

# LES TERMITES : DYNAMIQUE DES NIDS EPIGES ET INTERACTIONS AVEC LES COMPOSANTES DU MILIEU

Yao Tano<sup>(1)</sup> et Michel Lepage<sup>(2)</sup>

- (1) Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences et Techniques, Université d'Abidjan, 22 BP 582 Abidjan 22, Côte d'Ivoire.  
(2) Laboratoire d'Ecologie, Ecole Normale Supérieure, 46 rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05, France.

## INTRODUCTION

Cette étude a été réalisée de 1985 à 1989 au sein du programme pluridisciplinaire HYPERBAV. Le climat au cours de cette période a été étudié (Chevallier *et al.*, 1986, 1987 et 1988) ainsi que le fonctionnement hydrologique (Chevallier, 1989). Les termites ont été abordés comme composante biologique inter-agissant avec les autres composantes de cette savane soudanienne.

La faune en termites du bassin versant de Booro-Borotou est très diversifiée. On distingue plus de 40 espèces et 4 groupes trophiques de biologie très différente : les humivores (consommateurs de matière organique non figurée), les fourrageurs (consommateurs de Graminées) et les champignonnistes (consommateurs de litière agissant en symbiose avec un champignon).

Notre travail a porté sur la répartition à l'échelle du bassin des nids épigés de 3 genres de termites : *Trinervitermes* (fourrageur), *Cubitermes* (humivore) et *Macrotermes* (champignonniste). Des résultats préliminaires ont déjà été donnés : Lepage et Tano (1986 et 1988).

## METHODES D'ETUDE

Les paramètres relatifs aux termitières (densités des nids, surfaces de base, volumes) ont été mesurés à l'intérieur de transects disposés selon la toposéquence (5,785 m; 7,86 ha) ou à l'intérieur d'hectares (3,80 ha), en même temps que les paramètres du milieu (végétation, sols, pente, profondeur de l'induration, gravillons). Un total de 2.100 termitières ont ainsi été mesurées (485 *Macrotermes*, 548 *Trinervitermes* et 1.067 *Cubitermes*).

La dynamique des nids a été suivie sur ces mêmes parcelles, parcourues à différentes périodes au cours de notre étude (1985, 1988, 1989). Nous distinguons les nids vivants et

les nids morts (abandonnés de leurs habitants). Dans le cas de la termitière de *Macrotermes*, 4 stades de dégradation ont été distingués selon l'effet de l'érosion.

La croissance des termitières de *Macrotermes*, ainsi que l'érosion des nids morts, ont été analysées par comparaison entre photographies et mesures successives des mêmes nids.

La récolte de nourriture de *Macrotermes* a été suivie périodiquement le long de lignes-transects mis en place selon 4 directions perpendiculaires à partir de 13 nids balisés, par comptage des trous de récolte et surfaces de placages utilisés à l'intérieur de sous-unités de  $1/4 \text{ m}^2$ .

## DENSITES DES NIDS

### Répartition selon la végétation (tableau 1)

Les densités les plus importantes des nids de *Cubitermes* spp. se rencontrent en savanes arbustives ( $10-11/1.000 \text{ m}^2$ ) ou herbeuses (jusqu'à  $27 \text{ nids}/1.000 \text{ m}^2$  en savane herbeuse basse). La proportion des nids vivants est en moyenne de 65% mais certains milieux hydromorphes comprennent 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 ( $5 \text{ à } 7 \text{ nids}/1.000 \text{ m}^2$ ), comme la savane arborée basse, la savane arbustive claire ou la savane herbeuse basse. Les nids vivants représentent en moyenne 70% du total.

Les densités maximales de *Macrotermes bellicosus* se constatent dans les milieux très boisés (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 3 à 6 nids/ $1.000 \text{ m}^2$ . Les nids vivants sont actuellement concentrés dans les milieux boisés. On note cependant une densité relativement forte des nids ( $0,36/1.000 \text{ m}^2$ ) en savane arbustive claire.

