

RECHERCHES ECOLOGIQUES
SUR UNE SAVANE SAHELIENNE
DU FERLO SEPTENTRIONAL, SENEGAL :
INFLUENCE DE LA SECHERESSE SUR LE PEUPLEMENT
EN TERMITES

par M. LEPAGE

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de Dijon (1)

Les recherches poursuivies à la Station d'Ecologie de l'ORSTOM à Richard-Toll depuis 1969 ont donné lieu à plusieurs publications sur le fonctionnement de l'écosystème sahélien de Fété Olé (*La Terre et la Vie*, 26, 1972, 325-472 et 27, 1973 : 297-323).

Rappelons seulement ici que le lieu d'implantation des travaux, matérialisé par un quadrat de 1 km², est situé sur un substrat sablo-argileux quaternaire, façonné en un système dunaire remanié et érodé. Selon la topographie, on peut y distinguer différents milieux ou « formes de relief » : le sommet, le versant et le bas de versant dunaire, le replat (rupture dans la pente) et la dépression (petit interdune fermé). Ces variations topographiques ont une grande influence sur la répartition des termites (Lepage, 1972).

Le climat de Fété Olé est sahélien, c'est-à-dire caractérisé par la brièveté et l'extrême variabilité de ses pluies ; de ce fait l'écologie des termites dépend étroitement de la pluviométrie. Or, depuis 1969, les années ont été de moins en moins pluvieuses, comme le montre le tableau I, qui précise quelques paramètres des saisons des pluies successives.

Il est donc intéressant de rechercher les conséquences d'une telle succession d'années sèches sur les populations de termites et d'en étudier le mécanisme. Quels rôles jouent respectivement la diminution des ressources en eau du sol et de la nappe souterraine, l'évaporation plus intense, ou les changements de la

(1) Adresse : Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, Boulevard Gabriel, 21000 Dijon.

végétation ? Peu d'observations ont été faites jusqu'ici à ce sujet. Tout au plus Roy-Noël (1971) signale-t-elle que des nids de *Bellicositermes bellicosus* (2) de la région du Cap-Vert sont morts à la suite d'années particulièrement défavorables, du fait de l'épuisement des réserves d'eau permanente et de la raréfaction de la nourriture. La récente « vague de sécheresse » au Sahel nous a permis de préciser l'action de la diminution des précipitations sur les populations d'Isoptères.

TABLEAU I

*Valeurs de quelques paramètres de la saison des pluies
(mesurés par une station météorologique de terrain)*

Année	1969	1970	1971	1972
Pluies (mm)	350 (1)	208,7	202,2	33,3
Pluies supérieures à 1 mm	33	13	13	6
Intervalle entre la première et la dernière pluie supérieure à 1 mm (jours)	107	64	61	60
Intervalle moyen entre 2 pluies consécutives supérieures à 1 mm (jours)	2,6	5,8	6,1	9,2

(1) Nous ne disposions pas de station météorologique sur le terrain en 1969, mais j'ai noté les pluies, mesuré quelques-unes d'entre elles par des moyens rudimentaires et comparé ces données avec celles enregistrées à Richard-Toll (70 km au N-NW).

I. — COMPORTEMENT DES ESPECES

Les espèces de Fété Olé ont fait preuve d'une grande plasticité dans leur comportement.

A) MOUVEMENTS DES POPULATIONS. — En réponse à certains facteurs écologiques (température, humidité), les populations de

(2) Synonyme de *Macrotermes subhyalinus*.

termites peuvent effectuer des déplacements d'ampleur variable. Au cours d'un cycle annuel, ces déplacements peuvent se manifester, pour la sous-famille des Macrotermitinae par exemple, soit par un abandon de portions desséchées du nid dans le cas des *Bellicositermes bellicosus* de la région de Fort-Lamy au Tchad (Grassé et Noirot, 1948), soit par des variations dans la distribution verticale des meules à champignons pour les espèces hypogées comme *Pseudacanthotermes militaris* dans le Nord du Nigeria (Sands, 1965) ou en Côte-d'Ivoire (Josens, 1972).

Dans notre zone sahélicenne, les déplacements en profondeur sont souvent importants, parfois supérieurs à 1 m. La profondeur à laquelle se manifestent les espèces hypogées est déjà grande lors d'une saison « normale » : la figure 1 se rapporte à une expérience effectuée au moyen de bois enterrés jusqu'à 2 m de profondeur, entre le 1^{er} octobre 1970 et le 15 avril 1971. En bas de versant, la consommation la plus importante se situa vers 50 cm de profondeur ; en versant cette consommation se maintint jusqu'à 90 cm.

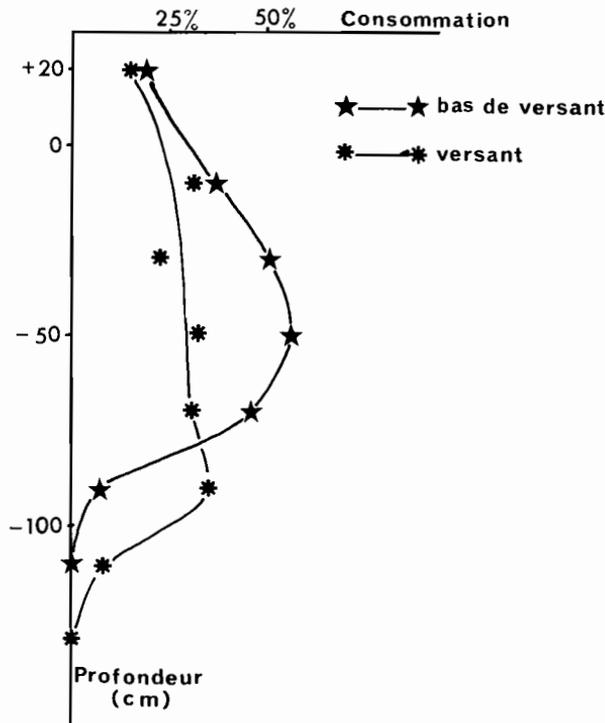


Figure 1. — Activité des espèces selon la profondeur : consommation sur bois enterrés du 1^{er} octobre 1970 au 15 avril 1971. Cette consommation est calculée d'après le pourcentage de perte de poids des bois enterrés.

