Scientific registration n° : 1710
Symposium n°9
Presentation : oral

Impact des termites humivores et de leur microflore digestive sur la transformation de la matière organique du sol
Influence of soil feeding termite and their gut microflora on the soil organic matter transformation

BRAUMAN Alain, FALL Saliou

Laboratoire de microbiologie du sol, Centre ISRA-ORSTOM de Bel-Air, BP 1386, Dakar, Sénégal

Les termites humivores représentent la majorité des espèces de termites (~1200 espèces) et se répartissent dans l'ensemble des sols tropicaux. Une partie de ces termites vit au sein du sol dans des constructions diffuses, alors que d'autres construisent des nids épigés. Contrairement aux autres termites, leur substrat alimentaire n'est pas constitué des composés lignocellulosiques des plantes mais de la matière organique humifiée présente dans le sol. Cette matière organique ingérée est incorporée sous forme de fèces dans le nid et les galeries dont l'ensemble constitue la termitosphère. Malgré l'importance écologique de ces termites, ils sont peu étudiés. Cette revue a pour objectif de synthétiser les travaux portant sur l'impact, via leur microflore digestive, des termites humivores construisant des nids épigés sur la matière organique du sol. Nous nous intéresserons plus spécifiquement à la transformation de cette matière organique au cours du transit intestinal et de son évolution dans la termitosphère. Ces termites semblent se répartir dans les différentes microniches du sol selon un gradient d'humification. La matière organique ingérée est hétérogène mais plus riche que le sol environnant. Au cours du transit intestinal, elle subit deux événements majeurs : (i) une hydrolyse alcaline (pH = 10 à 12) au niveau du tube digestif postérieur qui permet à la microflore résidente de minéraliser ou de fermenter les composés issues de l'hydrolyse, (ii) un brassage des éléments minéraux et végétaux dégradés qui aboutit à la formation de complexes organo-minéraux plus stables vis à vis de la minéralisation. Cette stabilisation augmente significativement avec le temps lors de l'incorporation de ce complexe organo-minéral dans la termitosphère. Cependant, les différents compartiments de la termitière possèdent des caractéristiques différentes en fonction de l'âge du dépôt ou du remaniement. Les fractions plus récentes sont plus riches en matière organique, en biomasse microbienne et sont le siège d'une importante activité bactérienne. Les termites humivores semblent donc à la fois protéger la matière organique du sol de la minéralisation et activer la microflore tellurique. Cette apparente contradiction est discutée dans cette revue.

Mots clés : Termitière, termite humivore, matière organique, humification, microflore symbiotique
Key Words : nest, Soil feeding termite, organic matter, humification process, symbiotic microflora

Scientific Registration n° : 1710
Symposium n° : 9
Presentation : oral

Impact des termites humivores et de leur microflore digestive sur la transformation de la matière organique du sol
Influence of soil feeding termite and their gut microflora on the soil organic matter transformation

BRAUMAN Alain, FALL Saliou

Laboratoire de microbiologie du sol, Centre ISRA-ORSTOM de Bel-Air, BP 1386, Dakar, Sénégal

1. Introduction

Le sol dans de nombreuses régions d'Afrique a été remanié, imbibé de salive, et travaillé par les termites, les conséquences pédologiques en sont très importantes. Cette phrase de Grassé (23), illustre l'importance écologique des termites dans les différents processus de formation des sols en milieu tropical (25, 26, 29). Les termites ont en effet un impact considérable sur la morphologie des sols (remontées d'horizons, formations d'horizons superficiels) et leurs structures physiques (aération, porosité, agrégation, 36 ; 21). Cependant, ils sont surtout connus pour leurs capacités de dégradation de la ligno-cellulose (14) dues à la présence d'une importante microflore digestive et des régimes alimentaires diversifiés (40). Cette symbiose microbienne leur permet de dégrader la matière végétale dans ses différents états ; du bois et plantes intacts pour les termites xylophages, jusqu'aux composés fortement polymérisés du sol pour les termites humivores (TH). Leurs influences sur le cycle de la matière organique (m.o.) en milieu tropical sont donc déterminantes. En forêt Malaysienne, 14 à 33% de la production de litière est consommée par les termites (27). Cependant la grande majorité des travaux sur l'impact des termites sur la m.o. a concerné les termites xylophages et fourrageurs (39). Les TH, qui se nourrissent à partir des composés humiques du sol ont fait l'objet de peu d'études. Ils représentent pourtant plus des 2/3 des espèces de termites supérieurs (29), leurs biomasses pouvant atteindre, dans les sols de forêt tropicale, jusqu'à 200 g/m^2 soit 10.000 individus (17). Cette densité implique qu'une grande partie de l'horizon supérieur du sol est remanié par le passage à travers le "filtre bactérien" que constituent leurs tractus digestifs. La matière organique ingérée est remise au sein de l'écosystème via les fèces inclus dans les termitières et les galeries formant la termitosphère (23). Cette revue se propose de caractériser l'évolution de cette m.o. au cours du transit intestinal et de son incorporation dans la termitosphère.

