* (Isoptera: Termitidae). M. Sc. Thesis, Makerere University, Kampala, Ouganda.
- PENDLETON, R.L., 1941. Some results of termites activity in Thailand soils. *Thai Sci. Bull.*, 3 (2): 29-53.
- PENDLETON, R.L., 1942. Importance of termites in modifying certain Thailand soils. *J. Am. Soc. Agron.*, 34: 340-344.

- PHAM DINH TIEU, L., 1990. Etude de la variation pluviométrique des stations de Bouna, Ferkéssédougou, Touba et Lamto. *Rapport PNUD/UNESCO/IVC/87/007*. 25 p.
- PLANCHON, O., 1989. Le relief, les paysages et les formes d'érosion linéaire: leur importance dans le fonctionnement d'un petit bassinversant (Booro-Borotou, Côte-d'Ivoire). Thèse de Doctorat, USTL, Montpellier.
- PLANCHON, O., FRITSCH, E. and VALENTIN, C., 1987. Rill development in a wet savanna environment. *Catena* supplément, 8: 55-70.
- POMEROY, D.E., 1976. Studies on a population of large termite mounds in Uganda. *Ecological Entomology*, 1: 49-61.
- POMEROY, D.E., 1977. The distribution and abundance of large termite mounds in Uganda. *J. of Appl. Ecol.*, 14: 465-476.
- POMEROY, D.E., 1983 a. A striking increase in a population of termite mounds in eastern Kenya. *Kenya J. Sci. & Technol.*, Ser. B, 4(2): 89-96.
- POMEROY, D.E., 1983 b. Some effects of mound building termites on the soils of a semi-arid area of Kenya. *J. of Soil Science*, 34: 555-570.
- POMEROY, D.E., 1989. Studies on a two-species population of termites in Kenya. *Sociobiology*, 15: 219-237.
- RAUNET, M., 1979. Importance et interactions des processus géochimiques, hydrologiques et biologiques (Termites) sur les surfaces d'aplanissement tropicales granito-gnessiques. *Agronomie Tropicale*, 34(1): 40-53.
- RIOU, G., 1988. Proposition pour une géographie des climats en Côte-d'Ivoire et au Burkina Faso. In: *Le climat de la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire) et sa place dans les climats de l'Ouest Africain*. M. Lamotte et J.L. Tireford, eds., *Trav. Cherc. Lamto (RCI)*, 8: 81-115.
- ROOSE, J., 1976. Contribution à l'étude de l'influence de la mésofaune sur la pédogenèse actuelle en milieu tropical. Doc. multigr. ORSTOM, Adiopodoumé. 56 p.
- ROY-NOEL, J., 1967. Un nid de *Coptotermes intermedius* Silvestri. *Insectes Sociaux*, 14 (3): 281-294.
- ROY-NOEL, J., 1969. Le parc national de Niokolo-Koba (Sénégal), Fascicule 3, 8. *Isoptera Mém. IFAN*, 84: 113-167 + 10 pl.
- ROY-NOEL, J., 1971. Recherches sur l'écologie et l'éthologie des Isoptères de la Presqu'île du Cap-vert. Thèse de Doctorat es Sciences, Paris, 280 p., 32 pl.
- ROY-NOEL, J., 1974. Recherches sur l'écologie des Isoptères de la presqu'île du Cap-Vert (Sénégal). Deuxième partie: les espèces et leur écologie. Conclusions générales. Bibliographie. *Bull. de l'IFAN*, A, 36: 525-613.
- ROY-NOEL, J., 1978. Influence de l'homme sur les peuplements en termites dans la presqu'île du Cap-Vert (Sénégal Occidental). *Memorabilia Zool.*, 29: 157-172.
- RUELLE, J.E., 1970. A revision of the termites of the genus *Macrotermes* from the ethiopian region (Isoptera: Termitidae). *Bull. of British Museum (Natural History) Entomology*, 24(9): 365-444.

- SALICK, J., HERRERA, R. and JORDAN, C.F., 1983. Termitaria: nutrient patchiness in nutrient-deficient rain forests. *Biologica*, 15 (1): 1-7.
- SANDS, W.A., 1959. A revision of termites of the genus *Amitermes* from the Ethiopian region (Isoptera, Termitidae, Amitermitinae). *Bull. of British Museum (Natural History), Entomology*, 8(4): 127-156.
- SANDS, W.A., 1961 a. Foraging behaviour and feeding habits in five species of *Trinervitermes* in West Africa. *Ent. Exp. & Appl.*, 4: 277-288.
- SANDS, W.A., 1961 b. Nest structure and size distribution in the genus *Trinervitermes* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae) in West Africa. *Insectes Sociaux*, 8(2): 178-188.
- SANDS, W.A., 1965 a. A revision of the termite subfamily Nasutitermitinae (Isoptera, Termitidae) from the Ethiopian Region. *Bull. British Museum (Natural History) Entomology*, suppl. 4: 3-172.
- SANDS, W.A., 1965 b. Alate development and colony foundation in five species of *Trinervitermes* (Isoptera, Nasutitermitinae) in Nigeria, West Africa. *Insectes Sociaux*, 12(2): 117-130.
- SANDS, W.A., 1965 c. Mound population movements and fluctuations in *Trinervitermes ebenerianus* Sjöstedt (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). *Insectes Sociaux*, 12: 49-58.
- SANDS, W.A., 1965 d. Termite distribution in man-modified habitats in West Africa, with special reference to species segregation in the genus *Trinervitermes* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). *J. Anim. Ecol.*, 34: 557-571.
- SANDS, W.A., 1972. The Soldierless Termites of Africa (Isoptera: Termitidae). *Bull. British Museum (Natural History), Entomology*, Suppl. 18, 244 p.
- SANDS, W.A., 1973. Termites as pests of tropical food crops. *PANS (Pest Artic. News Summ.)*, 19: 167-177.
- SHEPPE, W., 1970. Invertebrate predation on termites of the African savanna. *Insectes Sociaux*, 17(3): 205-218.
- SINCLAIR, A.R.E., 1979. The Serengeti environment. In: *Serengeti, Dynamics of an Ecosystem*. (Ed. by A.R.E., Sinclair & Norton-Griffith), Chicago University Press, Chicago. pp. 31-45.
- SOYER, J., 1983. Microrelief de buttes basses sur sols inondés saisonnièrement au Sud-Shaba (Zaïre). *Catena*, vol. 10: 253-265.
- SPAIN, A.V. and McIVOR, J.G., 1987. The nature of herbaceous vegetation associated with termitaria in north-eastern Australia. *J. of Ecology*, 75 : 10 p. + 1 annexe.
- SPAIN, A.V. and OKELLO-OLOYA, T., 1985. Variation in the growth of two tropical pastures plants on soils associated with the termitaria of *Amitermes laurensis* (Isoptera: Termitidae). *Proc. Fourth Australian Conf. Grassland Invert. Ecol.* (Ed. by R.B. Chapman). pp. 141-145. Caxton Press, Christchurch.
- STOOPS, G., 1964. Application of some pedological methods to the analysis of the termite mounds. In: BOUILLON, A. (Ed.), *Etudes sur les termites Africains*, Université de Leopoldville. pp. 379-398.