Les densités trop faibles des termites hypogés lors des relevés de fouille systématique du sol (Lepage, 1972), n'ont pas permis de quantifier avec précision les déplacements des populations. En ce qui concerne les Macrotermitinac, *Microtermes hollandei* et *Odontotermes smeathmani*, leurs meules à champignons furent récoltées à partir de 20-25 cm en août 1969, alors qu'en 1971 et 1972, beaucoup de chambres à meules étaient abandonnées et on ne trouvait de meules qu'à une profondeur de 50-75 cm. Cette migration verticale se doubla d'une distribution horizontale de plus en plus agrégative autour de sites particuliers : souches d'arbres et termitières d'autres espèces. A la fin de la saison sèche 1973, des fouilles systématiques du sol sur des profondeurs de 75-100 cm ne permirent de récolter aucun termite : ceux-ci étaient cependant présents, comme le montra l'expérience effectuée le 18 avril 1973. Sur le fond d'une tranchée de 4 m sur 2 m et de 75 cm de profondeur (aucun termite récolté), on disposa des nattes arrosées d'eau (50 litres) ; après 12 h d'humidification, on captura 7 208 *Odontotermes smeathmani*, 2 912 *Microtermes hollandei* et 152 *Bellicositermes bellicosus* en récolte sous les nattes, ces insectes représentant un poids sec de 9,5 g.

Les termites épigés abandonnent certaines portions du nid. En saison sèche Bodot (1967) note, pour *Cubitermes severus* en Côte-d'Ivoire, des teneurs en eau de 0,54 % dans les parties supérieures du nid et de 10 à 15 % dans le socle souterrain. Selon des mesures effectuées sur notre terrain au mois de mai 1973 dans certaines termitières de *Bellicositermes bellicosus*, les meules à champignons périphériques avaient une teneur en eau de 23 % (du poids frais) et étaient abandonnées par les larves, alors que les meules situées au centre de l'habitacle contenaient de 40 à 45 % d'eau et étaient couvertes de larves. La teneur en eau d'une termitière de cette espèce augmente quand on se rapproche du centre de l'habitacle : 2 à 5 % d'eau dans la muraille selon la profondeur, 12 % dans les cloisons en périphérie de l'habitacle, 19 à 20 % dans les cloisons à proximité de la cellule royale, 23 à 25 % pour le plancher des chambres contenant les œufs.

En ce qui concerne le genre *Trinervitermes*, certaines calies ont une fonction temporaire (Coaton, 1948 ; Roy-Noël, 1971 ; Lepage, 1972). En mai 1973, le matériau des calies abandonnées avait une teneur en eau de 1,5 à 2 %, tandis que les calies partiellement abandonnées de leurs populations (il ne restait que quelques soldats) contenaient de 6 à 7 % d'eau.

Ces mouvements de populations, déjà très accentués pendant une saison sèche « normale », rendent délicate une étude de l'évolution de la faune au cours d'années successives. Il est en particulier très difficile dans ces conditions d'affirmer l'absence d'une espèce ou la mort d'une colonie.

B) ACTIVITÉ DE CONSTRUCTION. — Lorsque la saison a été suffisamment pluvieuse, l'activité de construction des espèces présente dans notre région un maximum après la fin des pluies (novembre à janvier). Cette activité est perturbée lors d'une saison à précipitations déficitaires : de grandes irrégularités apparaissent alors entre nids différents. Dans certains, toute activité paraît avoir cessé et seule une fouille de la termitière permet de savoir si les termites sont ou non présents.

Dans d'autres, il y a seulement diminution de l'activité constructrice. Ainsi, le volume moyen des constructions de *Bellicositermes bellicosus*, entre septembre et mai de chaque année fut de : 0,95 m³ par nid en 1969-70, 0,64 m³ en 1970-71, 0,48 m³ en 1971-72 et 0,12 m³ en 1972-73 (ce volume fut calculé sur 20-25 termitières, en assimilant les constructions à de volumes simples).

Le comblement d'un orifice artificiellement creusé dans la termitière permet d'étudier la quantité d'eau ainsi mobilisée (Watson, 1972). La capacité de mobilisation de matériaux humides pour une termitière de *Bellicositermes bellicosus* est très grande : la teneur en eau des nouveaux matériaux apportés afin de combler l'orifice est de 15 à 20 % du poids frais. Ceci correspond à une mobilisation de plusieurs litres d'eau par 24 h. La répartition dans le temps de cette « ponction » d'eau doit cependant entraîner la mort de la colonie.

C) ACTIVITÉ DE RÉCOLTE. — La nature et l'abondance des matériaux cellulosiques influent sur le comportement récolteur des espèces. En 1970-71, puis en 1971-72, la strate herbacée fut déjà moins importante que normalement (Bille, 1972) ; durant l'année 1972-73, cette strate herbacée disparut complètement : la principale source de nourriture des termites fut alors représentée par le bois mort.

