Contribution des termites à la micro-agrégation des sols tropicaux

Vincent ESCHENBRENNER

ORSTOM, UR 605, Station de Science du Sol, INRA, 78000 Versailles

RÉSUMÉ

De nombreuses espèces de termites fabriquent des micro-agrégats minéraux, organiques ou organo-minéraux, ovoïdes à sphériques, de taille comprise entre 50 et 1000 μ m : les « boulettes termitiques ».

L'analyse (microscope polarisant, M E B, microsonde, rayons X) de telles boulettes termitiques, provenant du milieu naturel (Congo, Côte d'Ivoire) et d'élevages en laboratoire, précise leur micro-structure et leur composition géochimique et minéralogique.

Les données concernant les boulettes termitiques minérales sont très semblables à celles des micro-agrégats décrits dans certains sols ferrallitiques. La micro-agrégation, qui caractérise ces sols, pourrait donc résulter d'une « bio-agrégation », *essentiellement due à l'activité des termites.*

MOTS-CLÉS : Termites — Sols — Micromorphologie — Micro-agrégats.

ABSTRACT

EFFECTS OF TERMITES ON MICRO-AGGREGATION OF TROPICAL SOILS

A number of termite species construct micro-aggregates called « termite pellets » ; they are usually organic or mineral, or both, and are characteristically ovoid to spherical in shape and 50-1000 μm in size.

Analyses (petrographic microscope, S.E.M., microprobe, X.R.D.) of termite pellets samples collected from Ivory Coast and the Congo, as well as those from termites grown in the lab, allow us to determine their micro-fabric (elementary and secondary structures) and their geochemical and mineralogical composition.

The data on mineral termite pellets are very similar to those of micro-peds found in ferrallitic soils. The agglutinic micro-fabric of these tropical soils could thus result from termite activity (bio-aggregation).

KEY WORDS : Termites — Soils — Micromorphology — Micro-aggregates.

INTRODUCTION

Les termites constituent une composante majeure de la faune des sols tropicaux (LEE et WOOD, 1971 b). L'action de ces insectes sur les sols a suscité de nombreux travaux dans des domaines variés : cycle de la matière organique, remontée de matériaux, modifications chimiques, physiques, minéralogiques et biologiques. Les principaux résultats ont été résumés par LEE et WOOD (1971 a) et par BACHELIER (1978).

Nous envisagerons ici la contribution des termites à la micro-agrégation. Après avoir rappelé les connaissances concernant leur comportement constructeur (1), nous caractériserons certaines micro-organisations, qui résultent directement de leur activité (2) ; nous présenterons ensuite les micro-organisations considérées comme spécifiques des sols tropicaux à caractères oxiques (3) ; enfin, nous discuterons l'hypothèse de l'origine « termitique » de ces micro-organisations « oxiques » (4).

1. COMPORTEMENT CONSTRUCTEUR DES TERMITES ET ARCHITECTURE DES TERMITIÈRES

1.1. Comportement constructeur

Les études du comportement constructeur de nombreuses espèces de termites (GRASSE, 1937, 1939, 1984 ; EMERSON, 1938 ; HESSE, 1955 ; NYE, 1955 ; GRASSE et NOIROT, 1956, 1957 : BOYER, 1956, 1973, 1975a, 1975b ; HARRIS, 1956 ; STOOPS, 1964 ; NOIROT, 1970 ; LEE et WOOD, 1971a ; MACHADO, 1983 ; WIELEMAKER, 1984) montrent que, malgré la diversité des matériaux utilisés pour leurs édifices (sol, excréments, débris végétaux), l'unité élémentaire de construction consiste en éléments ovoïdes ou cylindriques, de 0,2 à 2 mm de diamètre, appelés « granules », « boulettes », « boudins » ou « pellets ». Ces éléments, que nous qualifierons de « boulettes termitiques », sont utilisés, selon les espèces et selon la localisation dans l'édifice, avec ou sans adjonction de sables grossiers transportés entre les mandibules et/ou d'excréments. Nous emprunterons à GRASSE (1984 : 163-164) la description de la technique de construction : *« les mandibules arrachent les particules de bois, de terre, d'argile... la matière arrachée se loge, chez tous les termites, dans le cibarium (1) » ;* puis, à propos de *Bellicositermes... « L'argile contenue dans le cibarium sort d'abord sous la forme d'un globule qui s'étire en boudin (2)... L'argile peut être laissée en boudin ou aplatie en pastille, sous la pression que l'hypopharynx (3) exerce sur elle, ou roulée en boule dans le cibarium par la poussée de la pointe arrondie de l'hypopharynx puis déposée, par exemple, telle quelle sur une cloison en construction... Lors de la réparation des brèches, de la fermeture d'une galerie, la pression n'écrase par les boulettes qui ne fusionnent pas (ou très partiellement), mais lorsqu'il s'agit de construire un pilier, une lame de l'habitacle, la pression est beaucoup plus forte : les boulettes se confondent plus ou moins. Après avoir déposé et collé sa boulette, l'ouvrier fait saillir son hypopharynx et s'en sert en tant que lissoir ».*

1.2. Architecture

L'architecture des termitières a fait l'objet de très nombreux travaux. Une synthèse récente (GRASSE, 1984) présente l'ensemble des résultats obtenus à partir d'observations macro et mésoscopiques. En revanche, peu d'auteurs ont appliqué les techniques et méthodes de la micromorphologie des sols (KUBIENA, 1938 ; BREWER, 1964) aux édifices construits par les termites.

