

Petite histoire des connaissances acquises sur les termites et leur rôle agroécologique

A. Duboisset⁽¹⁾ et C. Seignobos⁽²⁾

(1) U.M.R. 137 Biosol, Lab. Biol. Sols et des Eaux, Université Paris XII 94010 Créteil

(2) I.R.D. Lab. d'Etudes Rurales 911, Av. Agropolis 34032 Montpellier

RÉSUMÉ

Cette brève analyse historique montre comment se sont construits deux points de vue antagonistes sur le rôle que jouent les termites dans le fonctionnement des agroécosystèmes tropicaux. Le premier défend l'idée selon laquelle l'éradication des termites risque d'engendrer, à moyen ou long terme, un dysfonctionnement des processus régulateurs de la fertilité. Apparu avec les écrits de Smeathman (1781) puis de Drummond (1886), il est de nouveau d'actualité grâce aux thèses soutenues en biologie du sol sur l'utilité de ces "ingénieurs de l'écosystème". Le deuxième point de vue présente les termites comme un véritable fléau pour l'agriculture tropicale. Même si cet avis est aujourd'hui plus nuancé, il a toujours largement dominé la production scientifique, renforçant ainsi les termites dans leur réputation d'insectes nuisibles. Malgré l'abondance des connaissances accumulées à ce jour, le bilan global des conséquences antagoniques de l'activité des termites sur l'agriculture s'avère toujours aussi difficile à établir. Il serait, à ce propos, opportun d'adopter une approche pluridisciplinaire des questions en jeu et de les replacer dans le cadre de débats résolument interdisciplinaires.

Mots clés

Termites, ingénieur de l'écosystème, agroécologie, sol, histoire, Smeathman, Grassé

SUMMARY

THE AGRO-ECOLOGICAL ROLE OF TERMITES FROM AN HISTORICAL PERSPECTIVE

From the great explorations of the XVIII century until recent scientific studies, termites have been holding an important place in the reports describing tropical environment. Through their impressive nests, their complex social organization and their dramatic impact on organic matter, they have always inspired fear or fascination.

This work illustrates how two contradictory points of view on the role of termites in the functioning of tropical agro-ecosystems have been established. The first one emphasizes that the eradication of termites should induce, in a medium or long term, a dysfunction of some processes controlling soil fertility. The soil genesis (the soil turnover and the creation of the porosity network) and the cycling of nutrients and

organic matter particularly could thus be severely affected. Following Smeathman (1779) and Drummond (1886) writings, this naturalist point of view is still topical with the recent soil biology studies on their key role as "ecosystem engineers". Promoted at first by the colonial development model, the second perspective presents the termites as a major pest for tropical cultures. Even if this opinion is now tempered, it has always been widely dominant in the scientific literature, thereby consolidating their strong reputation as major harmful insects. These two conflicting positions have been largely discussed in the middle of the XX century, in particular between Harris (1949) and Grassé (1950), but no consensus has been emerged from. The recent increase in the number of disciplines dealing with termite activity, their specialization and the lack of studies addressing the place of termites in the functioning of farming system and local society complicate nowadays the development of a consensual synthesis. Despite the abundance of knowledge accumulated over the years, the global assessment of the antagonistic consequences of termites' activity on agriculture is today quite difficult to establish. It would seem appropriate to adopt multi-field approaches and to replace each question within the scope of interdisciplinary debates.

Key-words

Termites, ecosystem engineers, agroecology, soil, history, points of view, Smeathman, Grassé

RESUMEN**PEQUEÑA HISTORIA DE LOS CONOCIMIENTOS ADQUIRIDOS SOBRE LAS TERMITAS Y SU PAPEL AGRO-ECOLÓGICO**

Este breve análisis histórico muestra como se construyeron dos puntos de vista antagonistas sobre el papel que juegan las termitas en el funcionamiento de los agroecosistemas tropicales. El primero defiende la idea que la erradicación de las termitas presenta el riesgo de crear, a mediano o largo plazo, un disfuncionamiento de los procesos de regulación de la fertilidad. Aparecido con los escritos de Smeathman (1781) y luego de Drummond (1886), está nuevamente de actualidad gracias a las tesis sostenidas en biología del suelo sobre la utilidad de estos "ingenieros del ecosistema". El segundo punto de vista presenta las termitas como una verdadera plaga para la agricultura tropical. Mismo si este punto de vista está hoy más graduado, ha siempre largamente dominado la producción científica, reforzando así las termitas en su reputación de insectos perjudiciales. A pesar de la abundancia de conocimientos acumulados hasta hoy, el balance global de las consecuencias antagonistas de la actividad de las termitas sobre la agricultura resulta siempre tan difícil a establecer. Sería conveniente adoptar un enfoque pluridisciplinario de las cuestiones en juego y ponerlas con fuerza en el cuadro de debates interdisciplinarios.

Palabras clave

Termitas, ingenieros del ecosistema, agroecología, suelo, historia, Smeathman, Grassé

Pendant plus d'un siècle, les termites ont été perçus comme un fléau pour l'agriculture des tropiques. Prenant à contre-pied ce point de vue restrictif, de nombreux projets d'écologie du sol tendent aujourd'hui à démontrer et expliciter leur utilité dans le fonctionnement des agroécosystèmes. Les termites pourraient, nous dit-on, rendre des services inestimables et inattendus à l'agriculteur des tropiques. Mais d'où proviennent ces idées et qui sont ceux qui les ont forgées ? Plus précisément, à quels points de vue et travaux passés peut-on rattacher les réflexions d'aujourd'hui quant au rôle agroécologique des termites ? C'est pour répondre à ces questions que ce travail tente de retracer l'histoire des savoirs accumulés sur le rôle des termites au cours des deux siècles passés. L'objectif n'est donc pas de faire une chronique des découvertes majeures marquant l'histoire des connaissances acquises sur les termites, mais plutôt d'évoquer les idées dominantes et les débats d'hier afin de replacer ceux d'aujourd'hui dans une perspective historique.

Cette brève synthèse se limitera à appréhender quelques récits d'explorateurs et des travaux scientifiques faisant référence aux termites jusqu'au milieu du xx^e siècle. Elle évoque aussi, sommairement, quelques travaux récents afin de préciser la nature des problématiques les plus fréquemment abordées au cours de ces dernières décennies.

Ce travail s'appuie sur plusieurs synthèses bibliographiques : celle de Hegh (1922), celle de Boulvert (1995) concernant les recherches menées en Centrafrique sur les termites et celle d'Iroko (1996) qui résume les travaux relevant de plusieurs disciplines scientifiques sur différents terrains. Les succinctes présentations historiques fournies dans certaines études de référence (Malaisse, 1974 ; Heim, 1977 ; Grassé, 1982 et 1986) nous ont aidés à compléter cette analyse. Nous avons également pris en compte les résumés présentés dans la compilation effectuée par Ernst et Araujo (1986), les synthèses générales de Grassé (1982, 1984 et 1986), les dernières revues de la littérature scientifique (Collectif, 2000 ; Lobry de Bruyn et Conacher, 1990) et l'ouvrage de Pearce (1997) complétés par des interrogations sur les bases de données scientifiques (Science-Direct ; Blackwell) pour préciser les tendances actuelles des travaux scientifiques consacrés à l'étude des termites.