- STOOPS, G., 1968. Micromorphology of some characteristic soils of the Lower Congo (Kinshasa). *Pédologie*, 18: 110-149.
- STOOPS, G., 1970. Scanning electron microscopy applied to the micromorphological study of a laterite. *Pédologie*, 20(2): 268-280.
- STOOPS, G., 1983. Micromorphology of the oxic horizon. *Proc. VIth Int. Work. Meet. Soil Micromorph.*, London, P. Bullock and C.P. Murphy ed., AB Academic Publishers, Rothamsted, 2: 419-440.
- SYS, C., 1955. The importance of termites in the formation of latosols in the region of Elisabethville. *Afr. Soils*, 3: 393-395.
- TANO, Y. and LEPAGE, M., 1987. Distribution of termite mounds in a drainage basin of the sudanian zone (Côte-d'Ivoire). *In: Chemistry and Biology of Social Insects*. J. Eder & Rembold eds., Verlag, J. Peperny, München: 611-614.
- TANO, Y. and LEPAGE, M., 1989. Abundance and distribution of *Macrotermes bellicosus* mounds (Isoptera: Macrotermitinae) in sudan savanna (Ivory Coast). *Sociobiology*, 15: 275.
- TANO, Y. et LEPAGE, M., 1990. Les termites: dynamique des nids épigés et interactions avec les composantes du milieu. *In: Structure et fonctionnement hydro-pédologique d'un petit bassin versant de savane humide*. Ed. ORSTOM, Coll. Etudes et Thèses : 105-116.
- TESSIER, D., 1984. Etude expérimentale de l'organisation des minéraux argileux. Hydratation, gonflement et structuration au cours de la dessiccation et de la réhumectation. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Paris 7. 361 p.
- TRAPNELL, C.G., FRIEND, M.T., CHAMBERLAIN, G.T. and BIRCH, H.F., 1976. The effects of fire and termites on a zambian woodland soil. *J. of Ecology*, 64: 577-588.
- TROCHAIN, J.L., 1957. Accord interafricain sur la définition des types végétaux de l'Afrique Tropicale. *Bull. Inst. Et. Centrafric.*, 13-14: 55-93.
- UPTON, G.J.G. and FINGLETON, B., 1983. Spatial data analysis by example. JOHN WILEY and sons. Chichester, USA, pp. 1-95.
- USHER, M.B., 1975. Studies on a wood-feeding termite community in Ghana, West Africa. *Biotropica*, 7: 217-233.
- VALENTIN, C., 1987. Bassin versant de Booro-Borotou, carte des états de surface à 1/2500. ORSTOM, Adiopodoumé.
- VALENTIN, C., 1989. Bassin versant de Booro-Borotou, carte des réorganisations superficielles à 1/2500. ORSTOM, Adiopodoumé.
- VALENTIN, C., CHEVALLIER, P., FRITSCH, E. et JANEAU, J.L., 1990. Le fonctionnement hydrodynamique aux échelles ponctuelles. *In: Synthèse du programme HYPERBAV: Structure et fonctionnement d'un petit bassin versant de savane humide*. ORSTOM, Coll. Etudes et Thèses. pp. 147-163.

- VALENTIN, C., FRITSCH, E. et PLANCHON, O., 1987. Sols, surfaces et formes d'érosion linéaire en milieu ferrallitique de savane. L'exemple d'un bassin versant du nord-ouest de la Côte-d'Ivoire. In: *Land Development Management of acid soils*. IBSRAM Proc. n° 4, Bangkok, pp. 67-81. 5 fig.
- VALES, M., 1987. STAT-ITCF. I.T.C.F., Service des Etudes Statistiques, 200 p.
- VIENNOT, M., 1983. Etude pédologique de la région de TOUBA (Côte-d'Ivoire). Carte des unités morpho-pédologiques et des paysages morpho-pédologiques. Feuille de TOUBA à 1/200 000. Notice explicative n° 98. ORSTOM, PARIS, 91 p., 2 cartes h.t.
- VUATTOUX, R., 1970. Observations sur l'évolution des strates arborée et arbustive, dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan, Série E*, 3(1): 285-315.
- VUATTOUX, R., 1976. Contribution à l'étude de l'évolution de la strate arborée et arbustive dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). 2ème note. *Ann. Univ. Abidjan, Série. C. (Sciences)*, 12: 35-63.
- WATSON, J.P., 1960. Some observations on soils horizons and insect activity in granit soils. *Proc. 1st Fed Sci. Congr. Rhodesia and Nyasaland*. pp. 271-276.
- WATSON, J.P., 1977. The use of mounds of the termite *Macrotermes falciger* (Gerstacker) as a soil amendement. *J. of Soil Science*, 28: 664-672.
- WATSON, J.A.L. and GAY, F.J., 1970. The role of grass-eating termites in the degradation of a Mulga ecosystem. *Search*, 1: 43.
- WHEELER, W.M., 1936. Ecological relations of Ponerines and other ants to Termites. *Proc. Amer. Acad. Arts Sci.*, 71: 159-243.
- WIELEMAKER, W.G., 1984. Micromorphological studies of spatial arrangement of soil materials by termites. In: *Soils formation by termites*. pp. 49-65.
- WILD, H., 1952. The vegetation of southern Rhodesian termitaria. *The Rhodesian Agricultural J.*, 49: 280-292.
- WILLIAMS, M.A.J., 1968. Termites and soil development near Brocks Creek, Northern Territory. *Aust. J. Sci.*, 31:153-154.
- WILLIAMS, M.A.J., 1978. Termites, soils and landscape equilibrium in the Northern Territory of Australia. In: *Landform Evolution in Australia*, eds J.L. DAVIE and M.A.J. WILLIAMS. Australian National University Press, Canberra. pp. 128-141.
- WOOD, T.G., JOHNSON, R.A. and ANDERSON, J.M., 1983. Modification of soils in Nigerian savanna by soil-feeding *Cubitermes* (Isoptera, Termitidae). *Soil Biol. & Biochemistry*, 15: 575-579.
- WOOD, T.G., JOHNSON, R.A., BACCHUS, S., SHITTU, M.O. and ANDERSON, J.M., 1982. Abundance and distribution of termites (Isoptera) in a riparian forest in the southern guinea savanna vegetation zone of Nigeria. *Biotropica*, 14(1): 25-39.
- WOOD, T.G., JOHNSON, R.A. and OHIAGU, C.E., 1977 a. Populations of termites (Isoptera) in natural and agricultural ecosystems in southern guinea savanna near Mokwa, Nigeria. *Geo-Eco-Trop.*, 1 (2): 139-148.