Le test de Khi2 effectué sur les densités de toutes les espèces selon la végétation donne une valeur hautement significative ( $P < 0,001$ ).

### Répartition dans les jachères

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 *Macrotermes*, mais aussi *Cubitermes* et *Trinervitermes* pour nourrir leur basse-cour. Les densités montrent donc de fortes diminutions dans les champs cultivés et surtout dans les jeunes jachères (0 à 5 ans) :  $1,02/1.000 \text{ m}^2$  pour *Trinervitermes* spp.,  $2,72/1.000 \text{ m}^2$  pour *Cubitermes* spp. et  $3,74/1.000 \text{ m}^2$  pour *Macrotermes bellicosus*. Seules les jachères de 30-40 ans environ retrouvent un peuplement important : respectivement 5,28, 8,45 et 6,57 termitières/ $1.000 \text{ m}^2$ .

Le test du Khi2 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.

**Tableau 1.** Densités des termitières épigées selon la végétation (effectifs/1.000 m<sup>2</sup>, 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	0,26	0,80	1,34	1,33	0,00	0,80	4,53
S. boisée haute	5,64	3,40	4,11	0,47	0,35	4,58	18,55
S. boisée basse	4,09	2,83	0,94	0,39	0,39	4,49	13,13
S. boisée hygrophile	2,66	2,47	1,14	1,33	0,38	3,80	11,78
S. arborée haute	3,94	5,00	1,66	1,36	0,15	4,54	16,65
S. arborée basse	5,96	3,96	4,54	2,40	0,34	4,13	21,29
S. arbustive dense	8,72	2,45	4,49	0,41	0,00	4,90	20,97
S. arbustive claire	6,31	4,30	4,20	1,65	0,36	3,36	20,18
S. herbeuse haute	8,80	2,80	1,20	0,80	0,00	1,20	14,80
S. herbeuse basse	19,23	7,69	3,84	1,44	0,00	5,77	38,37
Champ cultivé	1,47	1,74	0,94	0,53	0,13	3,49	8,30

**Répartition selon les sols (tableau 2)**

Cette répartition permet de constater une préférence de *Cubitermes* spp. pour les sols cuirassés (8,7 nids vivants/1.000 m<sup>2</sup>) d'une part et pour les sols hydromorphes sableux (13,3 nids/1.000 m<sup>2</sup>) d'autre part. Ces deux milieux se caractérisant également par une forte densité des nids morts.

*Trinervitermes* spp. se répartissent préférentiellement sur les sols ocres ferrugineux (4,3 nids vivants/1.000 m<sup>2</sup>).

*Macrotermes bellicosus* semble ne pas exprimer de préférence nette dans sa répartition, les nids vivants étant absents des sols cuirassés (cuirasse affleurante ou subaffleurante) et des sols hydromorphes.

La répartition des densités des espèces selon les types de sols est également hautement significative (selon le test Khi<sup>2</sup>, P < 0,001).

**Tableau 2.** Densités des termitières épigées selon les sols (effectifs/1.000 m<sup>2</sup>, V = nids vivants, M = nids morts).

SOLS	<i>Cubitermes</i>		<i>Trinervitermes</i>		<i>Macrotermes</i>		Total
	V	M	V	M	V	M	
Cuirassés	8,67	4,67	1,83	0,66	0,00	3,50	19,33
Carapacés	6,00	4,72	2,93	1,02	0,38	5,30	20,35
Ferrugineux indurés	4,51	3,46	3,16	0,75	0,20	4,46	16,54
Rouges ferrallitiques	6,82	3,71	3,41	1,10	0,37	4,08	17,49
Ocres ferrugineux	4,36	3,33	4,29	2,71	0,25	3,081	8,02
Jaunes ferrugineux	3,08	1,40	2,81	1,49	0,35	3,43	12,56
Hydromorphes sableux	13,30	7,22	1,52	0,76	0,00	1,14	23,94
Hydromorphes argileux	1,70	0,00	1,70	0,00	0,00	0,00	3,40