SYMBOLE EXOTIQUE, LES TERMITES FASCINENT LES EXPLORATEURS...

Ce sont les explorateurs qui contribuèrent les premiers à attirer l'attention sur les termites d'Afrique et d'Asie. Au même titre que la faune sauvage, ces insectes faisaient partie des éléments symboliques de l'univers exotique des continents en cours d'exploration. La fascination qu'ils exerçaient tenait alors à deux raisons : certains nids imposaient à leur vue une architecture impressionnante et l'activité intense des colonies les surprenait ou les déconcertait.

L'envergure imposante et la complexité de certaines termitières (principalement édifiées par les genres *Macrotermes* et *Odontotermes*) ont, effectivement, frappé l'imagination de la plupart des voyageurs. Golbery (1802) les compare aux pyramides d'Égypte : " *Ils élèvent des monuments si prodigieux, si solidement construits, que comparés à l'extrême petitesse de l'insecte (...), ils paraissent plus merveilleux que les monuments les plus considérables de l'industrie humaine* ". Decorse (1906) décrit la diversité des termitières rencontrées au Tchad (entre Ungoussa et Dékoa) : " *Il y en a de très grandes pointues étayées sur un tronc d'arbre en guise de mât central, d'autres plus élégantes, en colonnettes élancées, sont coiffées d'un chapeau pointu ; quelques-unes ressemblent à des phallus* ". Plus loin, dans le Bahr El Azrey, il est fasciné par d'autres " *types élancés couronnés de clochetons, de lanternes, de campaniles et surtout de chapeaux en forme de champignon* ". Mais la rencontre avec de tels nids n'a pas toujours suscité l'admiration. L'apparition quasi surnaturelle de termitières au détour d'un chemin (figure 1) a ainsi été comparée, par plusieurs auteurs, à de mystérieuses cités constituées d'une multitude de mausolées ou de monuments funéraires (Golbery, 1802 ; Mattei, 1890).

Les termitières étonnaient, également, par la complexité de leur architecture interne. Schweinfurth (1875) évoque " *la merveille de ces résidences, habitées par un peuple innombrable, et qui présente des labyrinthes analogues à ceux des madrépores (...). Il faudrait un volume entier pour parler avec détails de ces chambres de nourrice aux cloisons faites en bois mâché et soigneusement pétri, de ces magasins aux murailles solides que remplissent dans un ordre parfait, des gâteaux et des pains laborieusement formés avec les cires des plantes* ". Au cours de son périple au Tchad et dans le nord du Cameroun, André Gide (1927) s'émerveille, lui aussi, devant " *le mystère intérieur* " de l'organisation interne des nids, révélant " *un entrelacement de couloirs et de salles multiples* ". Golbery (1802) décrit, quant à lui, l'agencement de " *nourrisseries lambrissées (...), de petits filaments de bois (...), jointivement et très artistement appliqués les uns à côté des autres* ". Le caractère démesuré et architecturé de ces édifices n'était pas seul à susciter la fascination. L'organisation remarquable de la société des termites n'allait pas sans frapper les esprits. Mais si l'aspect ordonné, discipliné et industriel constitue le trait le plus marquant du portrait alors dressé de ces sociétés d'insectes, c'est surtout en raison des nombreuses références faites aux dommages causés aux activités humaines.

Le nombre et la voracité des termites ont, en effet, fortement impressionné les premiers voyageurs européens. Souvent invisibles, ces insectes sont décrits comme innombrables et omniprésents : " *à certaines heures, (ils) sortent par myriades...* " (Livingstone et Livingstone, 1866). " *On ne les voit guère le jour mais ils travaillent la nuit avec une activité inouïe* " (Nachtigal, 1880). Golbery (1802) affirme qu'ils " *dévoient et réduisent en poudre impalpable, les arbres les plus monstrueux* ". Plus loin, il rajoute : " *ils opèrent dans un instant des destructions inconcevables* ".

Figure 1 - Illustration de Mattei (1890) décrivant un paysage composé d'une multitude de termitières proche du cours de la Bénoué (portant la mention "plus de doute, j'étais dans la capitale des termites": tirée des documents numérisés par Gallica BNF)

Figure 1 - Illustration from Mattei (1890) of an african landscape with termite mounds near the Benoué river (with the mention: "no doubt, I was in the termites capital")



Sanderval (1900) les présente comme "un fléau exaspérant" ruinant "en un rien de temps les boiseries d'une habitation jusqu'aux charpentes". Fréquemment importunés par leurs déprédations au cours de leur voyage ("hors des villes, ce sont les termites qui sont le cauchemar éternel du voyageur" : Nachtigal, 1880), les explorateurs rapportèrent de nombreuses anecdotes témoignant de l'ampleur, parfois manifestement exagérée, des dégâts subis (Bosman, 1705 ; Livingstone Livingstone, 1866 ; Brehm cité par Iroko, 1996). Les déprédations infligées aux missionnaires blancs ou aux indigènes ont, elles aussi, été évoquées dans plusieurs ouvrages (Adanson, 1757 ; Schweinfurth, 1875 ; Stanley, 1873 ; Décamps, 1937). En dressant ainsi un portrait peu flatteur des termites, ces écrits ont certainement contribué à leur forger la solide réputation - qu'ils portent encore actuellement - d'insectes ravageurs et de fléau pour les tropiques.

Ce qui fut un sujet d'étonnement pour les explorateurs devint rapidement un objet d'étude scientifique. Dès la fin du XVIII^e siècle jusqu'au début du siècle suivant, deux thèmes majeurs mobilisèrent l'attention de la communauté scientifique : tout d'abord (i) la place des termites dans la classification des êtres vivants puis (ii) la nature et l'importance des dégâts qu'ils peuvent occasionner. L'intérêt pour une troisième thématique (le rôle des termites dans le fonctionnement des écosystèmes) se développa parallèlement aux deux premières. Mais ce développement fut tout d'abord bien timide et il ne donna naissance à de véritables débats scientifiques qu'à partir du milieu du XX^e siècle.

LA PLACE DES TERMITES DANS LE GRAND LIVRE DE LA NATURE

Alors que les grands principes modernes de systématique étaient en cours d'élaboration, la plupart des recherches menées sur les termites au cours du XIX^e siècle visaient à déterminer la place de ces nouveaux insectes dans la classification des êtres vivants (Hegh, 1922 ; Bathellier, 1927). En 1758, Linné crée le genre *Termes* dans la 10^e édition du *systema naturae* (Grassé, 1982). Il les décrit comme le principal fléau de l'économie des deux Indes. Le siècle suivant, Cuvier (1817) inclut les "*Termes*" dans la classe des Névroptères, en soulignant, lui aussi, le caractère nuisible de ces insectes. Brullé (1832) les situe dans un groupe taxonomique à part entière, qu'il dénomme alors *Isoptera*, mais c'est Hagen (1855) qui réalise une synthèse établissant clairement les grandes limites de l'ordre des termites (Grassé, 1982). Les critères scientifiques permettant de discriminer les principaux genres n'ont toutefois été fixés qu'à partir du début du XX^e siècle (Grassé, 1986¹).