- WOOD, T.G., JOHNSON, R.A., OHIAGU, C.E., COLLINS, N.M. and LONGHURST, C., 1977 b. Ecology and importance of termites in crops and pastures in northern Nigeria. *Project Report 1973-1976, Ministry of Overseas development, Institute of Agricultural Research. Ahmadu Bello University, Nigeria.* 131 p.
- WOOD, T.G. and LEE, K.E., 1971. Abundance of mounds and competition among colonies of some Australian termite species. *Pedobiologia*, 11: 341-366.
- WOOD, T.G. and OHIAGU, C.E., 1976. A preliminary assessment of the significance of grass-eating termites (Isoptera) in pastures in northern Nigeria. *Samaru Agricultural Newsletter*, 18: 22-30.
- WOOD, T. G. and JOHNSON, R.A., 1978. Abundance and vertical distribution in soil of *Microtermes* (Isoptera, Termitidae) in savanna woodland and agricultural ecosystems at Mokwa, Nigeria. *Memorabilia*, 29: 203-213.
- YAPI, A., 1989. Etude préliminaire de l'action des termites humivore dans les sols d'une savane préforestière (Lamto, Côte-d'Ivoire). DEA, Université Nationale de Côte-d'Ivoire, 37 p.
- YORO, G., 1990. Résultats partiels des essais expérimentaux réalisés en milieu paysan. Doc. multigr. Projet UNESCO/PNUD "Productivité des savanes de Côte-d'Ivoire. IIRSDA, Adiopodoumé. 16 p. + Annexes.

LISTE DES FIGURES

- Figure 1: Carte montrant la localisation du site de Booro-Borotou (Végétation de la Côte-d'Ivoire, d'après GUILLAUMET et ADJANOHOOUN, 1971, simplifié in MITJA, 1990).
- Figure 2: Le bassin versant de Booro-Borotou dans le réseau hydrographique montrant l'emboîtement successif des bassins versants: marigot, Séné, FéréDougouba (in CHEVALLIER, 1988).
- Figure 3: Diagramme des pluviométries mensuelles, de 1984 à 1988 (in CHEVALLIER, 1988).
- Figure 4: Humidité relative: moyennes mensuelles de 1984 à 1988 (in CHEVALLIER, 1988).
- Figure 5: Evaporation sur bac Colorado (Type ORSTOM): moyennes mensuelles de 1984 à 1988 (in CHEVALLIER, 1988).
- Figure 6: Schéma d'une coupe transversale du bassin versant de Booro-Borotou.
- Figure 7: Topographie (courbes de niveau) du bassin versant (d'après JANEAU et MAHIEUX, 1985, modifié). Position des transects et hectares échantillonnés au cours de ce travail.
- Figure 8: Les types de sols du bassin versant de Booro-Borotou (FRITSCH et PLANCHON, 1987).
- Figure 9: Les principaux systèmes transformants de la couverture pédologique du bassin versant (in FRITSCH *et al.*, 1990).
- Figure 10: Carte des teneurs en argile à l'échelle du bassin versant (d'après IRIS, 1987).
- Figure 11: Répartition des individus des 41 espèces ligneuses identifiées selon la distance au marigot.
- Figure 12: Carte de la végétation du bassin versant (MITJA, 1987).
- Figure 13: Carte des jachères du bassin versant de Booro-Borotou (in MITJA, 1990).
- Figure 14: Caractérisation des stades d'érosion de la termitière abandonnée de *Macrotermes bellicosus*.
- Figure 15: Dispositif utilisé pour le suivi de la récolte de *Macrotermes bellicosus* (placages et trous de récolte), à partir d'un nid d'observation.
- Figure 16: Mesure de l'activité liée à la récolte de *Macrotermes bellicosus*.
 Photo a: Grille de mesure (100 unités de 16 cm²)
 Photo b: Mesure des placages sur 0,16 m² (à partir de photos)
 Photo c: Mesure des trous de récolte sur la même surface.
- Figure 17: Diagramme représentant la distribution des termites, selon leur habitat, dans le bassin versant de Booro-Borotou.
- Figure 18: Principaux types de termites à nids épigés du bassin versant de Booro-Borotou.

Figure 19: Quelques termites rencontrés dans le bassin versant de Booro-Borotou.

- Photo a: Colonie de *Macrotermes bellicosus*,
- Photo b: Grands soldats de *Macrotermes bellicosus*,
- Photo c: Colonie de *Cubitermes severus*,
- Photo d: Colonie d'*Ancistrotermes cavithorax*,
- Photo e: Colonie de *Trinervitermes oecconomus*,
- Photo f: Ouvriers et soldats d'*Ancistrotermes guineensis*.

Figure 20: Principaux types de nids épigés de termites du bassin versant de Booro-Borotou.

- Photo a: Cheminées de *Fulleritermes tenebricus*
- Photo b: Jeune nid de *Macrotermes bellicosus* sous un nid de *Cubitermes* sp.
- Photo c: Nid de *Trinervitermes oecconomus* au pied d'une touffe de graminées
- Photo d: Nid de *Trinervitermes trinervius*
- Photo e: Deux nids accolés de *Cubitermes subcrenulatus*
- Photo f: Nid "adulte" de *Macrotermes bellicosus*.

Figure 21: Occupation des nids de termites par d'autres espèces et/ou des Formicidae.

Figure 22: Distribution des nids de *Macrotermes* (vivants et morts) selon la toposéquence.

Figure 23: Distribution des nids de *Cubitermes* spp.(vivants et morts) selon la toposéquence.

Figure 24: Distribution des nids de *Trinervitermes* spp.(vivants et morts) selon la toposéquence.

Figure 25: Pourcentage des termitières vivantes, selon les espèces, en fonction de la distance au marigot.

Figure 26: Carte des densités apparentes d'une parcelle de 1 ha, en éliminant les observations effectuées sur des stades de la termitière *Macrotermes* (d'après IRIS, 1986).

Figure 27: Projection selon les axes 1 et 2, des trois groupes d'espèces à nids épigés (*Cubitermes*, *Trinervitermes* et *Macrotermes*).

Figure 28: Projection selon les axes 1 et 3, des trois groupes d'espèces à nids épigés (*Cubitermes*, *Trinervitermes* et *Macrotermes*).

Figure 29: Projection selon les axes 2 et 3, des trois groupes d'espèces à nids épigés (*Cubitermes*, *Trinervitermes* et *Macrotermes*).

Figure 30: Projection selon les axes 1 et 2, des trois groupes d'espèces à nids épigés (*Cubitermes*, *Trinervitermes* et *Macrotermes*) et des facteurs du milieu.

Figure 31: Projection selon les axes 1 et 3, des trois groupes d'espèces à nids épigés (*Cubitermes*, *Trinervitermes* et *Macrotermes*) et des facteurs du milieu.

Figure 32: Dispersion des termitières épigées de *Macrotermes* dans la parcelle n°4 en 1985.

Figure 33: Dispersion des termitières épigées de *Cubitermes* spp. dans la parcelle n°4 en 1985.

Figure 34: Dispersion des termitières épigées de *Trinervitermes* spp. dans la parcelle n°4 en 1985.

Figure 35: Distribution des termitières épigées appartenant aux 3 groupes (*Cubitermes*, *Trinervitermes* et *Macrotermes*) à l'intérieur de la parcelle n°1 suivie en 1985, 1988 et 1989.

Figure 36: Distribution des termitières épigées appartenant aux 3 groupes (*Cubitermes*, *Trinervitermes* et *Macrotermes*) à l'intérieur de la parcelle n°2 en 1985, 1988 et 1989.

Figure 37: Distribution des termitières épigées appartenant aux 3 groupes (*Cubitermes*, *Trinervitermes* et *Macrotermes*) à l'intérieur de l'hectare n°3 en 1985, 1988 et 1989.