2. Rappels sur la biologie et la physiologie des termites humivores

2.1 *Ecologie des termites humivores*

Le régime humivore représente, dans le contexte évolutif des termites, le régime le plus récent permettant aux termites d'avoir accès à une ressource illimitée en quantité, mais de piètre qualité (29).Cet environnement favorise la spécialisation (36) ; ce qui expliquerait l'exceptionnelle biodiversité de ce groupe trophique (environ 1100 espèces parmi les 2300 décrites, 29). C'est dans les zones de forêt africaine humide, riche en m.o., que les plus fortes biomasses et biodiversités ont été mesurées (17). En revanche, ils disparaissent dès que le milieu est perturbé ou mis en culture (17). Les TH semblent donc sensibles à la qualité et/ou l'abondance de la m.o. des sols, cependant la nature exacte de cette relation reste mal comprise. Cette répartition des espèces en fonction du degré d'anthropisation du sol fait ainsi des TH un indicateur biologique potentiel de l'état de perturbation du système.

2.2 *Caractéristiques anatomiques et physiologiques du tube digestif*

Malgré la biodiversité importante des TH, leur tube digestif possède les caractéristiques générales suivantes :

1 - une structure très compartimentée, caractérisée par une augmentation de la longueur et du volume de la panse (29, 3) permettant un transit séquentiel de longue durée (36 à 48h, [4]) ;

2 - un pH intestinal très élevé (10 à 13) dans le tube digestif postérieur (6, 16) qui permet une hydrolyse alcaline du bol alimentaire ;

3 - la présence d'un gradient d'oxygène axial permettant le maintien de conditions anoxiques au centre et oxiques à la périphérie (15). La m.o. peut être ainsi dégradées selon diverses voies métaboliques (fermentations, minéralisations) selon sa position dans le tube digestif.

2.3 *Mode de construction et caractéristique générale du nid*

Le nid est composé de sol et de fèces jouant un rôle de liant (23, 41). Le nid des TH est constitué d'une partie épigée, comprenant un système de cavités habitées par la population et d'une partie hypogée constituée par un réseau de galeries souterraines périphériques. Les parties hypogées observées n'excèdent jamais plus de 50 m^2 de surface soit un rayon de 2 à 4 m (22). Les galeries ne dépassent pas 20 cm de profondeur (23) et sont aux alentours immédiats du nid (20 à 25 cm). Les nids couvrent en général une faible surface du sol. Malgré leurs répartitions aggrégatives, aucune corrélation entre le type ou la nature du sol et la répartition spatiale des nids n'a été démontrée (39).

3. Transformation de la matière organique par les termites humivores et leurs flores associées

3.1 *Caractéristique de l'aliment initial*

La quantité de terre ingérée par les TH est très variable entre les espèces ; entre 2,76 et 9,1 g/j (38, 30). L'analyse du contenu intestinal (35) montre que le bol alimentaire est très hétérogène mais ne semble pas indiquée une sélection privilégiée des cellules végétales au dépend du matériel minéral **(**4). Le prélèvement se situe majoritairement dans l'horizon superficiel (0-15 cm) du sol où s'incorporent les matières végétales. La question du choix alimentaire des TH reste en fait contreversé ; les espèces semblent se répartir dans des microniches du sol le long d'un gradient d'humification qui va du bois très dégradé à la m.o. très humifiée (17, 17). Yapi (42) suggère que cette répartition des TH se fait en fonction de la taille des espèces, les espèces de petite taille vivant dans la

strate supérieure riche en m.o., les espèces de plus grande taille se situant dans les couches plus profondes du sol, pauvres en m.o. Cependant au sein d'un même horizon, les termites semblent sélectionner les particules plus fines (limon et argiles) plus riches en m.o. (2, 21). Cependant le degré de sélection dépend de la richesse en m.o. du sol environnant, les termites de savane sont ainsi plus "sélectifs" que les termites de forêt (38).