¹ Tome III : pp. 492

² Ses propos se réfèrent surtout à l'espèce *Termes bellicosus*, synonyme de *Macrotermes subhyalinus* Rambur (Ruelle, 1970).

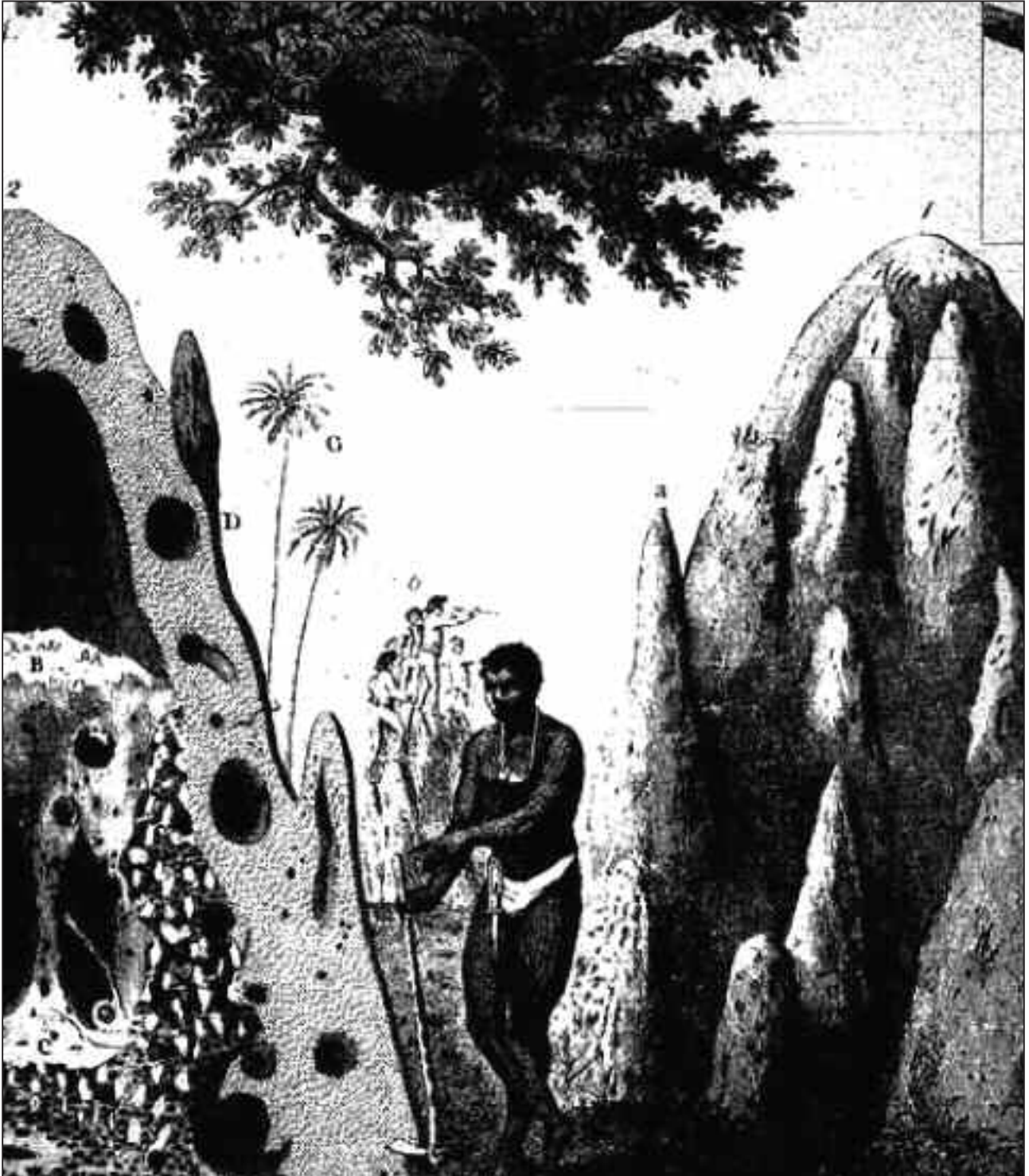
L'ESSOR DES TRAVAUX SCIENTIFIQUES PORTANT SUR LES DÉGÂTS CAUSÉS PAR LES TERMITES

Dès le début du XX^e siècle, une forte impulsion est donnée à la mise en valeur des colonies. Les termites étaient alors considérés comme une entrave majeure au développement économique des pays tropicaux. Très tôt, les administrations coloniales ont fait appel aux scientifiques pour élaborer des techniques efficaces de préservation des habitations (Anonyme, 1864), des câbles télégraphiques (Bouvier, 1896), des plantations d'arbres, bref de tous les biens matériels appartenant à la société coloniale (Loir, 1903 ; Hegh, 1922). Les recherches portant sur les ravages engendrés par les termites se multiplièrent et dominèrent rapidement la production des connaissances scientifiques acquises à leur sujet. L'introduction de la première et remarquable synthèse exclusivement consacrée aux termites - rédigée par un ingénieur agricole auprès du ministère des Colonies belges - illustre clairement les préoccupations de l'époque : elle visait "*un but pratique : faire connaître les moyens de détruire les termites ou d'empêcher leurs dégâts*" (Hegh, 1922). L'émergence des préjudices engendrés par certains termites dans les pays tempérés renforça, par ailleurs, cette tendance (Quatrefages, 1853 ; Chainé, 1913 ; Feytaud, 1924). L'invasion de certaines espèces en France fut à tel point redoutée que les cultures susceptibles d'être attaquées furent recensées (plantes potagères, choux, artichauts, salsifis...) et qu'un constat alarmant sur les risques encourus par l'agriculture française fut alors dressé : "*il (est) du devoir d'un naturaliste de secouer cet état de torpeur et de signaler le danger*" (Chainé, 1920).