Figure 38: Distribution des termitières épigées appartenant aux 3 groupes (*Cubitermes*, *Trinervitermes* et *Macrotermes*) à l'intérieur de la parcelle n°4 en 1985, 1988 et 1989.

Figure 39: Exemple de sortie graphique permettant de quantifier les caractéristiques des distributions spatiales (méthode de DIGGLE appliquée pour l'année 1985 à l'ensemble des parcelles 1, 2, 3 et 4; termitières de *Cubitermes*, *Trinervitermes* et *Macrotermes* confondues, n=866)

Figure 40: Exemple de sortie graphique permettant de quantifier les caractéristiques des distributions spatiales (méthode de DIGGLE appliquée pour l'année 1985 à l'ensemble des parcelles 1, 2, 3 et 4; termitières de *Cubitermes* seulement, n=375).

Figure 41: Différence fréquences observées - fréquences de la distribution régulière en fonction de la distance; termitières de *Cubitermes* (n=375)

Figure 42: Distribution des colonies épigées de *Macrotermes bellicosus* sur 4 parcelles de 1 hectare.

Figure 43: Croissance d'une termitière de *Macrotermes bellicosus*.

Photo a: Juin 1987

Photo b: 6 mois plus tard

Photo c: 12 mois plus tard

Photo c: 24 mois plus tard

Figure 44: Courbe de croissance théorique du nid de *Macrotermes bellicosus*.

Figure 45: Taille de la reine en fonction de la taille du nid de *Macrotermes bellicosus*.

Figure 46: Distribution des hauteurs de la population des nids de *Macrotermes bellicosus*.

Figure 47: Mortalité des nids de *Macrotermes bellicosus* en fonction du temps.

Figure 48: Perte de hauteur de quelques termitières de *Macrotermes bellicosus* de teneurs différentes en éléments grossiers.

Figure 49: Exemple de l'érosion d'un nid adulte mort de *Macrotermes bellicosus*.

Photo a: Termitière vivante à l'instant t

Photo b: Termitière abandonnée depuis 2 mois

Photo c: Termitière abandonnée depuis 5 mois

Photo d: Termitière abandonnée depuis 11 mois.

- Figure 50: Décroissance théorique de la hauteur du nid de *Macrotermes bellicosus* en fonction du temps.
- Figure 51: Densités de termitières épigées de *Macrotermes bellicosus* dans les différentes jachères.
- Figure 52: Teneurs en argile, limon et sable des nids de *Cubitermes* (a), *Trinervitermes* (b) et des horizons du sol témoin.
- Figure 53: Teneurs en Carbone, matière organique (a) et Azote (b) dans le nid de *Cubitermes* et le sol témoin.
- Figure 54: Teneurs en cations échangeables [Ca et Mg (a), Na et K (b)] dans le nid de *Cubitermes* et le sol témoin.
- Figure 55: Teneurs en Carbone, matière organique (a) et Azote (b) dans le nid de *Trinervitermes* et le sol témoin.
- Figure 56: Teneurs en cations échangeables [Ca et Mg (a), Na et K (b)] dans le nid de *Trinervitermes* et le sol témoin.
- Figure 57: Activité de récolte des colonies de *Macrotermes bellicosus*. Aires de placages journaliers en saison sèche (a) et en saison des pluies (b) exprimés en cm^2 par unités de $0,16 \text{ m}^2$.
- Figure 58: Activité de récolte journalière de *Macrotermes bellicosus* en saison sèche (S.S.) et en saison des pluies (S.P.) (Moyennes en cm^2 par m^2 de sol sur 7 jours).
- Figure 59: Relation entre le nombre de trous de récolte et le poids de placages de *Macrotermes bellicosus*, par unité de $0,16 \text{ m}^2$.
- Figure 60: Relation entre le nombre de trous de récolte et la surface des placages de *Macrotermes bellicosus*, par unité de $0,16 \text{ m}^2$.
- Figure 61: Coupe transversale dans une termitière de *Macrotermes bellicosus* et dans les horizons sous-jacents.
- Figure 62: Activité épigée et hypogée de *Macrotermes bellicosus* sur les versants (d'après Emmanuel FRITSCH, comm. pers.).

LISTE DES TABLEAUX

Tableau I: Moyennes mensuelles, annuelles et interannuelles, des températures journalières (en °C): $TM = ((9.T(6h) + 6.T(12h) + 9.T(18h))/24h)$ (in CHEVALLIER, 1988).

Tableau II: Variables et modalités utilisées au cours de ce travail.

Tableau III: Les espèces de termites rencontrées sur le bassin versant de Booro-Borotou.

Tableau IV: Distribution des espèces de termites du bassin versant de Booro-Borotou selon le biotope (forestier et/ou savanicole), l'habitat et le régime alimentaire.

Tableau V: Importance des populations hypogées de termites (N/m^2) dans trois biotopes savanicoles ($n=20$ carrés de $1/16 m^2$).

Tableau VI: Répartition en profondeur des populations hypogées de termites (N/m^2) dans trois biotopes savanicoles ($n=20$ carrés de $1/16 m^2$).

Tableau VII: Nombre d'espèces de termites en fonction de la pluviométrie.

Tableau VIII: Superficie (m^2) des sols selon les transects échantillonnés.

Tableau IX: Densités des termitières épigées selon les sols (effectifs/ha).

Tableau X: Surface des termitières par type de sol (en m^2/nid).

Tableau XI: Volume des termitières par type de sol (en m^3/nid).

Tableau XII: Densités des termitières par type de sol (en m^2 par ha).

Tableau XIII: Volumes des termitières selon les types de sols (en m^3 par ha).

Tableau XIV: Répartition des termitières en fonction de la densité apparente sur un périmètre de 1 ha (N/m^2).

Tableau XV: Superficie des végétations selon les transects et carrés échantillonnés.

Tableau XVI: Densités des termitières épigées selon la végétation (effectifs/ha).

Tableau XVII: Superficie des jachères échantillonnées.

Tableau XVIII: Surfaces (m^2) et volumes (m^3) moyens par termitière selon les types de végétation.

Tableau XIX: Surface de base des termitières selon la végétation (m^2 par ha).

Tableau XX: Volume des termitières selon la végétation (en m^3 par ha).

Tableau XXI: Surfaces basales (m^2) des stades de dégradation de la termitière de *Macrotermes bellicosus* (\pm intervalle de confiance à 95 p.c.; N =nombre de nids pour 11,66 ha).

Tableau XXII: Densité des termitières épigées à l'échelle du bassin versant (densités calculées en fonction du pourcentage de chaque type de végétation dans 1 ha moyen).