Les espèces de notre région se sont bien adaptées à cette rarefaction de leur nourriture habituelle et au changement de sa composition. Pour les Macrotermitinae, dont le régime est habituellement diversifié (litière), j'ai constaté une diminution de la consommation en strate herbacée et une augmentation en strate ligneuse. Parmi ces Macrotermitinae le cas d'*Odontotermes smeathmani* est à signaler. Cette espèce récoltait en 1969 l'écorce de troncs d'arbres vivants (55 à 60 % des arbres étaient attaqués) ; cette source de nourriture fut presque totalement abandonnée en 1972, peut-être à cause de la grande quantité d'eau nécessaire à l'édification des « placages » de récolte sur les troncs.

Les espèces fourrageuses du genre *Trinervitermes*, récoltant habituellement des chaumes de graminées, furent rencontrées en 1972-73 sur le bois mort à terre. Ce comportement paraît tout à fait inhabituel chez les *Trinervitermes* africains. Le tableau II résume les différences constatées dans le comportement de récolte de *Trinervitermes trinervius*.

TABLEAU II
Récolte de Trinervitermes trinervius selon les années

	1971-1972	1972-1973
Nombre de sorties de récolte / 100 m ² en versant	7,65	1,07
Nombre d'individus récoltant par groupe	100 à 500	6 500 à 8 000
Matériau récolté	Chaumes de graminées	Bois mort
Constitution des pistes de récolte	Boulettes de terre	Pistes excrémentielles

Dans la récolte d'un aliment, il est parfois malaisé de distinguer ce qui revient au choix du termite et ce qui est imputable à l'abondance ou à la rarefaction de l'aliment choisi. Je citerai des chiffres obtenus pour *Psammotermes hybostoma* en récolte sur bois mort à terre. Ces chiffres (tableau III) indiquent les pourcentages d'individus récoltant sur chaque espèce d'arbre, par rapport au nombre total d'individus récoltant sur toutes les catégories de bois mort.

TABLEAU III
Récolte sur bois mort de Psammotermes hybostoma

Espèce d'arbre	Teneur en eau du tronc (*)	% d'individus récoltant	
		Mars 1972	Mars 1973
<i>Guiera senegalensis</i>	17,2 %	73	29
<i>Acacia senegal</i>	43,8 %	4	31
<i>Commiphora africana</i>	59,2 %	16	28

(*) Cité par Bille (1971). Il s'agit de la teneur par rapport au poids frais des troncs d'arbres vivants.

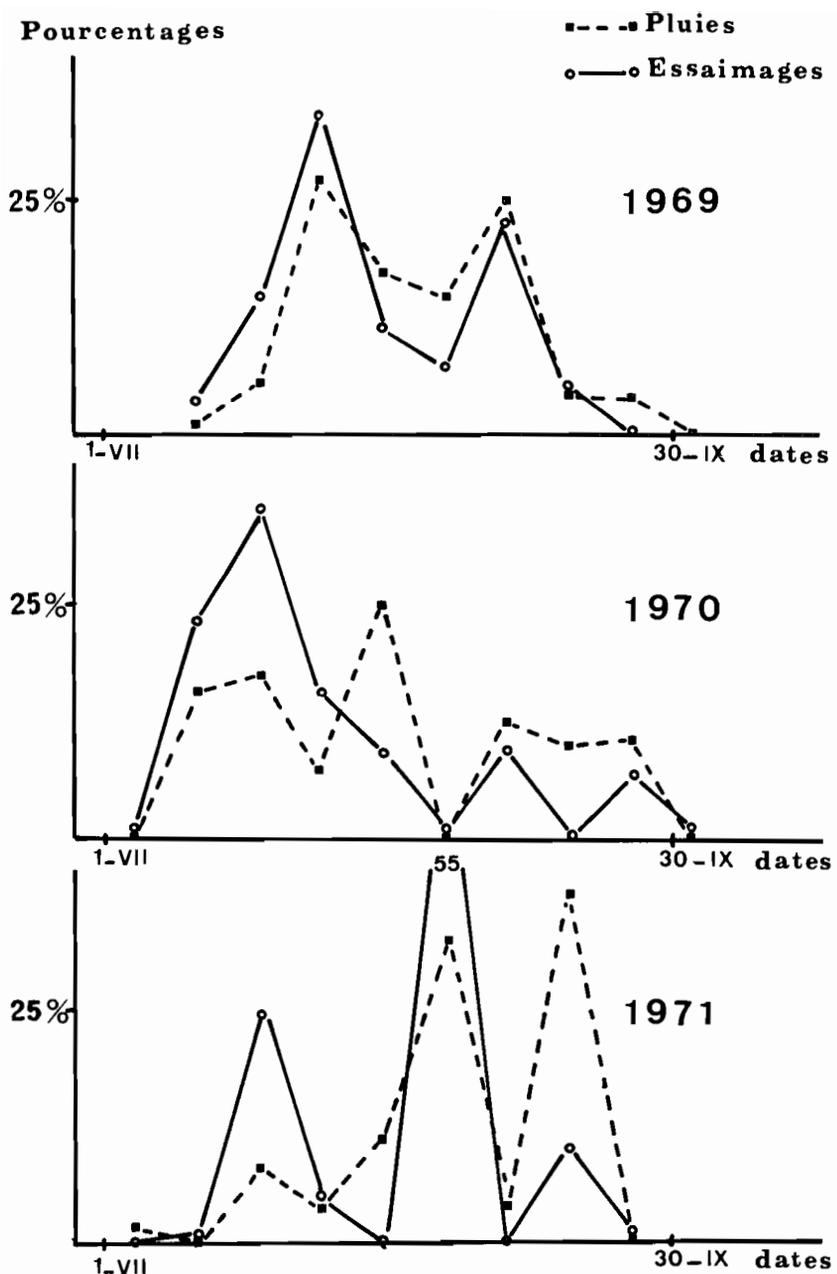


Figure 2. — Relation entre les pluies et les essaimages (résultats exprimés en pourcentages par décades).