PREMIERS COMMENTAIRES SUR L'AMBIGÜITÉ DU RÔLE ÉCOLOGIQUE DES TERMITES

Nous devons la première description scientifique des termites et de leurs nids à Koenig (1779) pour l'Asie et à Smeathman pour le continent africain (1781 ; traduit par C. Rigaud en 1786 : *figure 2*). Dans sa communication à la Société Royale Philanthropique de Londres, Smeathman (1781) distingue sommairement cinq espèces de termites et s'attache principalement à décrire les nids, l'organisation sociale de la colonie (le rôle de la reine, les castes...) et certaines caractéristiques éthologiques (essaimage, construction des nids...). Il souligne déjà le caractère ambigu de l'activité des termites² sous les tropiques : fléau pour les constructions et les biens matériels mais bénédiction "de Dieu" pour leur rôle de nettoyeur des matières putrescibles. Il écrit à ce propos : "*they are in one sens most pernicious, they are in the other most useful*". Cette idée fut reprise, par la suite, par plusieurs auteurs (Golbery, 1802 ; Drummond, 1886) : les termites assureraient la

Figure 2 - Illustration de Smeathman (1781) présentant un nid du *Termes bellicosus* (tirée des documents numérisés par Gallica BNF)
Figure 2 - Illustration from Smeathman (1781) of a mound of *Termes bellicosus*



disparition des quantités énormes de déchets produits par la nature sous les tropiques. Sans eux, les écosystèmes tropicaux ne pourraient correctement fonctionner: "*they are not probably in all nature, animals of more importance*" (Smeathman, op. cit.). Ils "*empêchent l'accumulation des débris végétaux (...) [qui] serait un obstacle sérieux au maintien de la végétation luxuriante*".

NAISSANCE ET DÉVELOPPEMENT D'UNE CONTROVERSE SUR LE RÔLE DES TERMITES

Tout en reprenant les idées de Smeathman, Drummond (1886) développe un argumentaire sur le rôle pédologique des termites³. Dans cet article - qui peut être considéré comme le fondement des positions actuelles sur l'importance écologique des termites - l'auteur présente les Isoptères comme l'équivalent des vers de terre en milieu tropical (en référence aux travaux de Darwin publiés en 1881). Ces insectes assurent, selon lui, une fonction primordiale au bon fonctionnement des écosystèmes tropicaux et au maintien de la fertilité des terres: l'ameublissement du sol et la remontée vers la surface de matériaux prélevés en profondeur. Cette action permettrait de fertiliser les sols mais aussi - et surtout - les zones d'accumulations alluvionnaires grâce à l'influence érosive des pluies et des vents. La Nature aurait ainsi attribué aux termites le rôle utile que les vers de terre rempliraient sous des climats plus cléments.

Un tel point de vue s'oppose donc radicalement à celui assimilant les termites à de simples et néanmoins redoutables ravageurs. Il annonçait l'inévitable émergence, quelques dizaines d'années plus tard, de plusieurs controverses sur l'utilité agroécologique des termites. Elles portèrent principalement sur trois points: (i) les conséquences locales de l'édification des nids sur la fertilité des sols, (ii) le bilan de l'impact des termites sur le cycle des éléments nutritifs et la productivité des écosystèmes, et enfin, (iii) le bilan final des conséquences de leur activité sur l'agriculture.

Au début du xx^e siècle, la fertilité de l'emplacement des termitières était encore largement méconnue, et ce malgré les nombreux commentaires contradictoires rapportés à ce propos dans plusieurs récits d'exploration (Decorse, 1906; Jumelle et Perrier de la Bathie, 1907; Becquaert cité par Hegh, 1922). Ce n'est qu'à

partir des années trente⁴ que les nids firent l'objet de caractérisations agropédologiques quantifiées. Ces études signalèrent l'existence, parfois dans une même région, de nids fertiles et d'autres sur lesquelles la végétation - cultivée ou non - en était absente (Vageler, 1933 et Kalshoven 1941 cités par Adamson, 1943; Griffith, 1938; Bouffil, 1938; Joachim et Kandiah, 1940; Pendleton 1941). Des points de vue contradictoires sur les conséquences de l'activité constructrice des termites sur la fertilité édaphique en découlèrent. Pour certains auteurs (Milne, 1938; Pendleton, 1942), cette activité serait fort utile puisqu'elle contribuerait à enrichir le sol en matériaux fertiles. Pour d'autres, elle serait franchement néfaste car la compacité des nids bloquerait la minéralisation de la matière organique entraînant une immobilisation des éléments nutritifs dans les nids (Cameron, 1905) et conduisant à la formation de tâches stériles à l'intérieur des champs cultivés (Griffith, 1938; Coaton, 1948).

À la même époque, l'estimation du bilan global de l'impact des termites sur le cycle des éléments nutritifs et la productivité des écosystèmes tropicaux ne fit pas, elle non plus, l'unanimité. Dans la lignée de Drummond, certains auteurs considéraient le rôle des termites globalement positif et même indispensable au bon fonctionnement des écosystèmes. Pour étayer ce jugement, ils invoquaient trois actions présumées bénéfiques pour la fertilité des sols: (i) l'apport à la surface du sol de matériaux fertiles induit par la construction des nids, (ii) le travail de "labourage" et "d'aération"⁵ du sol par la création de galeries notamment, et enfin, (iii) le recyclage des matières végétales (Hegh 1922; Joachim et Kandiah, 1940; Adamson, 1943). Le point de vue opposé s'appuyait, quant à lui, sur trois autres arguments: (i) la formation de plages infertiles engendrées par certains nids, (ii) la concentration dans les nids du matériel végétal soustrait au sol environnant et (iii) la stimulation des processus d'érosion (Coaton, 1948; Harris, 1949; Meyer, 1960).

En plus de ces divergences, des désaccords de fond sur l'appréciation de la gravité et de l'importance à accorder aux dégâts perpétrés par les termites dans les cultures divisaient la communauté scientifique. Les ravages infligés aux cultures fournissaient, bien entendu, un solide argument aux partisans du caractère nuisible des termites, mais sa portée fut contestée par ceux soutenant le point de vue inverse. Ces derniers soutenaient, en effet, que le nombre d'espèces nuisibles était limité ou/et que les attaques ne concernaient que les plants malades ou morts (Hegh 1922; Adamson, 1943). En guise de conclusion, Adamson (1943) proposa finalement de distinguer les "bons" termites, responsables de la dégradation des végétaux morts ou de l'amélioration de la fertilité des sols (parmi lesquelles, il range les espèces élaborant les grands nids épigés), des "mauvais" termites générant d'importants dégâts agricoles.

Ces débats culminèrent, entre 1950 et 1965, avec les échanges polémiques entretenus par deux grands spécialistes des termites: Harris et Grassé. Admettant le constant "brassage" du sol induit par l'activité des termites, Harris (1949 et 1955) synthétisa

³ Dans son ouvrage sur la géographie de l'Afrique occidentale, Reclus (1887) présente, lui aussi, les termites comme des "agents géologiques" en s'appuyant sur le travail d'un certain Doelter, qui n'a pu être consulté.

⁴ A notre connaissance, la première étude portant sur les particularités pédologiques des termitières date de 1933. Elle concernait la caractérisation des nids d'*Eutermes exitiosus* (*Nasutitermes*) en Australie (Holdaway, 1933). Selon Boyer (1973), Stumper aurait effectué auparavant des analyses pédologiques du matériel constituant les nids d'un termite du genre *Apicotermes*.