- Tableau XXIII: Densité des termitières de *Trinervitermes* dans quelques biotopes d'Afrique.
- Tableau XXIV: Densité des termitières de *Cubitermes* dans quelques biotopes d'Afrique.
- Tableau XXV: Densité des termitières de *Macrotermes* dans quelques biotopes d'Afrique.
- Tableau XXVI: Surface de base et quantité de sol épigé de populations de termitières en Afrique (d'après LEE et WOOD, 1971b et notre étude).
- Tableau XXVII: Corrélations entre les distributions des termitières épigées, selon les hectares échantillonnés et selon les années. Méthodes des carrés contigus de GREIG-SMITH (1952) pour des quadrats de 625 m² (n=16). Coefficient de corrélation de SPEARMAN.
- Tableau XXVIII: Corrélation entre les distributions des termitières épigées, selon les ha échantillonnés et selon les années. Méthode des carrés contigus de GREIG-SMITH (1952) pour des quadrats de 156,25 m² (n=64). Coefficient de corrélation de SPEARMAN.
- Tableau XXIX: Analyses préliminaires des distributions des termitières, selon la méthode de DIGGLE.
- Tableau XXX: Densités (N/ha) des nids épigés de *Cubitermes* et *Trinervitermes* au cours de la période d'étude (N=effectif total du genre).
- Tableau XXXI: Evolution des densités (N/ha) des nids épigés de *Cubitermes* au cours de la période de mesure par milieu (végétation).
- Tableau XXXII: Evolution des densités (N/ha) des nids épigés de *Trinervitermes* au cours de la période de mesure par milieu (végétation).
- Tableau XXXIII: Evolution des densités (N/ha) des nids épigés de *Cubitermes* au cours de la période de mesure en fonction des types de sol.
- Tableau XXXIV: Evolution des densités (N/ha) des nids épigés de *Trinervitermes* au cours de la période de mesure en fonction des types de sol.
- Tableau XXXV: Evolution des populations de termitières de *Cubitermes* et de *Trinervitermes* (n) de 1985 à 1989, sur 4 parcelles de 1 ha. Surfaces de base (S, 10⁻² m²) et volumes épigés (V, 10⁻³ m²) par unité-termitière.
- Tableau XXXVI: Densités (N/ha) des nids épigés de *Macrotermes* au cours de la période d'étude.
- Tableau XXXVII: Densités (N/ha) des nids morts de *Macrotermes* en fonction des stades.
- Tableau XXXVIII: Evolution par milieu (végétation) de la densité (N/ha) des nids épigés de *Macrotermes* au cours de la période d'étude.
- Tableau XXXIX: Evolution de la densité (N/ha) des nids épigés de *Macrotermes* en fonction des types de sols au cours de la période d'étude.
- Tableau XL: Répartition des termitières de *Macrotermes bellicosus* selon les classes de hauteurs au temps t et au temps t+1 an (écarts types).

Tableau XLI: Croissance annuelle des nids de *Macrotermes bellicosus*.

Tableau XLII: Table de survie d'une population de termitières de *Macrotermes bellicosus* répartie selon les classes de hauteurs.

Tableau XLIII: Erosion annuelle des nids de *Macrotermes bellicosus* (n=38).

Tableau XLIV: Surfaces et volumes par termitière de *Macrotermes* selon les stades de dégradation (m² et m³, écarts types)

Tableau XLV: Densités et surfaces (S, en m²) des termitières par ha en fonction de l'âge des jachères.

Tableau XLVI: Surfaces (m²) et volumes (m³) par nid de *Macrotermes* dans les jachères (moyennes et écarts types).

Tableau XLVII: Surface de base par termitière (en m²) selon les milieux.

Tableau XLVIII: Composition physico-chimique des placages de récolte de *Macrotermes bellicosus* par rapport à l'horizon humifère.

Tableau XLIX: Granulométrie des différents compartiments du nid de *Macrotermes bellicosus* et du sol sous-jacent.

Tableau L: Propriétés physico-chimiques du nid de *Macrotermes bellicosus*.

Tableau LI: Propriétés physico-chimiques des horizons sous-jacents au nid de *Macrotermes bellicosus*.

LISTE DES ANNEXES

Annexe A: Extrait de bordereau de cartographie des termitières épigées en relation avec les variables du milieu.

Annexe B: Modalités des variables utilisés dans l'analyse factorielle des correspondances multiples (AFCM).

Annexe C: Valeurs propres et vecteurs propres de la première AFCM.

Annexe D: Etude des variables entrant dans la première AFCM.

Annexe E: Valeurs propres et vecteurs propres de la deuxième AFCM.

Annexe F: Etude des variables entrant dans la deuxième AFCM.

ANNEXES

Annexe A

Extrait de bordereau de cartographie des termitières épigées en relation avec les variables du milieu (début du transect 6G en 1985)

Record#	DISTANCE	ESP	ETA	ELOIGN	SURFACE	VOLUME	VEGE	SOL	INDUR	PENT	GRAV	JACH	ETSU
1	0.60	3	34	3.55	0.2870	0.0191	6	3	6	3	6	4	7
2	2.00	3	33	0.00	0.6690	0.0334	6	3	6	3	6	4	7
3	2.40	3	33	12.10	0.2870	0.0134	6	3	6	7	6	4	7
4	2.50	3	35	11.40	15.3790	2.5630	6	3	6	7	6	4	7
5	11.10	3	35	6.10	0.1560	0.0052	8	3	6	7	6	4	7
6	13.00	3	35	15.10	0.1140	0.0019	8	3	6	7	6	4	7
7	15.40	3	35	11.80	0.6690	0.0334	8	3	6	7	6	4	7
8	18.30	3	31	6.90	0.0644	0.0161	8	3	6	7	6	4	7
9	19.80	1	11	12.30	0.0436	0.0126	8	3	6	7	6	4	7
10	25.20	3	35	6.30	63.3010	21.1000	8	3	6	7	6	4	7
11	27.70	3	34	20.00	1.2100	0.2420	8	3	6	7	6	4	7
12	37.70	1	12	2.20	0.0191	0.0034	8	3	6	7	5	4	7
13	38.10	3	35	2.40	2.2360	0.1490	8	3	6	7	5	4	7
14	38.10	1	12	4.90	0.0121	0.0022	8	3	6	7	5	4	7
15	38.70	3	35	5.20	9.6320	1.4450	8	3	6	7	5	4	7
16	57.90	3	34	16.00	13.8690	0.6170	3	3	6	7	5	4	7
17	65.40	3	33	10.80	0.2040	0.0102	3	3	6	7	4	4	7
18	75.50	2	21	11.50	0.1340	0.0076	3	2	6	7	3	4	7
19	75.50	3	35	11.50	17.6720	5.8910	3	2	6	7	3	4	7
20	75.70	3	34	18.70	0.0286	0.0009	3	2	6	7	3	4	7
21	84.60	3	33	18.20	23.0040	4.2170	3	2	6	7	2	4	7
22	94.50	1	12	9.60	0.0589	0.0129	3	2	6	7	1	4	7
23	101.90	1	12	7.50	0.0561	0.0089	3	2	6	7	1	4	7
24	111.11	1	12	9.60	0.0535	0.0176	3	2	6	7	1	4	7
25	117.20	1	11	2.80	0.0249	0.0055	3	2	6	7	3	4	7
26	119.70	1	12	15.00	0.0447	0.0112	3	2	6	7	3	4	7
27	132.50	3	32	9.90	0.4210	0.0421	3	2	6	7	4	4	7
28	132.70	3	32	4.20	0.8670	0.2170	3	2	6	7	4	4	7
29	133.20	3	32	1.50	0.3740	0.1810	3	2	6	7	4	4	7
30	153.30	3	34	0.50	116.7640	27.2450	3	2	6	7	4	4	7
31	170.10	3	32	18.80	0.8930	0.1340	8	1	6	7	3	5	8
32	175.20	1	11	18.40	0.0435	0.0131	8	1	6	7	2	5	4
33	180.00	1	12	15.50	0.0199	0.0034	3	1	6	7	2	5	4
34	184.60	1	11	8.90	0.0199	0.0049	3	1	6	7	2	5	4
35	185.40	3	32	4.30	1.7580	0.5860	3	1	6	7	2	5	4
36	190.30	1	12	8.50	0.0215	0.0054	3	1	6	7	2	5	4
37	193.10	3	32	19.20	0.4580	0.1070	3	1	6	7	2	5	4
38	199.10	1	12	0.70	0.0268	0.0067	3	1	5	7	2	5	4
39	213.30	1	12	10.80	0.0050	0.0009	3	1	4	1	2	5	10
40	214.20	3	32	1.10	1.2920	0.6240	3	1	4	1	2	5	10
41	224.90	1	11	12.20	0.0277	0.0069	3	1	3	1	2	5	10
42	226.50	1	11	9.30	0.0092	0.0013	3	1	3	1	2	5	10