Hormis le travail pionnier de GENNART *et al.* (1961), qui expose des observations microscopiques sur une « petite termitière champignon » du Zaïre, il revient à STOOPS (1964) d'avoir, le premier, identifié, décrit et illustré, à partir de l'étude de termitières de *Macrotermes natalensis* et de *Cubitermes sp.*, plusieurs types de structures spécifiques de l'activité de ces insectes : structure granulaire (« pellet-structure »), en calottes empilées (« bow-structure ») (4) et structure lamellaire (« lamellar structure »).

Plus tard, LEE et WOOD (1971a), ainsi que SLEEMAN et BREWER (1972) présentent une étude micromorphologique systématique des constructions de quartorze espèces australiennes. Ces auteurs mettent en évidence, outre les structures décrites par STOOPS (1964), des assemblages lenticulaires (« lenticular fabric »), crénelés (« crenulate fabric »), ainsi que des lamelles et des nodules organiques (« organic laminae and nodules ») ; ces résultats leur permettent de préciser le comportement constructeur des différentes espèces et de proposer une classification des assemblages résultant de l'activité des termites. ARSHAD (1981), dans un article comparant les propriétés physico-chimiques de sols et de termitières du Kenya *(Macrotermes subhyalinus, M. michaelseni)*, présente quelques observations microphologiques de l'habitacle de ces espèces. Plus récemment, MERMUT *et al.* (1984) étudient la microstructure des termitières de trois espèces de *Macrotermes* du Kenya. Ils y retrouvent les granules, les assemblages lenticulaires et lamellaires, ainsi que les lamelles organiques antérieurement décrits ; ils décrivent de plus un type d'assemblage plasmique maillé (« mesh fabric ») (5), ainsi qu'un nouveau type d'organisation du fond matriciel qu'ils nomment « cross-hatched » (6).

L'ensemble des données bibliographiques établit donc que, pour de nombreuses espèces, les boulettes termitiques constituent l'une des unités élémentaires de construction. De ce fait, il nous a semblé nécessaire d'étudier de façon détaillée la nature, mais également le mode d'assemblage de ces micro-agrégats (7) d'origine biologique.

(1) Compartiment supérieur de la cavité buccale
(2) Pl. I, c.
(3) Organe mobile et érectile de la cavité buccale.
(4) Semblable aux striotubules de BREWER (1964).
(5) Voisin de l'assemblage plasmique lattisépique de BREWER (1964).
(6) Réseau de séparation plasmiques et d'alignements de grains de squelette.
(7) Agrégats dont la taille est inférieure à quelques centaines de microns (Glossary of soil micromorphology, 1979).

2. CARACTÉRISATION DES BOULETTES TERMITIQUES ET DE LEURS MODES D'ASSEMBLAGE

2.1. Matériel et méthodes

LES BOULETTES ÉTUDIÉES PROVIENNENT :

— de termitières du Congo *(Crenetermes sp., Cubitermes sp., Nasutitermes sp., Thoracotermes macrothorax, Sphaerotermes sphaerothorax)*, ainsi que d'élevages en laboratoire (1) de ces mêmes espèces (sauf *Sphaerotermes*),

— et de pédotubules d'un sol ferrallitique du N-W de la Côte d'Ivoire (espèce non déterminée).

MÉTHODES UTILISÉES

— sur échantillons non perturbés : microscope stéréoscopique, microscope polarisant, microscope électronique à balayage (Jeol JSM 35), microsonde (EDS Tracor Northern TN 1710),

— sur boulettes prélevées sous microscope stéréoscopique : diffraction des rayons X, dosage du carbone et de l'azote par chromatographie en phase gazeuse.

2.2. Boulettes des termitières

Les boulettes termitiques sont présentes dans toutes les termitières étudiées, à l'exception de celle de *Nasutitermes* (structure en lamelles organiques). Ces boulettes ne constituent qu'une phase mineure dans les constructions de *Crenetermes, Cubitermes* et *Thoracotermes*, où les structures dominantes sont de type lenticulaire, lamellaire, « cross-hatched » et massif. A l'inverse, les boulettes représentent une phase importante de la termitière de *Sphaerotermes* ; c'est donc à celle-ci que nous allons nous intéresser.