3.2 *Transformation de la matière organique au cours du transit intestinal*

3.2.1 Transformation dûe aux enzymes digestifs

L'humus ingéré par les TH est constitué majoritairement de composés aromatiques résultant de la dégradation de la lignine et des tannins (29). Pour s'adapter au régime humivore, les termites furent obligés de changer radicalement leur stratégie. En effet si la dégradation de la cellulose est basée sur une hydrolyse en poly et monoosides à l'aide d'hydrolases (cellulases, hemicellulases, etc..) d'origines diverses, la dégradation de la lignine dépend de stratégies plus variées mais où les hydrolases ne sont pas obligatoirement présentes. Les travaux de Rouland *et al.* (31, 32, 33) montrent la quasi absence d'enzymes cellulolytiques, hemicellulasiques et amylasiques chez les espèces de TH testées alors que ces enzymes sont présents dans les autres régimes alimentaires. L'analyse comparative entre l'aliment initial et les fèces ne montre pas de polysaccharides dégradés (3). Cette absence d'enzymes hydrolytiques n'est pas limitée aux seuls carbohydrates, en effet, Mora *et al.* (28) ont montré la faible présence de tous les enzymes impliqués dans la dégradation de la lignine chez six espèces de TH. Cependant les analyses en spectrométrie de masse du contenu intestinal montrent une importante dégradation de complexes protéine-tannin au niveau du tube digestif postérieur (3). Le faible pourcentage d'espèces mesurées ne nous permet pas d'exclure la presence de telles enzymes chez certaines espèces de TH, mais il semble que pour certaines, la dégradation de la m.o. humifiée passe par une étape d'hydrolyse alcaline au niveau du tube digestif postérieur (6, 16) suivie d'une minéralisation et/ou fermentation d'origine microbienne (15).

3.2.2 Transformation due à la microflore digestive

Les TH possèdent une microflore digestive importante et diverse située au niveau de leur tube digestif postérieur (4, 8, 12). Cette flore est moins dense que dans les autres régimes alimentaires (4, Tableau 1) et étroitement mélangée au contenu intestinal (24, 4). L'action de ces bactéries semble se diriger en priorité sur les membranes pectocellulosiques et les épaississements ligneux (18). La flore digestive se caractérise par rapport à la flore tellurique par une augmentation des bactéries filamenteuses qui représentent jusqu'à 10% du biovolume du tube digestif (4). Cette flore filamenteuse a pour particularité d'être attachée à la paroi du tube digestif postérieur par des épines cuticulaires (4). Les bactéries constituent ainsi un véritable filtre pour la m.o. en transit. Ces bactéries non encore cultivables, possèdent un morphotype proche de celui des actinomycètes (5). Chez certaines espèces, le transit intestinal semble activer considérablement la microflore tellurique, ainsi chez *Cubitermes speciosus* (7), l'activité métabolique est maximum au niveau du tube digestif (200 fois supérieure à celle du sol témoin) et diminue dans les fèces (40 fois supérieur). Le pH basique semble diminuer selon Bignell *et al.* (5) la microflore de passage mais n'altère pas sa composition générale.

Il existe très peu de données sur la composition exacte et le rôle de cette microflore, car ces termites sont difficiles d'accès et difficiles à maintenir dans des conditions de laboratoire. De plus, les bactéries du sol sont dans leur majorité non

cultivables par les techniques classiques de microbiologie (37). Le récent développement des techniques moléculaires devrait permettre de mieux connaître la structure et la biodiversité de ces environnements complexes (37). L'absence d'enzymes polyosidasiques chez les TH et la composition en polyaromatiques de l'humus du sol a entraîné la recherche de bactéries capables de métaboliser les structures aromatiques chez les termites (Tableau 1). Les TH étudiés possèdent effectivement une flore digestive capable de minéraliser ou fermenter partiellement les cycles aromatiques, cependant cette caractéristique n'est pas spécifique de ce régime (10, 15). En anaérobiose, il existe une flore peu nombreuse mais spécifique (Tableau 1) capable de fermenter intégralement ces cycles aromatiques. La difficulté de croissance de ces bactéries ne nous permet pas d'évaluer leurs réelles importances au sein du tube digestif, mais cette flore anaérobie semble très spécialisée (13). Cette spécificité est également partagée par les Archaea méthanogènes, dont la densité et l'activité est une autre caractéristique des TH (8, 9, 12). Ces bactéries permettent de maintenir des conditions très réductrices à l'intérieur du tube digestif, conditions compatibles avec la dégradation des composés réduits (protéines, composés aromatiques) présents dans l'humus. Ainsi le tube digestif, grâce à ses conditions particulières; flux métabolique important, pH alcalin, microspatialisation, conditions anoxiques, pourrait abriter des bactéries peu compétitives à croissance lente et aux profils métaboliques restreints. Cette hypothèse pourrait en partie expliquer la spécificité de la flore digestive et la difficulté d'isolement et de caractérisation de ces bactéries très spécialisées.