DISTANCE = Distance au point de départ du transect
 ESP = Espèce constructrice du nid
 ETA = Etat du nid
 ELOIGN = Eloignement du nid au bord extérieur gauche du transect
 SURFACE = Surface au sol du nid
 VOLUME = Volume épigé (apparent) du nid
 VEGE = Type de végétation
 SOL = Type de sol
 INDUR = Profondeur de l'induration
 PENT = Pente
 GRAV = Profondeur d'apparition des gravillons
 JACH = Jachères (âge)
 ETSU = Etats de surface

N.B: Pour les modalités des variables utilisées voir tableau II et annexe B.

Annexe B**Modalités des variables utilisées dans l'analyse factorielle
des correspondances multiples (AFCM)**

VARIABLE	Nb de CLASSES CRÉÉES	CLASSES		Nb.individus
		No	Definition Libelle	
ESP	3	1	CUBITERMES CU	436
		2	TRINERVITERMES TR	336
		3	MACROTERMES MA	210
ETA	6	1	CUBI VIVANT CUV	249
		2	CUBI MORT CUM	187
		3	TRINERVI VIVANT TRV	234
		4	TRINERVI MORT TRM	102
		5	MACRO V A M2 MAV	78
		6	MACRO M3 A 4 MAM	132
SURFA	5	1	SURFA de .0005 a .0121 SU1	176
		2	SURFA > .0121 a .0207 SU2	196
		3	SURFA > .0207 a .0368 SU3	204
		4	SURFA > .0368 a .2038 SU4	205
		5	SURFA > .2038 a 81.51 SU5	201
VOLUM	5	1	VOLUM de 0 a .0007 VO1	202
		2	VOLUM > .0007 a .0024 VO2	154
		3	VOLUM > .0024 a .0059 VO3	154
		4	VOLUM > .0059 a .0214 VO4	196
		5	VOLUM > .0214 a 40.755 VO5	196
VEGE	4	1	VEG 2 3 4 V1	206
		2	VEG 6 V2	323
		3	VEG 7 V3	97
		4	VEG 8 9 V4	356
SOL	3	1	SOL 2 S1	512
		2	SOL 3 S2	411
		3	SOLS 4 5 S3	59
INDUR	3	1	INDUR 2 3 4 I1	85
		2	INDUR 5 I2	292
		3	INDUR 6 I3	605
PENT	4	1	PENT 3 4 P1	294
		2	PENT 5 P2	192
		3	PENT 6 P3	358
		4	PENT 7 P4	138
GRAV	4	1	GRAVIL 1 2 G1	177
		2	GRAVIL 3 G2	322
		3	GRAVIL 4 G3	145
		4	GRAVIL 6 G4	338
JACH	2	1	JACH 3 4 J1	236
		2	VEG NAT=35 J5	746
ETSU	3	1	ETSU 2 7 ES1	220
		2	ETSU 3 9 11 ES2	231
		3	ETSU 8 ES8	531

19 modalités des 4 variables actives

23 variables (= modalités)
supplémentaires

Annexe C

Valeurs propres et vecteurs propres de l'AFCM 1
(4 variables actives, 7 variables supplémentaires)

VALEURS PROPRES ET VECTEURS PROPRES

INERTIE TOTALE 3.75

1ere COLONNE : VALEURS PROPRES (variances sur les axes principaux)

2eme COLONNE : CONTRIBUTION A L'INERTIE TOTALE
(pourcentages expliqués par les axes principaux)

3eme COLONNE : CONTRIBUTION CUMULEE A L'INERTIE TOTALE
(pourcentages cumulés expliqués par les axes principaux)

VAL.PRO	%EXP	%CUM	
0.84	22	22	/ *****
0.62	17	39	/ *****
0.36	10	49	/ *****
0.32	9	57	/ *****
0.27	7	64	/ *****

VECTEURS PROPRES (coefficients des modalités des variables dans l'équation
linéaire des axes principaux)

CU	-0.554	1.112	-0.482	0.486	0.126
TR	-0.499	-1.454	0.620	-0.717	-0.256
MA	1.949	0.013	0.009	0.138	0.148
CUV	-0.555	1.150	-0.382	0.310	0.264
CUM	-0.553	1.062	-0.615	0.720	-0.059
TRV	-0.476	-1.304	1.018	-1.519	-0.736
TRM	-0.552	-1.797	-0.294	1.125	0.847
MAV	1.563	0.138	1.688	0.957	0.931
MAM	2.177	-0.061	-0.984	-0.346	-0.314
SU1	-0.655	-1.195	-0.809	2.338	0.861
SU2	-0.639	0.020	-1.554	-0.809	-1.618
SU3	-0.585	0.502	0.176	-1.519	2.034
SU4	-0.158	0.691	2.245	0.401	-1.301
SU5	1.951	-0.192	-0.244	-0.125	0.086
VO1	-0.607	-1.720	-0.484	1.541	-0.591
VO2	-0.534	-0.171	-0.391	-1.343	2.351
VO3	-0.532	0.949	-0.976	-1.016	-1.774
VO4	-0.197	1.064	2.310	0.852	0.153
VO5	1.878	-0.066	-0.458	-0.104	-0.115

Annexe D**Etude des variables de l'AFCM 1
(4 variables actives, 7 variables supplémentaires)**ETUDE DES VARIABLES

1re COLONNE : COORDONNEE
2e COLONNE : COSINUS CARRE (QUALITE DE LA REPRESENTATION)
3e COLONNE : CONTRIBUTION RELATIVE A L'INERTIE EXPLIQUEE PAR L'AXE