⁵ Termes employés par Hegh (1922). Il écrit même à ce sujet: "la terre d'Afrique n'est en réalité qu'une vaste termitière".

les idées émises sur le rôle néfaste des termites. Il conclut à l'impact globalement négatif de leur activité sur les cycles biogéochimiques (les termites soustraient la matière organique au sol environnant et accentuent leur érosion) et s'opposa aux affirmations avançant que seules les plants malades ou morts sont attaqués. Il fit, néanmoins, mention d'essais agronomiques prometteurs visant à accroître la création des galeries de termites par l'installation d'un mulch (paillis) pour favoriser l'infiltration de l'eau dans les sols. A ce jugement négatif porté sur les termites, Grassé opposa, dans deux articles (Grassé, 1950 et Grassé et Noïrot, 1959), une vision résolument naturaliste. Celle-ci soulignait en effet que, si l'action destructrice des termites était déjà bien connue, leur importance agropédologique⁶ était encore insuffisamment prise en considération. Elle serait considérable selon les auteurs : sans l'activité des termites, les principaux mécanismes du fonctionnement des sols tropicaux (minéralisation de la matière végétale, aération et structuration) seraient perturbés.

Ces débats n'ont, finalement, pas été poursuivis au cours des décennies suivantes et n'ont abouti à aucun consensus entre partisans et détracteurs de "*l'utilité agroécologique*" des termites. Ceci explique, en partie, l'inconsistance ou les contradictions des recommandations techniques faites, à cette époque, sur les pratiques agricoles à adopter vis-à-vis de ces insectes. Dans son ouvrage de synthèse sur la faune du sol, Bachelier (1963) conclut sur la difficulté à définir des orientations techniques pour l'agriculture. Il se range à l'avis de Mc Gregor (1950) et de Harris (1955) en expliquant - sans plus de précision - que les choix techniques sont à définir en fonction "*des espèces, des sols et du type de cultures envisagées*". Malgré ces nuances, les termites ont, jusqu'à une époque récente, été principalement perçus comme une véritable gêne à éliminer (Coaton, 1948; Jottrand et Detilleux, 1959; Meyer, 1960). Lors des grands projets de rationalisation des systèmes de production, d'énormes efforts ont ainsi été consentis pour les éradiquer, sans pourtant que de tels choix aient été nécessairement justifiés, ni d'un point de vue agricole, ni d'un point de vue économique (Wood et Pearce, 1991).

LA PARCELLISATION DES CONNAISSANCES SCIENTIFIQUES

Dès l'après-guerre, les grandes thématiques de recherche évoquées précédemment ont été développées et le nombre des études ainsi que la diversité des sujets se sont parallèlement et considérablement multipliés. S'il nous est impossible de dresser un panorama détaillé des principaux thèmes abordés, les syn-

⁶ Il écrit à ce propos : "*nous possédons un riche ensemble de documents sur (...) la biologie des termites de l'ouest africain (...) que Harris semble ignorer*".

⁷ A partir d'une description fine des itinéraires techniques de la culture de l'arachide en Casamance, Milleville (1972) montre que l'approche agronomique conventionnelle prenant la parcelle comme unité de surface de base n'est guère appropriée à l'analyse de la variabilité des rendements et des logiques paysannes.

thèses récentes et les bases de données bibliographiques permettent cependant de faire cinq constats.

1- Après 1950, la prépondérance des travaux portant sur les dommages engendrés par les termites est toujours d'actualité : plus de la moitié des articles présentés dans la compilation d'Ernst et Araujo (1986) y ont trait. Beaucoup visent à estimer l'efficacité d'un traitement insecticide. Ils sont souvent menés conjointement à des recherches relevant de disciplines très variées (étude de la répartition géographique des termites, biologie, éthologie...).

2- A partir des années 1970, les études portant sur la biologie, l'éthologie (...) des termites se sont largement développées grâce, notamment, aux progrès apportés par l'apparition de nouvelles techniques d'analyse. En écologie, de vastes travaux ont été entrepris pour déterminer le rôle des termites dans la régulation des flux énergétiques, du cycle du carbone et des éléments nutritifs (Lepage, 1974; Wood et Sands, 1978; Josens 1983). Ils ont permis l'élaboration de synthèses générales soulignant la place prépondérante des termites dans le fonctionnement de nombreux processus écologiques fondamentaux (Wood, 1976; Wood et Johnson, 1986; Collins 1983). Ces synthèses sont à l'origine des points de vue actuels militant pour la prise en considération de l'activité des termites dans la définition d'alternatives de gestion agricole efficaces et durables des ressources naturelles (Lal 1987; Black et Okwakol, 1997; Dangerfield *et al.*, 1998).

3- Parallèlement, le rôle des termites dans la genèse des sols tropicaux (phénomène de latérisation, d'érosion...) est devenu un sujet de recherche à part entière en science du sol (Nye, 1955; Boyer, 1975; Roose, 1976; Aloni, 1975; Eschenbrenner, 1988). Cet engouement s'inscrivait alors dans la dynamique générale des travaux engagés, dès l'après-guerre, sur la caractérisation, la compréhension et la répartition spatiale des sols tropicaux.

4- Si le rôle des termites a été relativement bien étudié dans les écosystèmes "naturels" (cycle biogéochimique), il n'a, en revanche, fait l'objet que de rares études en milieux cultivés. Les recherches menées en écologie ou en pédologie ont, effectivement, longtemps restreint le cadre de leurs investigations à des situations non (ou faiblement) anthropisées. Simultanément, les travaux d'agronomie n'ont, jusqu'à une période récente, accordé qu'une attention très limitée à l'activité biologique des sols. Seuls les aspects touchant directement à l'élaboration des rendements (les dégâts dans les cultures en particulier) étaient pris en considération (Sands, 1973; Pearce, 1997). Les aspects intervenant sur le long terme (cycle du C et des éléments nutritifs) ou qui s'accordaient mal avec les conceptions agronomiques du moment (l'hétérogénéité édaphique créée par les nids⁷) ne furent pratiquement jamais abordés.

Toutefois, dès la fin des années soixante-dix, le cloisonnement de ces études est devenu moins évident avec l'émergence de programmes de recherche en écologie sur l'impact et la répartition des termites en milieu agricole (Wood *et al.*, 1977). L'exemple le plus révélateur à ce sujet est celui des travaux menés sur le zaï

(Roose *et al.*, 1995; Mando *et al.*, 1996) qui témoignent d'un remarquable souci de combiner savoirs écologiques et agronomiques dans un but opérationnel. Si cette évolution s'est traduite par un indéniable rapprochement des savoirs acquis par ces différentes disciplines, elle n'a pas permis d'élaborer une vision synthétique du rôle des termites dans les agroécosystèmes tropicaux. A l'exception de la synthèse de Wood (1996), les revues bibliographiques écrites à ce propos ne traitent jamais simultanément des aspects positif et négatif de l'action des termites sur l'agriculture. La seule tentative entreprise dans cette optique, celle de Wood (*op. cit.*), ne dresse d'ailleurs que l'inventaire des divers impacts antagoniques de l'activité des termites sans tirer de bilan synthétique.