On constate donc une augmentation de la récolte sur les bois à forte teneur en eau et une diminution corrélative de la récolte sur des espèces en contenant peu. Cependant, il semble que l'abondance respective des espèces de bois mort ait changé d'une année sur l'autre : en 1972 on assista à une augmentation du bois mort d'*Acacia senegal*.

Dans ce cas précis, il se produisit aussi une augmentation de la diversité de la récolte de bois mort par *Psammotermes*. Cette diversité a été calculée d'après l'indice de Shannon & Weaver (1963), cité par Blondel et al (1973). Celui-ci passa de 0,87 en mars 1972 à 1,43 en mars 1973.

D) COMPORTEMENT D'ESSAIMAGE. — Les essaimage des espèces sont gravement perturbés par la sécheresse. Ce phénomène est une des principales causes de l'évolution à long terme des populations.

Les essaimage sont, dans notre région, uniquement groupés durant la saison des pluies (Lepage, 1972). Une même colonie peut essaimer à plusieurs dates au cours d'une saison (Ruelle, 1964 ; Lepage, 1972). Cet étalement peut permettre un plus grand nombre de fondations favorables.

Lors des années à pluviométrie déficitaire, la répartition des essaimage n'est plus « calquée » sur la répartition des pluies. Il se produit une « accumulation » d'ailés, qu'une pluie peu importante mais retardée entraîne à essaimer alors en grand nombre. La figure 2 met en relation la pluviosité et les essaimage constatés lors des trois années, 1969, 1970 et 1971. Les totaux sont sommés par décades.

Si la saison des pluies se termine brutalement, certains ailés ne peuvent pas essaimer. Ceci s'est produit en 1970 et 1971 et a atteint de grandes proportions en 1972. Dans cette éventualité, il est certain que les espèces essaimage au début de la saison des pluies sont favorisées en cas d'année déficitaire : c'est le cas de *Psammotermes hybostoma* qui essaime dès la première pluie. Par contre, les espèces qui essaimage après que les précipitations aient duré un certain temps sont désavantagées : en janvier 1973, 11 calies de *Trinervitermes* sp. sur 30 ha contenaient encore des ailés (parfois plusieurs centaines). La question se pose du devenir de ces derniers ; sans doute sont-ils consommés par le reste de la population (?). Même s'ils disparaissent et sont éliminés plus ou moins tardivement, on peut se demander quel est leur influence dans le fonctionnement de la colonie : rappelons que la biomasse d'ailés correspond chez certaines espèces à près de 50 % de la biomasse totale.

E) APPORT D'EAU OU DE MATÉRIAUX HUMIDES. — Les auteurs se sont interrogés sur l'origine de l'eau contenue dans les puissantes termitières épigées : Bodot (1967) calcule par exemple qu'un m³

de la termitière de *Bellicositermes natalensis* contient environ 200 litres d'eau. La présence d'eau en profondeur serait donc nécessaire à une telle colonie. En fait, les observations relatives à un prélèvement d'eau par les termites à partir d'une nappe souterraine sont rares, ce qui s'explique par la difficulté d'une telle étude. Hill (1921), Marais (1938), Grassé & Noirot (1948), Ghilarov (1962) et Yakushev (1969) ont effectué de telles observations. Les expériences menées par Watson (1969 et 1972) au moyen d'eau tritiée ne permettent pas, par contre, de conclure à un prélèvement direct d'eau à partir de la nappe phréatique.

Récemment (octobre 1973), le creusement d'un puits en un endroit proche de notre lieu de travail nous a permis de faire une observation importante. Des galeries, attribuables sans aucun doute à un Macrotermitinae, ont été constatées à proximité de la nappe phréatique, à 50 m de profondeur. Ceci est intéressant et permet de conclure à un prélèvement d'eau ou de matériaux très humides à partir de cette nappe profonde. La survie des colonies capables d'un tel comportement dépendrait ainsi, en saison sèche, d'un équilibre entre la quantité d'eau prélevée et l'évaporation de celle contenue dans les termites eux-mêmes et les matériaux du nid.

II. — DISTRIBUTION ET DENSITE DES ESPECES

A. — TERMITES ÉPIGÉS.

Il est difficile de juger de la mort d'une colonie d'après les manifestations extérieures de son activité. La sortie des soldats qui apparaissent lors de l'ouverture du nid, ainsi que la texture de ce dernier, permettent toutefois de se rendre compte si un nid est occupé ou non par ses habitants.

1) *Bellicositermes bellicosus*. — Des observations antérieures avaient mis en évidence une évolution probable de la répartition de cette espèce dans notre région (Lepage, 1972) : concentration autour des points bas, et forte proportion de termitières érodées. Les années suivantes ont vu s'accroître ce phénomène, comme le montrent les chiffres du tableau IV.