Tableau 1 : Numération des bactéries capable d'utiliser les composés monoaromatiques modèles de la lignine chez trois espèces de termite (données issues de Brauman, 1989 ; 1994)

Espèces	Mode alimentaire	B. fermentaires ($X\ 10^8$)	B. utililisant des substrats aro				B. ouvrant les cycles arom.	
			Syr. ($X\ 10^6$)		Ferr. ($X\ 10^6$)		Syr. ($X\ 10^4$)	Benz. $X\ 10^3$
			O_2	$-O_2$	O_2	$-O_2$	$-O_2$	$-O_2$
T. macrothorax	Humivore	1,9	1,1	0,1	20	3,6	3,6	nd
C. speciosus	Humivore	5,6	0,22	0,3	50	0,5	1,3	2,3
M. parvus	Xylophage	10,4	0,29	0	14,6	21	$< 10^1$	nd

Résultats exprimés en nombre de bactéries par ml équivalent de tube digestif
Légendes : T., Thoracotermes; C., Cubitermes; M., Microcerotermes; 0_2, numération effectuée en aérobiose; - 02, numération effectuée en anaérobiose, Syr, syringique; Ferr, ferrulique; Benz, acide benzoique; arom., aromatiques.

3.2.3 Caractéristique de la matière organique après transit intestinal (Tableau 2)

La transformation de la m.o. au cours du transit intestinal chez les termites humivores n'a été étudiée spécifiquement que chez une espèce (*T. Macrothorax*) par Garnier-Sillam *et al.* (20, 18, 22). Les fèces sont sensiblement plus riches en m.o. (17%) et en acide fulvique que l'humus témoin (Tableau 2). *T. Macrothorax* sélectionnerait donc dans l'horizon humifère les particules de sol, riches en m.o. peu polymérisée (22). Cependant cette plus faible polymérisation peut également provenir de l'hydrolyse alcaline des composés humiques lors du transit intestinal. Le taux important d'azote combiné ainsi que la forte diminution du rapport C/N dans les fèces est un signe probable (Tableau 2) de l'importante activité bactérienne qui s'y déroule.

L'analyse des fèces (20) de *T. Macrothorax* indique que les fragments végétaux visiblement biodégradés par les exoenzymes bactériens lors du transit intestinal forment, avec les fractions argileuses, des liaisons organo-minérales complexes et plus stables que dans l'humus ingéré. Le transit intestinal semble donc avoir pour principal effet de former et/ou d'augmenter la stabilité des liaisons organo-minérales de l'humus ingéré.

Garnier-Sillam (22) suggère que ces complexes organo-mineraux séquestrent la m.o. et empêchent ainsi sa minéralisation rapide dans l'environnement.

Tableau 2 : Analyse de la matière organique dans les différentes fractions de la termitosphère chez *T. Macrothorax* (d'après (18))

Fractions analysées	m.o. (%)	C total (%)	AF % du C extrait	AH % du C extrait	AF/AH	N total (%)	N. Hydrol (g/100g)	N Résiduel (g/100g)	Nαaminé (%azote hydrol)	azote combiné (% azote hydrol)
sol témoin	6,2	2,79	62,5	37,5	1,66	0,21	0,16	0,03	52	20
sol perturbé*	9,4	4,67	43,5	56,5	0,76	0,45	0,34	0,11	43	22
Termitière	8,3	4,01	44,3	55,7	0,79	0,38	0,27	0,11	34	23
Fèces	17,2	7,85	65,2	34,8	1,87	1,08	0,85	0,23	44	28

* : sol prélevé dans les 5 premiers cm. du sol dans un rayon de 6 m autour du nid
Légendes : m.o., matière organique, C, carbone, N, azote, AF, acide fulvique; AH, acide humique