5- Comparativement à la masse de connaissances accumulées sur la biologie et l'écologie des termites, on ne peut être que frappé par l'indigence des savoirs décrivant le rôle que jouent ces insectes dans la vie quotidienne de l'agriculteur africain. Ce n'est qu'à la fin des années quatre-vingt-dix que deux synthèses montrèrent combien l'utilité des termites (et de leurs nids) pouvait être importante et diversifiée pour les activités humaines (Iroko, 1996; Fairhead et Leach, 2000).

CONCLUSION

Depuis les grandes explorations du XVIII^e siècle jusqu'aux études scientifiques les plus récentes, les termites occupent une place de choix dans les écrits consacrés aux milieux tropicaux. L'organisation complexe de leur société et l'impact de leur activité fascinent. Quelle que soit la nature de ces écrits, cette fascination s'est exprimée soit par une admiration devant l'ampleur de leur action, soit par une réelle crainte de ne pas parvenir à la maîtriser. Au cœur des controverses divisant la communauté scientifique au cours du XX^e siècle, ces deux points de vue révèlent deux manières d'appréhender le rôle des termites : une vision naturaliste apparue avec les travaux de Smeathman (1781), puis de Drummond (1886) et un regard plus pragmatique focalisé sur les conséquences agricoles directes. Partant de l'étude du milieu naturel, la vision naturaliste défend l'idée selon laquelle l'éradication des termites risque d'engendrer, à moyen ou long terme, une perte de la fertilité des écosystèmes. Circonscrite au champ cultivé, l'approche agronomique souligne, quant à elle, la gravité des dégâts engendrés, sur le court terme, par les termites sur les cultures. Étroitement associées aux travaux de mise en valeur des milieux tropicaux, ces dernières études n'ont cessé de dominer la production scientifique. Même si le portrait dressé aujourd'hui sur l'activité nuisible des termites s'avère nuancé, ce déséquilibre, évoqué depuis les synthèses d'Adamson (1943) et de Mc Gregor (1950), a très certainement contribué à forger, chemin faisant, la solide réputation - que les termites portent encore - de fléau pour l'agriculture tropicale.

Non épuisée par les débats survenus au milieu du siècle dernier, l'opposition entre ces deux points de vue est toujours d'ac-

tualité. L'approche naturaliste moderne présente les termites comme des "ingénieurs de l'écosystème"⁸, indispensables au bon fonctionnement des cycles biogéochimiques des espaces cultivés (Lavelle et Spain, 2001), tandis que d'autres approches "plus finalisées" les considèrent plutôt comme des nuisances (Pearce, 1997). Si les phénomènes sur lesquels ces représentations se fondent ne s'opposent pas d'un point de vue strictement théorique, elles conduisent à des conclusions radicalement opposées sur le plan pratique (l'éradication des nids ou leur protection dans les parcelles cultivées).

Ainsi, malgré la somme des connaissances acquises aujourd'hui sur les termites, il n'existe pas, dans la littérature scientifique, de synthèse récente dressant le bilan global des conséquences antagoniques de l'activité des termites sur l'agriculture tropicale. Trois difficultés majeures entravent l'élaboration d'une telle synthèse. La première résulte de la disjonction des études et des synthèses traitant des aspects positifs ("fonctions écologiques") et négatifs ("dégâts dans les cultures") de l'action des termites. La deuxième vient de la multiplication des disciplines scientifiques impliquées aujourd'hui dans l'étude des termites. Enfin, la troisième - sans doute déterminante - est causée, d'une part, par le manque fâcheux d'informations sur les pratiques paysannes visant à contrôler ou à tirer profit de l'activité des termites et, d'autre part, par l'absence d'estimation de l'impact de certaines fonctions écologiques sur les productions agricoles locales.

Cette mise en perspective historique nous invite donc à croiser les points de vue si l'on veut apprécier pleinement l'importance du rôle agroécologique des termites. Elle ne souligne pas seulement la nécessité de mettre en place des études transversales et d'adopter une approche pluridisciplinaire des questions en jeu mais nous engage aussi, et surtout, à les replacer dans le cadre de débats résolument interdisciplinaires. Ainsi, si certaines correspondances entre les "catégories écologiques" (humivores géophages, champignonnistes détritivores...) et le caractère néfaste de l'activité des termites sur l'agriculture peuvent être évoquées en guise de conclusion (e.g. : les termites humivores n'engendrent aucune nuisance directe sur l'agriculture), un gros effort de confrontation des idées et des approches scientifiques reste nécessaire afin d'éviter toutes généralisations hâtives. Comme le montre l'exemple du rôle complexe des termites champignonnistes dans un agroécosystème soudano-sahélien (Duboisset, 2003), une telle démarche permettra non seulement d'intégrer les aspects contradictoires de l'action des termites, mais sera également susceptible de faire émerger de nouvelles pistes de réflexion.

⁸ Organismes affectant la diversité, la répartition et l'activité d'autres organismes en modifiant la biodisponibilité des ressources et les conditions abiotiques du milieu naturel par des transformations physiques (Jones *et al.*, 1994).