L'examen de ce tableau permet de faire deux remarques : d'une part, le taux de disparition des colonies augmente à la suite d'années défavorables, ce qui est explicable, et d'autre part, le taux d'apparition de nouvelles colonies augmente aussi, ce qui est paradoxal. On doit cependant, préciser que le taux d'apparition de nouvelles termitières est estimé d'après l'apparition de cons-

TABLEAU IV

*Evolution du peuplement des termitières
de Bellicositermes bellicosus*

	Entre mars 1970 et mars 1972 (75 ha)	Entre mars 1972 et mars 1973 (50 ha)
Taux annuel d'apparition de colonies (par rapport au nombre initial de termitières)	8,8 %	26,9 %
Taux annuel de disparition de colonies (par rapport au nombre initial de termitières)	11,3 %	15,4 %

tructions épigées. Or la termitière de *Bellicositermes bellicosus* reste hypogée pendant la première partie de sa vie. On peut donc supposer que les colonies apparues entre 1972 et 1973 correspondaient à celles fondées entre 1969 et 1971, années pendant lesquelles les conditions étaient très favorables.

Dans cette hypothèse, l'action de la sécheresse sur le peuplement de *Bellicositermes bellicosus* ne se traduirait pas immédiatement par des modifications visibles. Les colonies de cette espèce manifesterait ainsi une certaine inertie aux variations annuelles du climat et seule une suite d'années favorables ou défavorables seraient susceptibles d'influer sur l'évolution du peuplement.

Une observation supplémentaire doit être faite : le taux de disparition global des termitières n'a que peu de signification, car toutes ne sont pas affectées de la même façon par la sécheresse : on assista ainsi, entre 1970 et 1973, à une forte mortalité de jeunes termitières qui se développaient souvent sur d'anciennes constructions érodées de la même espèce. Il est préférable donc de considérer deux catégories de termitières : les constructions « adultes » à faible taux de renouvellement, et les jeunes termitières, à taux de renouvellement élevé.

2) *Trinervitermes trinervius* et *T. geminatus*. — Le nombre de calies occupées par *Trinervitermes* (surtout *T. trinervius*) varie au cours d'un cycle annuel. Ces structures temporaires sont à mettre en rapport avec l'abondance plus ou moins grande de la strate herbacée. Le tableau V indique les densités des calies par hectare de juillet 1969 à mars 1973.

TABLEAU V

*Evolution du nombre de calies
de Trinervitermes trinervius et T. geminatus par hectare
entre le 31 juillet 1969 et le 15 mars 1973*

	31-VII 1969	15-III 1970	15-III 1971	15-III 1972	15-III 1973
<i>T. trinervius</i>	2,82	4,60	6,73	5,65	4,42
<i>T. geminatus</i>	0,87	1,21	2,32	3,00	2,67
TOTAL	3,69	5,81	9,05	8,65	7,09

Ces variations du nombre de calies posent le problème de leur nature et de leur rapport avec un nid souterrain. On assista à une augmentation des calies de 1969 à 1971, correspondant sans doute à une diminution des ressources de nourriture. De 1971 à 1973, le nombre des calies occupées diminua, par suite des conditions drastiques du milieu. En 1973 la densité fut cependant supérieure à celle de 1970, mais la plupart de ces constructions étaient presque vides.

La diminution du nombre de calies de *T. trinervius* fut de 22,5 % entre 1972 et 1973, alors que la diminution de celles de *T. geminatus* n'atteignit que 11,1 %. En mars 1970, *T. geminatus* représentait 21 % du nombre des calies, contre 38 % en mars 1973. Il est donc possible que *T. geminatus* ait été moins affecté par la sécheresse que *T. trinervius*. Cela peut se comprendre si l'on se souvient que *T. geminatus* constitue des réserves importantes de chaumes ou de graminées, alors que *T. trinervius* ne construit que peu ou pas de greniers.

B. — TERMITES HYPOGÉS.

Il semble n'y avoir eu que peu de variations dans les densités de ces espèces. Certaines occupent déjà des sites particuliers : *Odontotermes smeathmani* et *Microtermes hollandei* sont, par exemple, souvent en rapport avec la termitière de *Bellicositermes bellicosus*. De tels microbiotopes doivent les protéger des variations du climat général. L'expérience rapportée au paragraphe I-A permet d'affirmer par ailleurs que si ces termites sont absents des relevés exhaustifs, ils n'ont pas pour autant disparu du milieu.

Il y eut, par contre, des variations dans la taille du domaine vital (zone d'action) des nids. Celui-ci peut être calculé (tableau VI) d'après la surface sur laquelle se font les récoltes de fragments de bois mort à la surface du sol.

TABLEAU VI

Domaine vitaux (ou zones d'action) de quelques colonies de termites hypogés

ESPÈCES	DOMAINES D'ACTION (en m ²)	
	Février-Mars 1972	Février-Mars 1973
<i>Microcerotermes parvulus</i>	227	54
<i>Odondotermes smeathmani</i>	452	154
<i>Psammotermes hybostoma</i>	804	2 164

III. — CONSOMMATION

A) COMPOSITION ET QUANTITÉ DE NOURRITURE DISPONIBLE. — La concentration de la production primaire pendant une brève partie de l'année est généralement considérée comme la caractéristique écologique essentielle du milieu sahélien. Cela n'est vrai cependant que pour les ressources alimentaires produites par la strate herbacée, en particulier les graines. Les autres sources de nourriture, litière herbacée, feuilles tombées, bois mort, se conservent parfois durant presque toute l'année.