3.3 *Transformation de la matière organique au niveau de la termitière*

3.3.1 **Au niveau de la composition physico-chimique**

Contrairement aux termites champignonnistes qui construisent leurs nids avec les matériaux (argile) provenant des horizons plus profonds (39), les termitières des T.H sont construites avec des matériaux provenant majoritairement de l'horizon superficiel (23, 22). On constate un faible enrichissement des termitières épigées en carbone, azote et éléments fins (argile) provenant de l'incorporation au nid des déjections plus riches en m.o. (22). Cependant, cet enrichissement devient réellement significatif lorsque le sol environnant est pauvre en m.o. et particules fines (cas des savanes, [39]). L'augmentation des capacités d'échanges des termitières semble dûe principalement à l'augmentation du taux d'argile alors que l'enrichissement en bases échangeables (Ca, Mg, K, Na) et phosphore provient de l'incorporation des fèces à la termitière (39, 22). Cet enrichissement en cations bi et trivalents dans la termitière influence favorablement la stabilité des complexes argilo-humiques dans la termitière. Le taux d'azote ammoniacal est significativement plus élevé dans le nid (170,2 ppm) que dans le sol témoin (74,9 ppm ; [18]). Cette inhibition apparente de la nitrification au sein du nid, pourrait être due soit à la stérilité apparente de la termitière (22) soit plus probablement aux conditions physico-chimiques peu favorables de la termitière (pH acide, conditions micro-aérophiles). Une des caractéristique principale des termitières des TH est leur taux nettement supérieur (~4 fois) de phosphore assimilable (39, 22) ; selon Wood (39), cette différence provient de la libération, à pH alcalin, du phosphore lors du transit intestinal. Ces caractéristiques physico-chimiques des termitières pourraient avoir un effet très positif sur la fertilité des sols tropicaux notamment pauvres en phosphore et bases échangeables, mais compte tenu de la faible répartition spatiale des termitières humivores, ces changements ont surtout un caractére local (Wood, 1988). Cependant, comme la majorité des espèces de TH vive à même le sol dans des structures diffuses dont les caractéristiques tant physico-chimiques que pédologiques sont ignorées, toutes conclusions sur leurs impacts sur la fertilité des sols restent prématurées.

3.3.2 Au niveau de la composition organique

L'enrichissement du nid en m.o. (Tableaux 2 & 3) est en fait hétérogène selon les compartiments du nid (Tableau 3) ; les constructions plus récentes (constructions fraîches et muraille interne) sont plus riches en m.o. que les parties plus anciennes du nid

(paroi externe). De même, l'azote labile (azote d'origine protéique et microbienne) diminue significativement dans la termitière (18). En revanche, plus les déjections sont âgées, plus la quantité d'acide humique et d'azote résiduel, réfractaire à la biodégradation, sont importantes (Tableau 2). Garnier-Sillam et Harry (22) démontre une augmentation importante de la stabilité structurale des murailles des nids par rapport au sol témoin due à l'enrichissement du taux de m.o. de la termitière. L'activité biologique des termites, via l'incorporation au nid et au sol proche de micro-agrégats organo-minéraux, stabilise les composés humiques récemment formés et contribue ainsi au processus d'humification dans les sols qu'ils colonisent. L'activité termitique participe ainsi à la préservation de la m.o. dans les environnements tropicaux caractérisés par un processus rapide de minéralisation.

3.3.3 Au niveau de la biomasse et de l'activité microbienne (Tableau 3)

L'analyse ultrastructurale du nid de *T. Macrothorax* indique une disparition de la flore bactérienne (18). Nos résultats ([35] ; Tableau 3), bien qu'effectuées sur une espèce voisine (*C. fungifaber*) contredisent cette affirmation. Au contraire d'être inhibé, la flore du nid semble stimulée par l'incorporation d'une m.o. fraîche (Tableau 3). La biomasse microbienne est significativement plus importante dans les parois internes du nid que dans les autres compartiments mesurés mais son activité minéralisatrice (0_2 incorporé) reste proportionnellement faible. Ce point pourrait expliquer l'apparente contradiction qui existe entre le ralentissement du processus de minéralisation mesuré (22) au niveau des termitières et l'augmentation significative à l'intérieur de celle ci de la biomasse et de l'activité bactérienne (Tableau 3). Le faible taux de minéralisation serait dû à l'instauration au sein du nid de conditions semi-fermentaires permettant la dégradation par des bactéries anaérobies facultatives d'une m.o. hydrolysée et partiellement dégradée par le transit intestinal. Les conditions micro-aérophiles de la termitière dues à la concentration importante de $C0_2$ (39) et la richesse des fèces en bactéries anaérobies facultatives (Tableau 1) et composés réduits permettraient le maintien de ces conditions et activités fermentaires. La population microbienne de la termitière serait dans ce cas métaboliquement et structurellement différente de celle du sol environnant. Par la réingestion constante par les TH des parois internes riches en produits intermédiaires issues de la fermentation, la termitière fonctionnerait comme un rumen externe. Des études complémentaires sont en cours pour valider ces différentes hypothèses.