## SURFACES ET VOLUMES DES NIDS

### Surfaces et volumes des nids selon la végétation

L'un des buts de ce travail est de caractériser des "unités-termitières", précisant leur importance dans l'écosystème et permettant d'effectuer diverses mesures comparatives (érosion, croissance,...). C'est pourquoi nous calculons une surface de base moyenne couverte par nid (abandonnés et vivants). Il a été nécessaire d'adopter quelques simplifications pour mesurer ces volumes irréguliers. En effet, comme Collins (1983) et Lepage (1984), nous avons assimilé les termitières de *Cubitermes* à un cylindre surmonté d'un cône (chapeau) ou non et celles de *Trinervitermes* et *Macrotermes* à un cône, en utilisant la formule :  $V = \text{Pi} \cdot D^2 / 4 \cdot H / 3$  où le diamètre  $D$  a été calculé à partir des mesures de la circonférence basale ( $V$  = volume,  $H$  = hauteur). D'ailleurs, le volume total des galeries internes varie, tant et si bien que le volume épigé de terre n'est qu'une approximation. Le tableau 3 rassemble les mesures des nids dans les différentes végétations.

**Tableau 3.** Surfaces (m<sup>2</sup>) et volumes (m<sup>3</sup>) moyens par unité-termitière selon les types de végétation.

VEGETATION	<i>Cubitermes</i> (V)		<i>Trinervitermes</i> (V + M)		<i>Macrotermes</i> (V + M)	
	Surface	Volume	Surface	Volume	Surface	Volume
Forêt galerie	0,048	0,014	0,020	0,002	28,82	4,39
S. boisée haute	0,021	0,005	0,046	0,005	12,4	83,54
S. boisée basse	0,024	0,006	0,104	0,008	8,87	2,05
S. boisée hygrophile	0,026	0,006	0,235	0,031	18,43	3,36
S. arborée haute	0,030	0,007	0,045	0,004	15,6	44,38
S. arborée basse	0,069	0,020	0,120	0,010	8,34	1,98
S. arbustive dense	0,027	0,006	0,076	0,006	7,69	1,26
S. arbustive claire	0,034	0,009	0,202	0,018	8,43	1,94
S. herbeuse haute	0,076	0,031	0,069	0,005	67,47	25,94
S. herbeuse basse	0,057	0,020	0,114	0,007	16,70	1,88
Champ cultivé	0,026	0,008	0,088	0,005	6,99	1,51

Dans le cas de *Cubitermes*, les termitières dont la surface de base est la plus importante, se situent en savane arborée basse et herbeuse haute (en bordure des bas-fonds). 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) : 0,202 m<sup>2</sup>/nid, contre 0,076 m<sup>2</sup> en savane arbustive dense.

Les mesures effectuées sur les termitières de *Macrotermes* montrent l'importance relative de cette espèce en ce qui concerne les remontées biologiques. La surface de base est de l'ordre de 8 m<sup>2</sup> par termitière et le volume de 2 à 4 m<sup>3</sup>.

Il faut mettre à part le cas des milieux hydromorphes (forêt galerie ou savane herbeuse haute : 8,1% de la surface, volume de 31 m<sup>3</sup>/1.000 m<sup>2</sup>) où l'on rencontre de puissants édifices que nous avons, en première approximation, reliés à *Macrotermes*, mais qui résultent certainement d'une action conjointe de plusieurs espèces pendant de

grandes périodes de temps. On note également la grande surface de base des termitières en savane herbeuse basse (plateau cuirassé) : 16,7 m<sup>2</sup>/nid, 9,6% de la surface du milieu. Ceci témoigne de la forte influence exercée par *Macrotermes* sur ce milieu (cf Lepage, 1984). Le tableau 4 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.

**Tableau 4.** Surfaces basales (m<sup>2</sup>) des stades de dégradation de la termitière de *Macrotermes bellicosus* ( $\pm$  intervalle de confiance à 95% ; 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	16,89 $\pm$ 3,56

### Surfaces et volumes des nids selon les sols

Les termitières de *Cubitermes* vivantes de plus grande taille se trouvent sur les sols cuirassés de plateau (0,051 m<sup>2</sup>/nid et 0,017 m<sup>3</sup>) et sur les sols sableux hydromorphes (0,22 m<sup>2</sup> et 0,078 m<sup>3</sup> par nid).