AXES PRINCIPAUX

AXE 1 AXE 2 AXE 3 AXE 4 AXE 5

VARIABLES PRISES EN COMPTE DANS L'ANALYSE

CU **	-0.509	0.207	3.4*	0.879	0.617	13.7*	-0.288	0.066	2.6*	0.275	0.060	2.6*	0.065	0.003	0.2*
TR **	-0.458	0.109	2.1*	-1.149	0.687	18.1*	0.371	0.072	3.3*	-0.405	0.086	4.4*	-0.132	0.009	0.6*
MA **	1.790	0.872	20.3*	0.010	0.000	0.0*	0.005	0.000	0.0*	0.078	0.002	0.1*	0.077	0.002	0.1*
**			25.8 *			31.8 *			5.9 *			7.1 *			0.9 *
COV **	-0.510	0.088	2.0*	0.909	0.281	8.4*	-0.229	0.018	0.9*	0.175	0.010	0.6*	0.137	0.006	0.4*
CUM **	-0.508	0.061	1.5*	0.840	0.166	5.4*	-0.368	0.032	1.8*	0.408	0.039	2.5*	-0.031	0.000	0.0*
TRV **	-0.437	0.060	1.3*	-1.031	0.333	10.1*	0.609	0.116	6.2*	-0.860	0.231	13.8*	-0.381	0.045	3.2*
TRM **	-0.507	0.030	0.8*	-1.420	0.234	8.4*	-0.176	0.004	0.2*	0.637	0.047	3.3*	0.438	0.022	1.9*
MAV **	1.435	0.178	4.8*	0.109	0.001	0.0*	1.010	0.088	5.7*	0.542	0.025	1.8*	0.481	0.020	1.7*
MAM **	2.000	0.621	15.9*	-0.048	0.000	0.0*	-0.589	0.054	3.3*	-0.196	0.006	0.4*	-0.162	0.004	0.3*
**			26.3 *			32.3 *			18.0 *			22.3 *			7.6 *
SU1 **	-0.601	0.079	1.9*	-0.945	0.195	6.4*	-0.484	0.051	2.9*	1.323	0.382	24.5*	0.445	0.043	3.3*
SU2 **	-0.586	0.086	2.0*	0.016	0.000	0.0*	-0.930	0.216	12.1*	-0.458	0.052	3.3*	-0.837	0.174	13.1*
SU3 **	-0.538	0.076	1.8*	0.397	0.041	1.3*	0.106	0.003	0.2*	-0.860	0.194	12.0*	1.052	0.290	21.5*
SU4 **	-0.145	0.006	0.1*	0.547	0.079	2.5*	1.343	0.476	26.3*	0.227	0.014	0.8*	-0.673	0.119	8.8*
SU5 **	1.792	0.827	19.5*	-0.152	0.006	0.2*	-0.146	0.005	0.3*	-0.071	0.001	0.1*	0.045	0.001	0.0*
**			25.3 *			10.4 *			41.8 *			40.7 *			46.7 *
VO1 **	-0.558	0.081	1.9*	-1.360	0.479	15.2*	-0.290	0.022	1.2*	0.872	0.197	12.2*	-0.306	0.024	1.8*
VO2 **	-0.491	0.059	1.4*	-0.135	0.004	0.1*	-0.234	0.014	0.8*	-0.760	0.142	8.9*	1.215	0.364	27.3*
VO3 **	-0.488	0.059	1.4*	0.750	0.139	4.5*	-0.584	0.084	4.7*	-0.575	0.081	5.1*	-0.917	0.207	15.5*
VO4 **	-0.181	0.008	0.2*	0.841	0.176	5.6*	1.383	0.477	26.6*	0.482	0.058	3.6*	0.079	0.002	0.1*
VO5 **	1.725	0.742	17.6*	-0.052	0.001	0.0*	-0.274	0.019	1.0*	-0.059	0.001	0.1*	-0.060	0.001	0.1*
**			22.5 *			25.5 *			34.3 *			29.9 *			44.8 *

VARIABLES SUPPLEMENTAIRES

V1 **	0.189	0.009	+	0.072	0.001	+	-0.156	0.006	+	0.011	0.000	+	0.010	0.000	+
V2 **	0.017	0.000	+	-0.160	0.013	+	0.026	0.000	+	0.044	0.001	+	0.025	0.000	+
V3 **	0.124	0.002	+	0.050	0.000	+	-0.096	0.001	+	0.011	0.000	+	-0.088	0.001	+
V4 **	-0.158	0.014	+	0.086	0.004	+	0.093	0.005	+	-0.049	0.001	+	-0.004	0.000	+
S1 **	0.069	0.005	+	0.089	0.009	+	-0.076	0.006	+	0.026	0.001	+	0.020	0.000	+
S2 **	-0.057	0.002	+	0.030	0.001	+	0.058	0.002	+	0.000	0.000	+	-0.031	0.001	+
S3 **	-0.204	0.003	+	-0.998	0.064	+	0.253	0.004	+	-0.230	0.003	+	0.041	0.000	+
I1 **	-0.086	0.001	+	0.324	0.010	+	-0.344	0.011	+	0.203	0.004	+	-0.145	0.002	+
I2 **	0.006	0.000	+	-0.080	0.003	+	-0.093	0.004	+	-0.058	0.001	+	0.011	0.000	+
I3 **	0.009	0.000	+	-0.009	0.000	+	0.093	0.014	+	-0.001	0.000	+	0.015	0.000	+
P1 **	-0.120	0.006	+	0.074	0.002	+	0.057	0.001	+	-0.043	0.001	+	-0.017	0.000	+
P2 **	0.193	0.009	+	0.054	0.001	+	0.035	0.000	+	0.128	0.004	+	0.102	0.003	+
P3 **	-0.111	0.007	+	-0.116	0.008	+	-0.071	0.003	+	-0.100	0.006	+	-0.025	0.000	+
P4 **	0.275	0.012	+	0.061	0.001	+	0.013	0.000	+	0.171	0.005	+	-0.041	0.000	+
G1 **	-0.112	0.003	+	0.241	0.013	+	-0.350	0.027	+	0.055	0.001	+	0.017	0.000	+
G2 **	0.031	0.000	+	-0.026	0.000	+	0.051	0.001	+	0.001	0.000	+	-0.028	0.000	+
G3 **	0.156	0.004	+	-0.399	0.028	+	0.134	0.003	+	-0.051	0.000	+	0.095	0.002	+
G4 **	-0.038	0.001	+	0.066	0.002	+	0.078	0.003	+	-0.008	0.000	+	-0.023	0.000	+
J1 **	0.247	0.019	+	0.005	0.000	+	0.003	0.000	+	0.032	0.000	+	-0.078	0.002	+
J5 **	-0.078	0.019	+	-0.003	0.000	+	-0.001	0.000	+	-0.010	0.000	+	0.025	0.002	+
ES1 **	0.263	0.020	+	0.080	0.002	+	-0.070	0.001	+	-0.034	0.000	+	-0.054	0.001	+
ES2 **	0.012	0.000	+	0.235	0.017	+	-0.134	0.006	+	0.119	0.004	+	-0.003	0.000	+
ES8 **	-0.115	0.015	+	-0.137	0.022	+	0.087	0.009	+	-0.038	0.002	+	0.024	0.001	+

Annexe EValeurs propres et vecteurs propres de l'AFCM 2
(toutes les variables participent à l'analyse)VALEURS PROPRES ET VECTEURS PROPRES

INERTIE TOTALE 2.899998

1ere COLONNE : VALEURS PROPRES (variances sur les axes principaux)

2eme COLONNE : CONTRIBUTION A L'INERTIE TOTALE

(pourcentages expliqués par les axes principaux)