Tableau 3 : Caractérisation de la biomasse et de l'activité microbienne dans les différents compartiments de la termitosphère de *C. fungifaber (Moy± Ecart type) n = 3*

Fractions de la termitosphère	Biomasse µ * (% du C total)	ARN bact. ** (ng/mg)	Humidité relative (%)	O_2 incorporé (µl/g/h)	CO_2 émis (µl/g/h)
Fécès	nd	177,7 (9,7)	nd	nd	nd
Construction fraiches	nd	94,1 (14,2)	20,00	14,95 (1,97)	20,97 (2,46)
Muraille interne	16***	20,3 (3,0)	14,70	9,12 (1,61)	13,98 (0,55)
Paroi externe	0,4	6,2 (1,5)	11,16	7,55 (0,14)	10,51 (1,61)
Sol sous nid	2,2	3,4 (0,5)	20,90	18,48 (2,79)	20,77 (1,46)
Sol Témoin 0-5 cm	0,3	1,3 (0,0)	18,00	12,18 (2,84)	11,84 (1,40)
Sol témoin 5-10 cm	n. det	n. det	20,00	4,21 (0,58)	5,14 (0,54)

* La biomasse microbienne est mesurée selon la technique de fumigation extraction (Amato et Ladd, 1988)
** Mesurée avec une sonde oligonucléotidique Bacteria ciblant l'ARNr 16S ribosomal (Braumann *et al.*, 1997)
*** : mesure effectuée sur un seul échantillon
Légendes : nd, non determiné; n.det, non détécté.

4. Conclusion

Le faible nombre de travaux effectués sur les TH et leur biodiversité et endémicité importante ne nous permet pas de conclure sur leur impact sur les sols qu'ils colonisent. Cependant, les travaux effectués démontrent une adaptation remarquable à la dégradation d'une ressource difficilement biodégradable, les composés humiques du sol. Ceci semble possible grâce (i) à une spécialisation trophique, les espèces se situant le long d'un gradient d'humification de la m.o. (ii) à une adaptation du tube digestif qui permet un transit long et séquentiel dans lequel la m.o. subit, après une hydrolyse alcaline puissante, une dégradation par des bactéries spécialisées dans différents micro-compartiments. En favorisant la formation de complexes argilo-humiques stables au cours du transit intestinal et en incorporant ceux ci au sol, directement via les galeries ou indirectement via la termitière, les TH participent et favorisent le processus d'humification des sols.

Ainsi contrairement aux autres régimes qui minéralisent presque intégralement la m.o. qu'ils ingèrent, les termites humivores influencent positivement la dynamique de la m.o. des sols qu'ils colonisent.

Bibliographie

1. Amato M., et J. M. Ladd.1988. Assay for microbiol biomass based on ninhydrin reactive nitrogen in extracts of fumigated soils. *Soil Biol. Biochem.* Vol 1, 20 : 107-114.

2. Anderson J. M., et T. G. Wood. 1984. Mound composition and soil modification by two soil-feeding termites (Termitinae, Termitidae) in a riparian Nigerian forest. *Pedobiologia.* 26 : 77-82.

3. Bignell D. E. 1994. Soil-feeding and Gut Morphology in Higher Termites. *Nourishment and Evolution in Insect Societies.* (ed. J. H. Hunt, et C. A. Napepa), Westview Press, Oxford & IBH Publishing Co. Pvt. Lvd. p. 131-158.

4. Bignell D. E., H. Oskarsson, et J. M. Anderson. 1980. Distribution and abundance of bacteria in the gut of a soil-feeding termite *procubitermes aburensis* (Termitidae, Termitinae). *J. Gen. Microbiol.* 117 : 393-403.

5. Bignell D. E., J. M. Anderson et R. Crosse. 1991. Isolation of facultatively aerobic actinomycetes from the gut, parent soil and mound materiels of the termites *Procubitermes aburiensis* and *Cubitermes severus*. *FEMS Microbiology Ecology.* 85 : 151-160.

6. Bignell D. E., et P. Eggleton. 1995. On the elevated intestinal pH of higher termites (Isoptera : Termitidae). *lns. Soc.* 42 : 57-69.