Les mesures concernant les *Trinervitermes* montrent que les grands nids se situent sur sols jaunes ferrugineux (0,525 m<sup>2</sup>/nid) et sableux hydromorphes (0,242 m<sup>2</sup>/nid).

La surface de base par nid de *Macrotermes* est peu variable selon les sols (environ 10-12 m<sup>2</sup> de surface basale, 1,5-3 m<sup>3</sup> en volume), excepté sur sols sableux hydromorphes, où l'on retrouve les grands édifices signalés ci-dessus.

## DYNAMIQUE DES NIDS DE *MACROTERMES*

### Evolution des densités des nids vivants

Les résultats obtenus nous montrent des fluctuations importantes des densités 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). Un suivi effectué sur 89 000 m<sup>2</sup> (8,9 ha) entre 1985 et 1989 montre une densité fluctuant de 2,69/ha (1985) à 6,74/ha (1988) et 3,14/ha (1989). Parmi les termitières recensées en 1988, 58 sur 60 sont apparues entre 1985 et 1988 et 19/28 entre 1989 et 1988.

On constate donc un turnover très important des nids, avec un taux de mortalité annuel de 50 à 55% (49,3% la première année et 56,8% la 2ème année). Ces résultats confirment les observations de Collins (1983) sur la même espèce au Nigéria et vont dans le sens des observations de Pomeroy (1983) qui notait des changements importants de la densité des nids selon les années dans des savanes du Kenya. Toutefois, il semble nécessaire de distinguer un turnover différent des jeunes nids et des nids adultes (en fait, dont la hauteur dépasse 1 m). Ces derniers apparaissent beaucoup plus stables : dans les mesures rapportées ci-dessus, la densité des nids "adultes" a été (pour 8,9 ha) de 4 en 1985, de 5 en 1988 et de 4 en 1989.

Afin de calculer une densité moyenne, nous avons utilisé les données de répartition des nids selon les végétations (tableau 1) en les pondérant selon les proportions exactes de ces végétations à l'échelle du bassin versant (Danielle Mitja, comm. pers.). On obtient une densité par "ha moyen" de 3,53 nids, parmi lesquels 0,64 sont considérés comme "adultes" (hauteur > 1 m).

### Croissance des nids vivants

Cette croissance est particulièrement spectaculaire pour certains jeunes nids, dont la hauteur peut atteindre plus de 3 m en 2 ans. A partir des résultats obtenus sur un total de 74 termitières, il est possible de calculer une courbe puissance théorique donnant la hauteur à t+1 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 4 ans...et 3,84 au bout de 9 ans.

L'accroissement moyen de hauteur de tous les nids observés est de  $0,52 \pm 0,12$  m par an. Leur croissance augmente leur aire basale de  $0,83 \pm 0,17$  m<sup>2</sup> et leur volume de  $0,69 \pm 0,21$  m<sup>3</sup> par an, soit respectivement 2,9 m<sup>2</sup> et 2,4 m<sup>3</sup> pour un hectare "moyen" du bassin versant. Mais les variations sont très importantes, selon les milieux et selon les nids, comme le montre le tableau 5. Les mesures rapportées ici ne tiennent d'autre part pas compte de l'érosion naturelle des nids entre deux mesures.

### Erosion des nids morts

Trente-huit nids de tailles différentes ont été suivis à partir de leur abandon par les termites. Les mesures montrent une grande variation (tableau 6).

Il est possible d'ajuster la décroissance des hauteurs à une courbe exponentielle ( $H_{t+1} = 0,17 e^{1,51 H_t}$ , n = 38, r = 0,84, P < 0,001). Cette courbe théorique correspond à une perte de 23% par an et conduit à l'érosion d'une termitière de 3,5 m de hauteur en 15 ans. Mais cette estimation dépend fortement de la situation de la termitière : selon le couvert arboré et selon le type de sol.