BIBLIOGRAPHIE

- Adamson A.M., 1943 - Termites and the fertility of soils. *Trop. Agr. Trin.*, 20 (6), pp. 107-112.
- Adanson M., 1757 - Histoire naturelle du Sénégal. Coquillages, avec la relation abrégée d'un voyage fait en ce pays, pendant les années 1749, 50, 51, 52 et 53. Bauche, C.J.B., Paris, 275 p.
- Aloni J., 1975 - Le sol et l'évolution morphologique des termitières géantes du Haut Shaba (Zaire - Pédologie, XXV (1), pp. 25-39.
- Anonyme, 1864 - Ravages des termites. *Rev. et Mag. de Zool.*, Mars 1864, pp. 94-96.
- Bachelier, G., 1963 - La vie animale dans les sols. ORSTOM, Paris, 279 p.
- Bathellier J., 1927 - Contribution à l'étude systématique et biologique des termites de l'Indo-Chine suivi de "les cultures mycéliennes des termites de l'Indo-Chine". Thèse, Faculté des Sciences de l'Université de Paris, 365 p.
- Black H.I.J. et Okwakol M.J.N., 1997 - Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function in the tropics: the role of termites. *Applied Soil Ecol.*, 6, pp. 37-53.
- Bosman W., 1705 - Voyage de Guinée contenant une description nouvelle et très exacte de cette côte où l'on livre et où l'on trafique de l'or, les dents d'éléphants et les esclaves. *Autrecht*, 520 p.
- Bouffil P., 1938 - Contribution à l'étude des sols de la Côte d'Ivoire. *Bull. d'Etude Historiques et Scientifiques de l'Afrique Occidentale Française*, XXI (4), pp. 544-579.
- Boulvert Y., 1995 - Répartition en centrafrrique et exigences écologiques des trois principales espèces de termites érigeant des édifices dits termitières géantes cathédrales ou champignons. *Cahiers géol.*, 125, pp. 1501-1509.
- Bouvier E.L., 1896 - Un câble télégraphique attaqué par les termites. *C. R. Acad. Sci.*, 1 (123), pp. 429-431.
- Boyer P., 1973 - Les différents aspects de l'action de *Bellicositermes* sur l'évolution des sols des savanes oubanguiennes (République Centrafricaine - *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 12^e série, 15 (3), pp. 329-498.
- Boyer P., 1975 - Les différents aspects de l'action de *Bellicositermes* sur les sols tropicaux. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 12^e série, 17 (3-4), pp. 27-504.
- Brullé A., 1832 - Des animaux articulés. *Exp. Sci. de la Marée*, 3 (66), 100 p.
- Cameron M., 1905 - *Proceed. Rhodesia Scient. Assoc.*, IV, pp. 58-61.
- Chaine J., 1913 - Les îlots de termites. *C. R. Acad. Sci.*, 1 (157), pp. 650-653.
- Chaine J., 1920 - L'attaque des végétaux par les termites. *Rev. Gén. Sci. Pures et Appl.*, 24 (31), pp. 250-255.
- Coaton W.G.H., 1948 - *Trinervitermes* species - The snouted harvester termites, Union of South Africa, Dept. Agric., *Bull. Ent. Series*, 23 (261) 19 p.
- Collectif, 2000 - Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology. Abe T., Bignell D.E. et M. Higashi (Eds) - Kluwer Academic Publishers, Netherlands, 466 p.
- Collins N.M., 1983 - The utilization of nitrogen resources by termites (Isoptera - *In*: Lee, J.A., McNeill S. et L.H. Rorison (Eds) "Nitrogen as ecological factor". Blackwell Scientific Publications Oxford, London, Edinburgh, 22nd Symposium of the British Ecological Society, pp. 381-412.
- Cuvier G., 1817 - Le règne animal distribué d'après son organisation pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. Tome III: Les crustacées, les arachnides et les insectes, Paris, pp. 440-443.
- Dangerfield J.M., McCarthy T.S. et Ellery W.N., 1998 - The mound-building termite *Macrotermes michaelsoni* as an ecosystem engineer. *Journal of Tropical Ecology*, 14 (4), pp. 507-520.
- Décamps M., 1937 - Mon voyage à Saint Hélène et destruction des termites dans la maison de l'empereur, Librairie Delmas, Paris, 87 p.
- Decorse J., 1906 - Du Congo au Lac Tchad: la brousse telle qu'elle est, les gens tels qu'ils sont: carnet de route. Impr. Asselin et Houzeau, Paris, 347 p.
- Drummond H., 1886 - On the termite as the tropical analogue of the earthworm. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 13, pp. 137-146.
- Duboisset A., 2003 - L'importance agricole des termitières épigées dans le nord du Cameroun. L'exemple des nids de *Macrotermes subhyalinus* et d'*Odontotermes magdalenae*. Doctorat de Sciences et Techniques de l'Environnement, Université Paris XII: 420 p.
- Ernst E. et Araujo R.L., 1986 - A bibliography of termite literature 1966 - 1978. John Wiley et Sons. Broughton, P. et M.L. Jowett (Eds), New York, 903 p.
- Eschenbrenner V., 1988 - Les glébulles des sols de Côte d'Ivoire. Nature et origine en milieu ferrallitique. Modalité de leur concentration. Rôle des termites. *Travaux et Documents, ORSTOM*, Paris, 498 p.
- Fairhead J. et Leach, M., 2000 - Termites, society and ecology: perspectives from west africa. In: Motte Florac E. et J.M.C. Thomas (Eds) "Les insectes dans la société orale". C.N.R.S. Lacroix, Paris, 23 p.
- Feytaud J., 1924 - Les termites de Saintonge. *C. R. Acad. Sci.*, Séance du 26 décembre 1923, pp. 241-244.
- Gide A., 1927 - Voyage au Congo. Gallimard, Paris, 576 p.
- Golbery S.M.X., 1802 - Fragments d'un voyage en Afrique, fait en 1785, 1786 et 1787 dans les contrées Occidentales de ce continent entre le Cap Blanc des Barbades... et le Cap de Palmes. Tome II. Treuttel et Würtz Libraires, Strasbourg, 512 p.
- Grassé P., 1950 - Termites et sols tropicaux. *Revue Int. Bot. Appl. et Agric. Trop.*, 337-338, pp. 549-554.
- Grassé P. et Noirot C., 1959 - Rapport des termites avec les sols tropicaux. *Revue de Géomorph. Dyna.*, X, pp. 35-40.
- Grassé P., 1982 - 1984 et 1986 - *Termitologia*. Tome I, II et III. Masson, Paris: 675 p., 613 p. et 716 p.
- Griffith G., 1938 - A note on termite hills. *E. Afr. Agric. J.*, 4, pp. 70-71.
- Hagen H.A., 1855 - Monographie der Termiten. *Linnaea Ent.*, 10, 144 pp.
- Harris W.V., 1949 - Quelques aspects agricoles du problème des termites en Afrique orientale. *Revue Int. Bot. Appl. et Agric. Trop.*, 323 (4), pp. 506-513.
- Harris W.V., 1955 - Termites and the soil. *In* D. K. M. Kevan (Eds) "Soil zoology". Butterworths, London, pp. 62-72.
- Hegn E., 1922 - Les termites. Partie générale: Description, distribution géographique, classification, biologie, vie sociale, alimentation, construction, rapports avec le monde extérieur. *Imp. Industr. Finan.*, Bruxelles, 756 p.
- Heim R., 1977 - Termites et champignons. Les champignons termitophiles d'Afrique noire et d'Asie méridionale. Collections "Faunes et flores actuelles", Paris, 205 p.
- Holdaway F.G., 1933 - The composition of the different regions of mounds of *Eutermes exitiosus* Hill. *Austr. J. Coun. Sci. Indust. Res.*, 6, pp. 160-165.
- Iroko A.F., 1996 - L'homme et les termitières en Afrique. Karthala, Paris, 298 p.
- Joachim A.W.R. et Kandiah S., 1940 - Studies on Ceylon soils. A comparison of soil from termite mounds and adjacent land. *Trop. Agriculturist. Ceylon* (95), pp. 333-338.
- Jones C.G., Lawton J.H. et Shachak M., 1994 - Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* (69), pp. 373-386.
- Josens G., 1983 - The soil fauna of tropical savannas. III. The termites. In: F. Bourlières (Eds), "Tropical savannas". Elsevier, Amsterdam, pp. 505-524.
- Jottrand M. et Detilleux E., 1959 - Le problème des termitières dans la région d'Elisabethville. *Bull. Information INEAC*, III (2): pp. 111-129.
- Jumelle H. et Perrier de la Bathie H., 1907 - Les champignons des termitières de Madagascar. Note présentée par M.G. Bonnier. *Acad. Sci.*, Séance du 22 juillet 1907, Tome CXLV, pp. 274-276.
- Koëning J.G., 1779 - *Naturgeschichte der sog. Weissen Ameisen*. *Beschr. der Berliner, Gesellschaft naturforsch. Freunde*, IV.
- Lal R., 1987 - Termites. *Tropical ecology and physical edaphology*. Wiley & Sons, New York, pp. 337-422.
- Lavelle P. et Spain A., 2001 - *Soil Ecology*. Kluwer Academic publisher, Dordrecht, London, Boston, 654 p.