Lors d'années « normales » ou « subnormales » (c'est-à-dire ayant bénéficié de pluies comprises entre 200 et 375 mm), la quantité de litière présente à terre oscille entre 87 g/m² en juillet et 123 g en octobre-décembre (Bille, 1973). Au mois d'avril 1973, la source presque exclusive de nourriture fut, par contre, le bois mort qui représentait 1 137 kg par ha.

La composition de la strate herbacée varie aussi selon les années (Bille & Poupon, 1972). Parmi les herbes sur pied trouvées en avril 1972 et 1973, on a noté des plantes telles que *Blepharis linariifolia* ou des Papilionacées qui étaient mortes et pouvaient

cependant rester sur pied pendant plusieurs années. La plupart ne sont cependant pas utilisables par les termites.

La teneur en eau de la nourriture est également variable. La teneur en eau de l'herbe récoltée en novembre-décembre 1971 allait de 15 à 40 %. En 1973, les bois morts ne contenaient que de 2 à 15 % d'eau.

B) RÉCOLTE EN STRATE HERBACÉE. — Les variations constatées dans la récolte d'aliments herbacés sont grandes et liées à l'abondance du tapis herbacé, donc au régime des pluies. La figure 3,

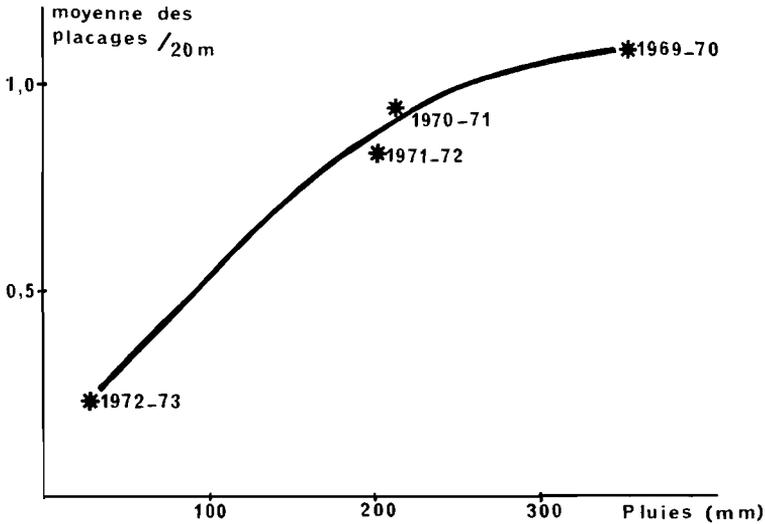


Figure 3. — Relation entre les pluies annuelles et la récolte en strate herbacée de *Bellicositermes bellicosus*.

qui concerne *Bellicositermes bellicosus*, montre qu'il existe pour cette espèce une relation entre les pluies et la récolte en strate herbacée. Ces chiffres sont basés sur la mesure d'une longueur de « placage » de récolte (Lepage, 1972). La comparaison 2 à 2 de ces moyennes selon le test de Student ne montre pas de différences significatives entre 1969-70 et 1970-71, ni entre 1970-71 et 1971-72 ; par contre la différence est hautement significative entre 1971-72 et 1972-73. Le tableau VII analyse la comparaison des variances entre ces trois années et selon les formes de relief, pour *Bellicositermes bellicosus*.

TABLEAU VII

*Comparaison des variances des longueurs de placages de *Bellicositermes bellicosus* selon le relief et selon les années*

RELIEF	1969-70/1970-71	1970-71/1971-72	1971-72/1972-73
Dépression	N.S.	N.S.	N.S.
Bas de versant	N.S.	N.S.	H.S.
Replat	S.	H.S.	H.S.
Versant	H.S.	H.S.	H.S.

N.S. = non significatif au seuil de 0,05

S. = significatif au seuil de 0,05

H.S. = significatif au seuil de 0,01

Les différences s'accroissent donc au fur et à mesure que la sécheresse se prolonge. Cette évolution se traduit par une hétérogénéité de plus en plus grande de la récolte en strate herbacée, c'est-à-dire un abandon de certains milieux, et une concentration des termites dans d'autres.

L'impact trophique des espèces va donc varier lui aussi. La quantité de nourriture récoltée en strate herbacée par *Bellicositermes bellicosus* fut de 53 kg/ha pour la période du 15 septembre 1970 au 15 avril 1971 et de 20 kg seulement pour la période du 15 septembre 1971 au 15 avril 1972. La récolte en strate herbacée de *Bellicositermes* diminue donc lors d'une année défavorable. L'accès à la nourriture est alors moins aisé, mais d'autres facteurs interviennent également, tels que la diminution de la teneur en eau des sols ou l'utilisation d'autres sources de nourriture.

C) RÉCOLTE EN STRATE LIGNEUSE. — Cette récolte a été prépondérante pour les espèces au cours de la saison 1972-73.

Une expérience effectuée en mars 1973 donna des corrélations positives et significatives entre le nombre de termites récoltant sur le bois mort à terre et le poids de ce bois mort sur des surfaces de 100 m². Pour le milieu « sommet », par exemple, la corrélation fut de + 0,78 pour *Psammotermes hybostoma*.

Le tableau VIII exprime les « biomasses récoltantes », c'est-à-dire le poids des termites trouvés en train de récolter leur nour-

riture sur le bois mort, à terre, en 1972 et 1973. Cette étude a été faite sur des surfaces de 100 m². La surface totale inventoriée fut de 10 000 m² en 1972 et de 20 000 m² en 1973.