7. Bignell D. E., P. Eggleton, L. Nunes, et K. L. Thomas. 1997. Termites as mediators of carbon fluxes in tropical forest. *Forest and Insects,* (ed. A. Watt, N. E. Stork et M. D. Hunter). Chapman and Hall, London.

8. Brauman A., 1989. Etude du métabolisme bacterien de termites superieurs à régimes alimentaires différenciés. Mise en évidence d'une nouvelle voie de dégragation du benzoate et du 3-hydroxybenzoate. Thèse de Doctorat, Faculté Aix-Marseille I, p. 191.

9. Brauman A., M. Labat, et J. L. Garcia. 1990. Preliminary studies on the gut microbiota of soil feeding termite : *Cubitermes speciosus. Microbiol. in poeciloterms* (éd. R. Lésel). Elsevier Science Publishers, B. V., p. 73-77.

10. Brauman A., M. D. Kane, M. Labat, et J. A. Breznak. 1992. Genesis of acetate and methane by gut bacteria of nutrionally diverse termets. *Sciences.* 257 : 1384-1387.

11. Brauman A., et E. Miambi. 1994. Could monoaromatic cumpounds be source of energy for symbiotic gut microflora of higher termite with different feeding guild ? 12ème Congrès de l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux. Paris, Sorbonne, 12-13 Dec. p. 385.

12. Brauman A., J. Boulaud, L. Jocteur Monrozier, et J. Doré. 1996. Influance des termites humivores superieurs et leurs microflores digerstives associées sur le compartiment organique et la microflore des termitières et du sol environnant. *Biodiversité et fonctionnement des sols.* Congrès de la section d'écologie microbienne (SFM), 20-21 Mars. p. 14.

13. Brauman A., J. Doré, P. Eggleton, D. Bignell, et M. D. Kane. 1997. Analyse phylogénétique des communautés microbiennes du tube digestif de termites à régimes alimentaires différentiés. *Microorganismes anaerobies,* (ed. J. L. Tholozan), acte du Collogue SFM, p. : 345-355.

14. Brauman A., J. A. Müller, J. L. Garcia, A. Brune, et B. Schink. 1998. Fermentative degradation of 3-hydroxybenzoate in pure culture by a newly isolated, strictly anaerobic bacterium. *Int. J. of Syst. Bact. sous press.*

15. Breznak J. A., et A. Brune. 1994. Role of microorganisms in the digestion of lignocellulose by termites. *Annu. Rev. Entomol.* 39 : 453-487.

16. Brune A., D. Emerson, et J. A. Breznak. 1995. The termite gut microflora as an oxygen sink : microelectrode determination of oxygen and pH gradients in guts of lower and higher termites. *Appl. Environ. Microbiol*. 61 : 2681-2687.

17. Brune A., et M. Kfihl. 1996. pH profiles of the extremely alkaline hindguts of soil-feeding termites (Isoptera : Termitidae) determined with microelectrodes. *J. Insect Physiol.* 42 : 1121-1127.

18. Eggleton P., D. E. Bignell, W. A. Sands, B. Waite, T. G. Wood, et J. H. Lawton. 1995. The species richness of termites (Isoptera) under differing levels of forest disturbance in the Mbalmayo Forest Reserve, Southern Cameroon. *J. Trop. Ecol.* 11 : 85-98.

19. Garnier-Sillam E. 1987. Biologie et rôle des termites dans les processus d'humification des sols forestiers tropicaux du Congo. Thesis, University of Paris XII. p. 187.

20. Garnier-Sillam E. 1991. Comparative physico-chemical of soil feeding *Thoracotermes macrothorax* and fungus-growing *Macrotermes mülleri* termite mounds. Environ. *Biogeochem*. 48 : 7-13.

21. Garnier-Sillam E., G. Villemin, F. Toutain, et J. Renoux. 1985. Formation de micro-agrégats organo-minéraux dans les fèces de termites. *C. R. Acad. Sci*. 301, série III : 213-218.

22. Garnier-sillam E., et D. Tessier. 1991. Rôle des termites sur le spectre poral des sol forestiers tropicaux ; cas de *Thoracotermes macrothorax* (Sjöstedt) et de *Macrotermes mûlleri* (Sjöstedt). *Ins. soc*. 38 : 397-412.

23. Garnier-Sillam E., et M. Harry. 1995. Distribution of humic compunds in mounds of soil-feeding termite species of tropical rainforests : its influence on structure stability. *Ins. Soc.* 42 : 167-185.