Cette érosion correspond à une perte de sol (tableau 6) de  $0,037 \pm 0,012 \text{ m}^3$  par nid, soit de 1,5 à 2,2  $\text{m}^3$  à l'échelle d'un hectare moyen.

**Tableau 5.** Croissance annuelle des nids observés de *Macrotermes bellicosus*.

	N	Minimum-Maximum	Moyenne	Erreur standard
Hauteur (m)	74	0,000 à 2,400	0,52	0,12
Aire basale ( $\text{m}^2$ )	68	0,012 à 3,313	0,83	0,17
Volume ( $\text{m}^3$ )	68	0,009 à 4,316	0,69	0,21

### La récolte de nourriture

Du fait de leur symbiose avec le champignon (*Termitomyces*), les *Macrotermes* doivent consommer de grandes quantités de litière (probablement de l'ordre de 50-100 kg par nid et par an, selon les données de Collins, 1983). Cette activité suppose le remaniement des horizons superficiels : construction de galeries souterraines et trous de récolte, apport de placages de terre à la surface du sol.

**Tableau 6.** Erosion annuelle des nids de *Macrotermes bellicosus*.

	N	Minimum-Maximum	Moyenne	Erreur (95%)
Hauteur (m)	38	0,00 à -0,41	0,098	0,027
Aire basale ( $\text{m}^2$ )	38	0,00 à -0,548	-0,015	-
Volume ( $\text{m}^3$ )	38	-0,007 à -0,398	-0,037	0,012

L'activité de récolte, mesurée par le pourcentage de la surface du sol recouverte de placages, est maximale en saison sèche (février-avril) et minimale en saison des pluies (juin-août). La fin de saison sèche correspond en effet avec la maturation du couvain de sexués dans les nids. Ces sexués essaïmeront lors des pluies et représentent parfois près de la moitié de la biomasse de la société.



La récolte de nourriture intervient dans un rayon important (10 m ou plus) à partir du nid. La surface couverte par les placages de terre varie de 3,6 à 5,2% selon la distance au nid, soit 19 m<sup>2</sup> 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, 1982). Chaque trou a 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 m<sup>2</sup>. Leur comptage, à l'intérieur de surfaces de 1/4 m<sup>2</sup> conduit à estimer leur total à 2422 par nid "moyen" pour la période de mesure (environ un mois).

Une relation étroite relie d'ailleurs 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). Ce poids de placages varie (en saison sèche) de 100 à 3900 g par m<sup>2</sup>, soit environ 17 kg par nid "moyen" pour la période des mesures (1 mois).

### Conséquences de la dynamique des nids sur le milieu

En utilisant les données du tableau 1 (densités des nids) et du tableau 3 (surfaces et volumes moyens par nid, selon la végétation), on constate que *Macrotermes* occupe une proportion relative importante de la surface du bassin versant.

Par pondération des types de végétation à l'échelle du bassin versant (Danielle Mitja, comm. pers.), on calcule que les nids de *Macrotermes* représentent 95 m<sup>3</sup>/ha en volume au dessus du sol et occupent 408 m<sup>2</sup>/ha par leurs aires basales. Leur influence s'étend très certainement au delà, par l'épandage de matériaux du nid plus riches en éléments fins que le sol environnant. Ceci peut donner naissance à des phénomènes de battance et un encroûtement superficiel 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 en termites perturbé.

On peut donc considérer que la destruction des termitières de *Macrotermes* par le paysan accroît les effets nocifs de l'érosion.

Par contre, le remaniement des horizons lors de la récolte de nourriture par le termite peut avoir des effets positifs sur l'infiltration (Christian Valentin, comm. pers.), en accroissant de façon très importante la macro-porosité. 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 2422, leur total est de 1550/ha, soit l'équivalent d'un trou de 0,029 m<sup>2</sup>/ha (environ 4 m<sup>2</sup> 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, 1982; Lepage, 1983).