- Lepage M., 1974 - Les termites d'une savane sahélienne (Ferlo septentrional, Sénégal) : peuplements, populations, consommation, rôle dans l'écosystème. Thèse Sci., Université de Dijon, 344 p.
- Livingstone C. et Livingstone D., 1866 - Exploration du Zambeze et de ses affluents et découverte des lacs Chiroua et Niassa, 1858-1864. Trad. H. Loreau, Paris, 580 p.
- Lobry de Bruyn L.A. et Conacher A.J., 1990 - The role of termites and ants in soil modification : a review. *Australian Journal of Soil Research* (28), pp. 55-93.
- Loir A., 1903 - La destruction des termites. *C. R. Acad. Sci.*, 1 T 136, pp. 1290-1291.
- Malaisse F., 1974 - De l'origine de la flore termitophile du Haut-Shaba (Zaire - C.R. VIII réunion Ass. Etude Taxo. Flore Afr. Trop., Boissiera, (24), pp. 505-513.
- Mando A., Stroosnijder L. et Brussaard L., 1996 - Effects of termites on infiltration into crusted soil. *Geoderma*, 74, pp. 107-113.
- Mattei C., 1890 - Bas-Niger, Bénoué, Dahomey. Imp. Vallier et Baratier frères, Grenoble, 198 p.
- Mc Gregor W.D., 1950 - Termites, soil and vegetation. *Forest. Abstr.*, 12 (1), pp. 3-8.
- Meyer J.A., 1960 - Résultats agronomiques d'un essai de nivellement des termitières réalisées dans la cuvette centrale congolaise. *Bull. Agric. Congo Belge* (51), pp. 1059-1074.
- Milleville P., 1972 - Approche agronomique de la notion de parcelle en milieu traditionnel africain : la parcelle d'arachide en moyenne-Casamance. *Cah. ORSTOM, sér. biologie* (17), pp. 23-37.
- Milne G., 1938 - Lime carbonate in termite mound. *E. Afr. Agric. Res. Sta.*, 10th ann. rept., pp. 14-18.
- Nachtigal, G., 1880 - Deux mois au Tibesti, épisodes des voyages en Afrique de M. le docteur Gustave Nachtigal. In : E. Charton (Eds), "Le Tour du Monde". Hachette, Paris, Londres, pp. 371-372.
- Nye P.H., 1955 - Some soil forming in the humid tropics. IV The action of the soil fauna. *J. Soil Sci.*, 6 (1), pp. 73-83.
- Pearce M.J., 1997 - Termites, Biology and Pest Management. CAB International, New York, 172 pp
- Pendleton R., 1941 - Some results of termite activity in Thailand soils. *Thai. Sci. Bull.*, 3 (2), pp. 29-53.
- Pendleton R.L., 1942 - Importance of termites in modifying certain Thailand soils. *J. Amer. Soc. Agron.*, 34, pp. 340-344.
- Quatrefages (de), A., 1853 - Mémoire sur les injections gazeuses appliquées à la destruction des termites. *C. R. Acad. Sci.*, 1 (36), pp. 556-562.
- Reclus E., 1887 - Nouvelle Géographie Universelle. La terre et les hommes. L'Afrique Occidentale. Archipels Atlantiques, Sénégalie et Soudan Occidental, Vol. XII. Hachette et Cie, Paris, 749 p.
- Roose E., 1976 - Contribution à l'étude de l'influence de la mésofaune sur la pédogénèse actuelle en milieu tropical, Rapport ORSTOM, Adiopodoumé, 58 p.
- Roose E., Kabore V. et Guenat C., 1995 - Le zaï, une technique traditionnelle africaine de réhabilitation des terres dégradées de la région soudano-sahélienne (Burkina-Faso - In : Pontanier, R., M'Hiri, A., Akrimi, N., Aronson, J. et E. Le Floch, (Eds), "L'homme peut-il refaire ce qu'il a défait?". John Libbey Eurotext, Paris, pp. 249-265.
- Ruelle J. E., 1970 - A revision of the termites of the genus *Macrotermes* from the Ethiopian region (Isoptera : Termitidae - Bull. Brit. Mus., Nat. Hist.), Entomol. 24 (9), pp. 366-444.
- Sanderval O., 1900 - Les rives du Konkouré. De l'Atlantique au Foutah-Djalou, Paris, 30 p.
- Sands W.A., 1973 - Termites as pests of tropical food crops. *Pans*, 19 (2), pp. 167-175.
- Schweinfurth G., 1875 - Au coeur de l'Afrique, 1868-1871. Voyage et découvertes dans les régions inexplorées de l'Afrique Centrale. Tome I. Ouvrage traduit des éditions Anglaises et Allemandes par H. Loreau, Paris, 508 p.
- Smeathman H., 1781 - Some account of the termites which are found in Africa and other hot climates. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, LXXI, pp. 189-192.
- Stanley H., 1873 - Voyage à la recherche de Livingstone au centre de l'Afrique. In : E. Charton (Eds), "Le Tour du monde", n° 626-631, Paris : 96 p.
- Vageler P., 1933 - An introduction to tropical soils. Mc Millan, London, 240 p.
- Wood T.G., 1976 - The role of Termite in decomposition processes. In : Anderson J.M. et A. Macfadyen (Eds), "The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition process, 17th Sympos. of the British Ecol. Soc.", Oxford, pp. 145-168.
- Wood T.G., Johnson R.A. et Ohiagu C.E., 1977 - Populations of termites (Isoptera) in natural and agricultural ecosystems in southern Guinea savanna near Mokwa Nigeria. *Geo-Eco-Trop.*, 1 (2), pp. 139-148.
- Wood T.G. et Sands W.A., 1978 - The role of Termites in ecosystems. In : M.V. Brian (Eds), "Production ecology of Ants and Termites". University Press, Cambridge, pp. 68-73.
- Wood T.G. et Johnson, R.A., 1986 - The biology, physiology and ecology of termites. In : S.B. Vinson (Eds), "Economic Impact and Control of Social Insects". Fraeger, New-York, pp. 1-68.
- Wood T.G. et Pearce, M.J., 1991 - Termites in africa : the environmental impact of control measures and damage to crops, trees, rangeland and rural buildings. *Sociobiology*, 19 (1), pp. 221-234.
- Wood T.G., 1996 - The agricultural importance of termites in the tropics. *Agric. Zool. Reviews* (7), pp. 117-155.