TABLEAU VIII

Evolution de la « biomasse récoltante » des espèces selon l'année (les biomasses sont données en g de poids sec/ha)

ESPÈCES	1972	1973
<i>Psammotermes hybostoma</i>	5,26	8,80
<i>Microcerotermes</i> spp.	0,95	0,87
<i>Coptotermes intermedius</i>	0,44	0,00
<i>Amitermes</i> spp.	0,0064	0,00
<i>Bellicositermes bellicosus</i>	0,34	0,040
<i>Odontotermes smeathmani</i>	0,10	0,14
<i>Microtermes hollandei</i>	0,0018	0,028
TOTAL	7,10	9,88

Ce tableau montre bien l'évolution de la faune au maximum de la période de sécheresse. Notons cependant que *Psammotermes* était déjà largement dominant en mars 1972.

J'ai étudié la diversité générique, selon les individus et les biomasses et selon les dates de relevé. Cette diversité est calculée selon la formule de Shannon et Weaver (1953). Le tableau IX donne la diversité générique selon trois dates de relevés et selon le relief.

Ce tableau est établi d'après les nombres d'individus. Les diversités obtenues d'après les biomasses sont peu différentes mais légèrement supérieures : on est passé d'une diversité totale de

TABLEAU IX

Diversité générique des espèces récoltant sur bois mort à terre

RELIEF	DATES		
	Mars 1972	Novembre 1972	Mars 1973
Sommet	0,000	0,000	0,000
Versant	0,000	0,000	0,069
Replat	0,622	0,253	0,240
Bas de versant	0,696	0,683	0,549
Dépression	0,592	0,679	0,706
TOTAL	0,778	0,455	0,198

0,943 en mars 1972 à une diversité de 0,242 en mars 1973. Les biomasses atténuent en quelque sorte les différences. Avec l'aggravation de la sécheresse nous constatons une diminution très nette de la diversité totale (dans le rapport de 1 à 4). La diversité du replat diminue, tandis que celle du bas de versant varie peu et que celle de la dépression augmente.

CONCLUSION

La sécheresse n'agit pas de façon simple sur les populations de termites. Ceux-ci tentent de s'y soustraire en modifiant la structure de leurs nids, en se déplaçant en profondeur ou en s'adaptant à d'autres sources de nourriture.

Nous assistons certes à des modifications dans la répartition des espèces et des populations, mais la sécheresse ne se traduit pas immédiatement par une diminution de la densité des espèces les plus abondantes. Seule une succession d'années à pluies déficitaires pourra influencer sur le peuplement et le modifier. Les modalités d'essaimage des espèces semblent importantes dans l'évolution à long terme des populations.

Il faut, par ailleurs, remarquer que la survie d'une colonie dépend de l'interaction de différents facteurs : possibilité de prélèvements d'eau, épuisement de nappes, augmentation de l'évaporation, abondance de la nourriture. Pour s'alimenter, les termites doivent s'exposer au milieu extérieur : il en résulte des pertes d'eau par évaporation que la colonie doit compenser. A titre d'exemple, les ouvriers de *Trinervitermes*, qui récoltaient à l'air libre, à 4,30 h, par une température de 29°C et une humidité relative de 70 %, avaient une teneur en eau qui variait de 74,8 % pour ceux qui sortaient du nid à 70,8 % pour ceux qui y rentraient.

Les jeunes colonies paraissent avoir plus de difficultés que les colonies adultes pour maintenir de tels équilibres. La teneur en eau des meules à champignons de *Bellicositermes bellicosus* est, par exemple, de 43,3 % dans une termitière jeune, et de 46,1 % dans une termitière adulte. Dans la jeune termitière, par ailleurs, on observe de grandes variations de la teneur en eau des meules, ce qui traduit des inégalités dans l'approvisionnement d'eau. De même, il existe une corrélation inverse entre la biomasse d'une colonie de *Bellicositermes bellicosus* et le rapport poids de meule/biomasse de la population : les jeunes colonies disposent donc de réserves alimentaires plus réduites.

RESUME

En zone sahélienne, l'écologie des termites dépend étroitement du facteur eau, donc de la pluviométrie de l'année. La diminution des précipitations, de 1969 à 1972, a entraîné des modifications dans la répartition des espèces et probablement aussi dans les effectifs des populations.

Les espèces ont montré une grande faculté d'adaptation de leurs comportements, en particulier dans la recherche de sources de nourriture différentes (bois mort au lieu de litière herbacée) (Tabl. II). La production d'aîlés et le déroulement des essaimages furent gravement perturbés lors des années déficitaires en pluies (fig. 2) ; ceci influera certainement sur l'évolution ultérieure des populations.

L'examen des taux d'apparition et de disparition des colonies démontre que les phénomènes ne sont pas simples et que certaines espèces (*Bellicositermes bellicosus*) réagissent avec un certain retard (Tabl. IV). Les colonies hypogées de *Microtermes hollandei* et d'*Odontotermes smeathmani* se concentrent plus étroitement dans des microbiotopes favorables. *Psammotermes hybostoma*, remarquablement adapté à des milieux secs, devient prédominant (Tabl. VI).

L'impact trophique des espèces sur la strate herbacée diminue (dans le rapport de 1 à 4 pour *Bellicositermes bellicosus* (fig. 3) et

augmente au contraire en strate ligneuse. La biomasse des espèces récoltant sur bois mort a augmenté de 1972 à 1973, tandis que la diversité des espèces a diminué (Tabl. VIII et IX).