24. Grassé P. P. 1984. Fondation des colonies ; Constructions. *Termitologia*. Tome 2 : Ed. Masson, Paris, p. 624.

25. Grassé P. P., et Ch. Noirot. 1958. Construction et architecture chez les termitières geantes champignonistes (Macrotermitinae). *Proc. 10 th Int. Congress Entom. 2 : 515-520.*

26. Lee K., et T. J. Wood. 1971. *Termites and soils*. N.Y. Academic Press.

27. Lobry de Bruyn L. A., et A. J. Conacher. 1990. The Role of Termites and Ants in Soil Modification : A Review *Soil biology and Biochimistry* 28 : 55-93.

28. Matsumoto T., et T. Abe. 1979. The role of termites in an equatorial rain forest ecosystems of west Malaysia. II. Leaf litter consumption of the forest floor. *Oecologia* 38 : 261-274.

29. Mora P., C. Lattaud, et C. Rauland. 1997. Screening of different termite species characterized by different feeding guilds for enzymes involved in lignin degradation : role of symbiotic microflora. *J. insect. physiol. soumis.*

30. Noirot C. 1992. From wood-feeding to humus-feeding : an important trend in termite evolution. *Biology and Evolution of Social Insects* (ed. by J. Billen), Leuven University Press, Leuven, Belgium. p. 107-119.

31. Okwakol M. J. N. 1980. Estimation of soil and organic matter consumption by termites of the genus Cubitermes. *Afr. J. Ecol*. : 18 : 127-131.

32. Rouland C. 1986. Contribution à l'étude des osidases digestives de plusieurs espèces de Termites africains. Thèse Doctorat Etat, Paris XII, p. 210.

33. Rouland C., C. Chararas, et J. Renoux. 1986a. Contribution à l'étude des osidases digestives de plusieurs espèces de Termites africains intervenant dans la dégradation de la matière organique. *Revue du Mayombé, Bull. Scient. de l'INRA*, vol. : 22, p. 113-121.

34. Rouland C., C. Chararas, et J. Renoux. 1986b. Etude comparée des osidases de trois espèces de termites africaine à régime alimentaire différent. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 302, Série III, n°9. p. 341-345.

35. Rouland C., A. Brauman, M. Labat, M. Lepage, et J. C. Menaut. 1993. The production of methane by termites in tropical area in chemosphère on the atmospheric methane Cycle : Sources, Sinks, Distribution and Role in Global Change. *Chemosphere*, 26 : 617-622.

36. Sleaford F., D. E. Bignell, et P. Eggleton. 1996. A pilot analysis of gut contents in termites from the Mbalmayo forest Reserve, Cameroun. *Ecological. Entomology*. 21 : 279-288.

37. Tayasu I., A. T. Eggleton, et D. E. Bignell. 1997. Nitrogen and carbon isotope ratios in termites : an indicator of trophic habit along the gradient from wood-feeding to soil feeding. *Ecol. Entomol.* 22 : 343-351.

38. Torsvik V., J. Goksoyr, et F. L. Daae. 1990. High Diversity in DNA of soil bacteria. *Appl. and Environ. Microbiol.* 56 : 782- 787.

39. Wood T. G. 1976. The role of termites in decomposition processes. *the role of Terrestrial and aquatic organisms in decomposition process*. 17th Symp. British Ecol. Soc., (éds. J.M. Anderson, et A. Macfadyen), Oxford. 17 : 145-168.

40. Wood T. G. 1988. Termites in the soil environment. *Biology and Fertility of soils.* 6 : 228-236.

41. Wood T. G., et W. A. Sands. 1978. The role of Termites in ecosystems. *Production ecology of Ants and Termites*., (ed. M.V. Brian), Cambridge, *University Press*. p. 68-73.

42. Wood T. G., R. A. Johnson, et J. M. Anderson. 1983. Modification of soil in Nigerian savanna by soil-feeding *Cubitermes* (Isoptera : Termitidae). *Soil. Bio. Biochem*. 15 : 575-579

43. Yapi A. 1991. Biologie, Ecologie et metabolisme digestif de quelques espèces de termites humivores de savane. Thèse de Doctorat Univ., Faculté des Sciences et Techniques de l'Université d'Abidjan, p. 94

.

Mots clefs : Termitière, termite humivore, matière organique, humification, microflore symbiotique
Key Words : nest, Soil feeding termite, organic matter, humification process, symbiotic microflora