3eme COLONNE : CONTRIBUTION CUMULEE A L'INERTIE TOTALE

(pourcentages cumulés expliqués par les axes principaux)

VAL.PRO %EXP %CUM

0.41	14	14	/	*****
0.27	9	23	/	*****
0.21	7	31	/	*****
0.21	7	38	/	*****
0.17	6	44	/	*****

VECTEURS PROPRES (coefficients des modalités des variables dans l'équation
linéaire des axes principaux)

CUV	0.237	0.995	-1.623	0.135	0.052
CUM	-0.350	0.733	-1.241	-0.107	-0.503
TRV	-0.133	0.773	1.502	-0.402	0.139
TRM	-0.965	0.633	2.637	-0.130	-0.904
MAV	0.095	-2.506	-0.267	-1.468	0.028
MAM	0.985	-3.295	0.277	1.578	1.050
S01	0.017	1.303	2.449	0.135	-0.861
S02	-0.035	1.176	-0.106	0.089	-0.981
S03	-0.298	0.949	-0.905	-0.513	0.510
S04	-0.249	-0.040	-1.581	-0.738	0.170
S05	0.582	-3.209	0.490	1.069	1.019
V01	-0.040	1.157	2.981	-0.197	-0.998
V02	-0.081	0.988	0.212	-0.296	-0.299
V03	-0.212	0.891	-1.809	0.003	-0.292
V04	-0.296	0.069	-1.860	-0.763	0.556
V05	0.635	-3.121	0.368	1.256	1.057
V1	1.886	-0.123	-0.402	-0.118	-1.709
V2	-1.027	-0.340	0.805	1.122	-0.528
V3	1.453	-0.238	-0.017	-0.351	-1.332
V4	-0.551	0.444	-0.493	-0.854	1.831
S1	1.316	0.277	-0.197	-0.350	0.412
S2	-1.539	-0.435	-0.363	0.363	-0.739
S3	-0.673	0.622	4.239	0.506	1.574
I1	1.757	1.217	-1.590	3.590	-2.325
I2	0.820	0.508	0.391	0.786	1.008
I3	-0.640	-0.416	0.034	-0.884	-0.160
P1	-1.832	-0.300	-0.531	-0.193	-0.564
P2	1.267	-0.618	-0.047	-3.096	0.185
P3	0.958	0.982	0.539	1.114	0.901
P4	-0.334	-1.048	-0.203	1.831	-1.394
G1	1.366	1.314	-0.875	3.039	-0.422
G2	0.738	0.175	0.278	-1.198	1.515
G3	0.786	-0.543	1.672	-1.488	-0.502
G4	-1.750	-0.622	-0.524	0.189	-1.007
J1	1.224	-0.827	-0.052	-0.797	-2.324
J5	-0.385	0.262	0.016	0.252	0.735
ES1	1.986	-0.618	-0.233	-1.164	-2.090
ES2	0.681	0.576	-0.488	0.876	1.736
ES8	-1.116	0.006	0.309	0.101	0.111

Annexe F

Etude des variables de l'AFCM 2
(toutes les variables participent à l'analyse)

ETUDE DES VARIABLES

1re COLONNE : COORDONNEE
 2e COLONNE : COSINUS CARRE (QUALITE DE LA REPRESENTATION)
 3e COLONNE : CONTRIBUTION RELATIVE A L'INERTIE EXPLIQUEE PAR L'AXE

AXES PRINCIPAUX

	AXE 1	AXE 2	AXE 3	AXE 4	AXE 5
VARIABLES PRISES EN COMPTE DANS L'ANALYSE					
CUV **	0.152	0.008	0.1*	0.516	0.090
CUH **	-0.224	0.012	0.2*	0.380	0.034
TRV **	-0.085	0.002	0.0*	0.400	0.050
TRM **	-0.617	0.044	1.0*	0.328	0.012
MAV **	0.061	0.000	0.0*	-1.298	0.145
MAM **	0.630	0.062	1.3*	-1.707	0.452
**	2.7 *		25.0 *		22.4 *
SU1 **	0.011	0.000	0.0*	0.675	0.099
SU2 **	-0.022	0.000	0.0*	0.609	0.093
SU3 **	-0.190	0.009	0.2*	0.491	0.063
SU4 **	-0.159	0.007	0.1*	-0.021	0.000
SU5 **	0.372	0.036	0.7*	-1.662	0.711
**	1.0 *		28.8 *		18.2 *
VO1 **	-0.025	0.000	0.0*	0.599	0.093
VO2 **	-0.052	0.001	0.0*	0.512	0.065
VO3 **	-0.135	0.004	0.1*	0.461	0.052
VO4 **	-0.189	0.009	0.2*	0.036	0.000
VO5 **	0.406	0.041	0.8*	-1.617	0.652
**	1.1 *		25.7 *		32.0 *
V1 **	1.205	0.385	7.5*	-0.064	0.001
V2 **	-0.656	0.211	3.5*	-0.176	0.015
V3 **	0.929	0.094	2.1*	-0.123	0.002
V4 **	-0.352	0.070	1.1*	0.230	0.030
**	14.1 *		1.2 *		3.4 *
S1 **	0.841	0.770	9.0*	0.144	0.022
S2 **	-0.983	0.696	9.9*	-0.225	0.037
S3 **	-0.430	0.012	0.3*	0.322	0.007
**	19.2 *		1.4 *		11.5 *
I1 **	1.123	0.119	2.7*	0.630	0.038
I2 **	0.524	0.116	2.0*	0.263	0.029
I3 **	-0.409	0.269	2.5*	-0.216	0.075
**	7.2 *		3.1 *		2.7 *
P1 **	-1.171	0.586	10.1*	-0.156	0.010
P2 **	0.810	0.159	3.1*	-0.320	0.025
P3 **	0.612	0.215	3.3*	0.509	0.148
P4 **	-0.213	0.007	0.2*	-0.543	0.048
**	16.7 *		6.1 *		2.0 *
G1 **	0.873	0.168	3.4*	0.681	0.102
G2 **	0.471	0.108	1.8*	0.091	0.004
G3 **	0.502	0.044	0.9*	-0.281	0.014
G4 **	-1.119	0.657	10.5*	-0.322	0.054
**	16.6 *		5.0 *		6.7 *
J1 **	0.782	0.193	3.6*	-0.428	0.058
J5 **	-0.246	0.191	1.1*	0.136	0.058
**	4.7 *		2.2 *		0.0 *
ES1 **	1.269	0.465	8.8*	-0.320	0.030
ES2 **	0.435	0.058	1.1*	0.298	0.027
ES8 **	-0.713	0.599	6.7*	0.003	0.000
**	16.7 *		1.6 *		1.2 *
VARIABLES SUPPLEMENTAIRES					
CU **	-0.009	0.000	*	0.458	0.167
YR **	-0.244	0.031	*	0.378	0.074
MA **	0.420	0.048	*	-1.555	0.658

Vu et approuvé

Abidjan, le 28 Octobre 1993

Le Doyen de la Faculté des Sciences et Techniques



SERI BIALLI

Vu et permis d'imprimer

Abidjan, le 28 Octobre 1993

Le Recteur de l'Université Nationale de Côte-d'Ivoire



SEMI-BI ZAN