Les interactions entre milieu et populations sont complexes, et plusieurs facteurs doivent être pris en considération, en particulier le ravitaillement en eau, l'évaporation et la quantité de nourriture disponible. Un nid complexe et une colonie populeuse paraissent présenter des avantages pour la pérennité de la population.

SUMMARY

The almost total lack of rain in Northern Sénégal during 1972 had a manifold effect upon the populations of termites living in the IBP quadrat at Fété Olé.

Some species were found living at a greater depth than usual and nests tended to cluster around tree stumps, other nests or in more humid areas. Fungus gardens of Macrotermitinae were also built deeper within the soil, while those of *Bellicositermes bellicosus* were frequented by larvae only in the central core of the nests. Building behavior was diminished or absent. A change in diet was noticed in foraging species of genus *Trinervitermes* which turned upon dead wood to serve as a substitute to dry grass. Swarming was delayed or did not take place at all; winged individuals could thus be found in some *Trinervitermes* nests five months after their usual swarming period. Galleries of Microtermitinae have been found at a depth of 50 meters, close to the water table. Generally speaking, an almost rainless year increases the mortality rate of already established colonies among species building their nests above ground. Paradoxically, the number of new colonies of *Bellicositermes bellicosus* was increased after the 1972 drought; a possible explanation of this effect is discussed. The species whose colonies entirely lived underground were little affected by the lack of rains.

During the rainless period, the consumption of dry grass by termites decreased significantly, whereas that of dead wood showed a definite increase.

BIBLIOGRAPHIE

- BILLE, J.C. (1971). — *Observations préliminaires sur quelques arbres du Sahel sénégalais*. ORSTOM-Sahel, Rapport du Centre de Dakar, 49 p.
- BILLE, J.C. (1972). — *Principaux caractères de la végétation herbacée du Sahel sénégalais*. ORSTOM-Sahel, Rapport du Centre de Dakar, 51 p.
- BILLE, J.C. (1972). — *Graines et diaspores des plantes herbacées du Sahel sénégalais*. ORSTOM-Sahel, Rapport du Centre de Dakar, 51 p.
- BILLE, J.C. (1973). — *Graines et diaspores des plantes herbacées du Sahel. Production et dynamique*. ORSTOM-Sahel, Rapport du Centre de Dakar, 54 p.

- BILLE, J.C. (1973). — *L'écosystème sahélien de Fété-Olé : essai de bilan au niveau de la production primaire nette annuelle*. ORSTOM-Sahel, Rapport du Centre de Dakar, 66 p.
- BILLE, J.C. & POUPON, H. (1972). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : description de la végétation. *La Terre et la Vie*, 26 : 351-365.
- BILLE, J.C. & POUPON, H. (1972). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : biomasse végétale et production primaire nette. *La Terre et la Vie*, 26 : 366-382.
- BILLE, J.C., LEPAGE, M., MOREL, G. & POUPON, H. (1972). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : présentation de la région. *La Terre et la Vie*, 26 : 332-350.
- BLONDEL, J., FERRY, C., & FROCHOT, B. (1973). — Avifaune et végétation : essai d'analyse de la diversité. *Alauda*, 41 : 63-84.
- BODOT, P. (1967). — Etude écologique des termites des savanes de basse Côte-d'Ivoire. *Ins. Soc.*, 14-3 : 229-258.
- BOURLIÈRE, F. (1972). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : introduction. *La Terre et la Vie*, 26 : 325-331.
- COATON, W.G.H. (1948). — The snouted harvester termite (*Trinervitermes*). *Farming in South Africa*, 23 : 97-108.
- GHILAROV, M.S. (1962). — Termites of the U.S.S.R., their distribution and importance. In : *Termites in the humid tropics, Proc., New Delhi Symp.*, 1960 : 131-135.
- GRASSE, P.P., & NOIROT, C. (1948). — La « climatisation » de la termitière par ses habitants et le transport de l'eau. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 227 : 869-871.
- HILL, G.F. (1921). — The white ant pest in Northern Australia. *Bull. advis. Coun. Sci. Ind.*, Melbourne, 21 : 1-26.
- JOSENS, G. (1972). — *Etudes biologique et écologique des termites (Isoptera) de la savane de Lamto-Pakobo (Côte-d'Ivoire)*. Thèse Doctorat d'Etat, Bruxelles.
- LEPAGE, M. (1972). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : données préliminaires sur l'écologie des termites. *La Terre et la Vie*, 26 : 383-409.
- MARAIS, E. (1938). — *Mœurs et coutumes des termites : étude de la fourmi blanche de l'Afrique du Sud*. Payot, Paris, 196 p.
- ROY-NOEL, J. (1971). — *Recherches sur l'écologie et l'éthologie des Isoptères de la presqu'île du Cap-Vert*. Thèse Doctorat d'Etat, Paris.
- RUELLE, J.E. (1964). — L'essaimage de *Macrotermes natalensis* dans la région de Léopoldville. In *Etude sur les termites africains*, A. BOUILLON, éd., Masson, Paris : 231-250.
- SANDS, W.A. (1965). — 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.
- SHANNON, C.E. et WEAVER, W. (1963). — *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana.
- WATSON, J.P. (1969). — Water movement in two termite mounds in Rhodesia. *J. Ecol.*, 57 : 441-451.
- WATSON, J.P. (1972). — Some observations on the water relations of mounds of *Macrotermes natalensis* (Haviland). *Ins. Soc.*, 19 : 87-93.
- YAKUSHEV, V.M. (1968). — Influence of termite activity on the development of lateric soil. *Soviet Soil Sci.*, 1 : 109-11.