### DISCUSSION ET CONCLUSION

Le rôle des termites dans le bassin versant de Booro-Borotou dépend directement de la biologie des espèces, c'est-à-dire du mode de construction de leurs nids et de récolte de leur nourriture. Ces espèces interviennent en interaction avec les facteurs de

l'environnement : essentiellement la couverture pédologique, la topographie, la végétation et les jachères qui sont la conséquence de l'action humaine.

Cette étude a mis en évidence une intervention des termites selon 4 niveaux :

- Augmentation du ruissellement, donc de l'érosion, lorsque les termitières épigées se situent dans des milieux anthropiques (champs ou jachères récentes). Nos mesures de la croissance des nids de *Macrotermes* et de leur érosion sont semblables à celles de la littérature (Nye, 1955, Collins 1983, Pomeroy, 1976, Lepage, 1986). Une mention particulière doit être faite pour les termitières de *Trinervitermes*, abondantes dans les milieux découverts, comme la savane arbustive claire (4,2 nids/ha, tableau 1), où leur taille est également plus grande (0,202 m<sup>2</sup> par nid, tableau 3). Si la somme des surfaces de base des nids reste globalement faible (environ 1,2 m<sup>2</sup> par ha), leur action s'étend bien au-delà : le rayon de l'auréole pelliculaire influencée par leur action peut atteindre 5,55 m (Janeau et Valentin, 1987), d'où une surface d'action d'environ 100 m<sup>2</sup> 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.
- Facilitation de la pénétration de l'eau dans les horizons profonds du sol, lorsque l'activité faunique remanie les horizons en brisant les organisations superficielles et en créant une macro-porosité 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 action physique se superpose à une intervention des animaux dans le recyclage de la matière organique, dans le cas des litières d'origine ligneuse, qui sont fragmentées et incorporées au sol superficiel. L'exo-symbiose mise en oeuvre avec le champignon permet aux termites de se nourrir à partir d'un matériel résistant à la décomposition (surtout en conditions de saison sèche).
- En ce qui concerne l'interaction de la dynamique des nids de termites avec le peuplement ligneux, et ses conséquences dans l'évolution du milieu, depuis la jachère jusqu'à la végétation naturelle, des expériences préliminaires ont été menées. Les premiers résultats semblent montrer une action des termites dans l'hétérogénéité du paysage. L'action importante des termitières dans cette hétérogénéité a été signalée par plusieurs auteurs (Darlington, 1985 ; Komanda, 1978 a & b ; Malaisse, 1978 ; Soyer, 1983). Les termitières constitueraient des "perturbations" de la disponibilité en eau et en nutriments, avec leurs conséquences sur la dynamique du peuplement ligneux :
  - par une modification de l'équilibre herbe/arbre ;
  - par une protection contre le feu (feux précoces versus feux tardifs) ;
  - par un meilleur recyclage des nutriments (dégradation des tanins), mais selon un turnover plus lent qui favoriserait la strate ligneuse ;
  - par la fourniture 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.

- Enfin les termites auraient une action sur les sols beaucoup plus profonde, 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 (Lévêque, 1975 ; Raunet, 1979 ; Eschenbrenner, 1988) et la profondeur à laquelle cette action pouvait se manifester (Lepage *et al.*, 1974).

#### REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Chevallier (P.), 1988. Complexité hydrologique du petit bassin versant. Exemple en savane humide, Booro-Borotou (Côte d'Ivoire). *Thèse*, Université de Montpellier, 331 p.
- Chevallier (P.), Etienne (J.) et Lapetite (J.M.), 1986. Observations climatologiques à la station de Booro-Borotou (Côte d'Ivoire). Année 1985. ORSTOM Adiopodoumé, multigr., 42 p.
- Chevallier (P.), Berthelot (M.), Etienne (J.) et Lapetite (J.M.), 1987. Observations climatologiques à la station de Booro-Borotou (Côte d'Ivoire). Année 1987. ORSTOM, Adiopodoumé, multigr., 46 p.
- Chevallier (P.), Berthelot (M.) et Lapetite (J.M.), 1988. Observations climatologiques à la station de Booro-Borotou (Côte d'Ivoire). Janvier 1987 à Mars 1988. ORSTOM, Adiopodoumé, multigr., 51 p.
- Collins (N.M.), 1983. Populations, age, structure and survivorship of colonies of *Macrotermes bellicosus* (Isoptera : Macrotermitinae). *J. An. Ecol.*, 50, 293-311.
- Darlington (J.P.E.C.), 1982. The underground passages and storage pits used in foraging by a nest of the termite *Macrotermes michaelsoni* in Kajiado, Kenya. *J. Zool.*, Lond., 198 : 237-247.
- Darlington (J.P.E.C.), 1985. Lenticular soil mounds in Kenya highlands. *Oecologia*, 66 : 116-121.
- Eschenbrenner (V.), 1988. Les glébules des sols de Côte d'Ivoire. Nature et origine en milieu ferrallitique, modalités de leur concentration, rôle des termites. ORSTOM, *Coll. T.D.M.*, t.1 : 498 p.; t.2 : 282 p.
- Janeau (J.L.) et Valentin (C.), 1987. Relations entre les nids de *Trinervitermes* et la surface du sol : réorganisations, ruissellement et érosion. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 24 (4) : 637-647.
- Komanda (A.), 1978a. 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.), 1978b. 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.
- Lepage (M.), 1983. Structure et dynamique des peuplements de termites tropicaux. *Acta Oecologia, Oecol. Gener.*, 4 : 65-87.
- Lepage (M.), 1984. Distribution, density and evolution of *Macrotermes bellicosus* nests (Isoptera : Macrotermitinae) in the North-East of the Ivory Coast. *J. Ani. Ecol.*, 53 : 107-117.
- Lepage (M.), Morel (G.) et Resplendino (C.), 1974. Découverte de galeries de Termites atteignant la nappe phréatique profonde dans le Nord du Sénégal. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. D*, t. 278 : 1855-1858.
- Lepage (M.) et Tano (Y.), 1986. Les termitières épigées d'un bassin versant en zone 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.
- Lévêque (A.), 1975. Pédogénèse sur le socle granito-gneissique du Togo. Différentiation des sols et remaniements superficiels. *Thèse ès Sciences*, Université de Strasbourg, ORSTOM, *Coll. Travaux et Documents*, 108 (1979), 224 p.
- Malaisse (F.), 1978. High Termitaria. In : *Biogeography and Ecology of Southern Africa*.

- Edit. by Werger (M.J.A.) and Van Bruggen (A.C.). Junk (W.) Publishers, The Hague.
- Nye (P.H.), 1955. Some soil-forming processes in the humid tropics. IV. The action of the soil fauna. *Journal of Soil Science*, 6 : 73-83.
- Planchon (O.), Fritsch (E.) et Valentin (C.), 1987. Rill Development in a wet savannah environment. *CATENA Suppl.*, 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.), 1983. A striking increase in a population of termite mounds in eastern Kenya. *Kenya J. Sci. et Technol. Series B*, 4(2) : 89-96.
- Raunet (M.), 1979. Importance et interactions des processus géochimiques, hydrologiques et biologiques (Termites) sur les surfaces d'aplanissement tropicales granito-gneissiques. *Agronomie Tropicale*, XXXIV(1) : 40-53.
- Salick (J.), Herrera (R.) et Jordan (C.F.), 1983. Termitaria : nutrient patchiness in nutrient-deficient rain forests. *Biotropica*, 15(1) : 1-7.
- Soyer (J.), 1983. Microrelief de buttes basses sur sols inondés saisonnièrement au Sud-Shaba (Zaire). *CATENA*, vol. 10 : 253-265.
- Wood (T.G.), Johnson (R.A.) et Anderson (J.M.), 1983. Modification of soils in Nigerian savanna by soil-feeding *Cubitermes* (Isoptera, Termitidae). *Soil Biology and Biochemistry*, 15 (5) : 575-579.