La structure du nid polycalique de *Sphaerotermes*, espèce hypogée, a été décrite par GRASSE et NOIROT (1948). La calie que nous avons étudiée, de forme ovoïde (40 × 30 × 30 cm), se compose d'une muraille externe, d'une cavité interne et d'un « battant de cloche » (GRASSE et NOIROT, 1948) qui s'insère perpendiculairement à la surface interne de la muraille (fig.1).

La muraille, épaisse de 2 à 4 cm, jaune (10YR7/6) (2), de texture argileuse, est parcourue par un réseau dense de galeries sinueuses, anastomosées (diamètre 1 à 2 mm), qui s'élargissent localement en formant des chambres aplaties (hauteur : 1,5 à 2 mm longueur : 1 à 2 cm) ; la face externe, lisse, régulière, présente de nombreux orifices circulaires, qui correspondent au débouché des galeries ; la face interne, où s'ouvrent les chambres, est ondulée, irrégulière, mais grossièrement parallèle à la face externe ; quelques racines (diamètre : 1 à 8 mm) traversent cette muraille. L'observation de la section met en évidence la juxtaposition de zones denses, compactes, jaunes, et de zones plus aérées, à aspect granuleux, constituées de boulettes jaunes, subémoussées à ovoïdes (diamètre : 100 à 600 μm dominance : 200-400 μm) et plus ou moins soudées (Pl. 1,D).

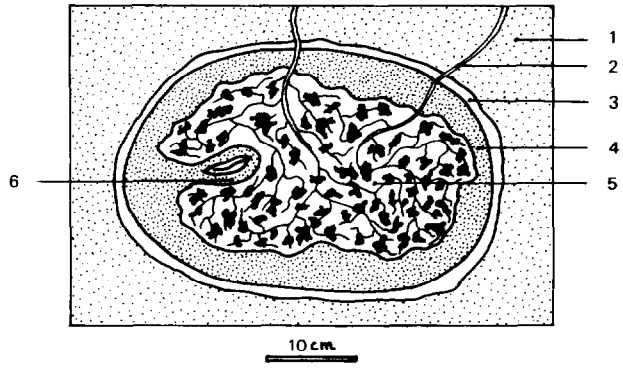


FIG. 1 — Coupe schématique d'une calie de *Sphaerotermes sphaerothorax* (d'après GRASSE et NOIROT, 1948 ; modifiée). *Cross section of the nest of* Sphaerotermes sphaerothorax

1 : sol ; 2 : racine ; 3 : cavité périphérique (« paraécie ») ; 4 : muraille (« fausse muraille ») ; 5 : cavité centrale, chevelu racinaire dense et agrégats organiques (« meules ») ; 6 : « battant de cloche ». *1 : soil ; 2 : root ; 3 : outer cavity (« paraécie ») ; 4 : wall ; 5 : inner cavity, fine roots and organic aggregates (« combs ») ; 6 : « battant de cloche »*

La cavité interne, ovoïde, contient de nombreux agrégats irréguliers et tubéreux (longueur : 2 à 16 mm) fixés sur un chevelu racinaire extrêmement dense ; suivant leur couleur, brune ou noire, on distingue deux types d'agrégats.

— Les agrégats bruns (5YR4/3 à 7,5YR4/4) occupent la partie supérieure de la cavité ; ils sont constitués de boulettes brun clair (diamètre : 150 à 450 μm), subsphériques, souvent peu distinctes, faiblement cohérentes et d'aspect poudreux (Pl. 1,F).

— Les agrégats noirs (10YR2/1), qui occupent la partie inférieure de la cavité, sont formés par la juxtaposition de boulettes noires, mates, ovoïdes, bien calibrées (diamètre : 250 à 450 μm) et cohérentes (Pl. 1,E).

Ces deux types d'agrégats comportent parfois une

(1) Echantillons fournis par RENOUX et GARNIER-SILLAM, Laboratoire de Zoologie, Université de Paris XII, dans le cadre de la R.C.P. « Biodynamique des sols tropicaux ».

(2) Couleur à l'état sec, code Munsell.

faible proportion de boulettes jaunes, semblables à celles de la muraille (Pl. 1,G). Il existe en outre, des agrégats complexes constitués d'un nucleus de boulettes brun clair recouvert par une couche discontinue de boulettes noires.

Le « battant de cloche », de forme ovoïde (4 × 3 × 3 cm), comporte une muraille (épaisseur : 8 à 20 mm), qui présente les mêmes caractéristiques que la muraille externe ; en particulier, les boulettes jaunes y sont abondantes ; cette muraille entoure une cavité (2,5 × 2 × 2 cm) cloisonnée horizontalement par un disque irrégulier, légèrement ondulé, mince (épaisseur : 1 à 1,5 mm), brun foncé à noir ; ce disque, percé de trous circulaires (diamètres : 1 à 1,5 mm) est recouvert de nombreuses galettes brun noirâtre (diamètre : 100 à 300 µm ; épaisseur 20 à 30 µm), de quelques boulettes noires et de rares boulettes jaunes.

Les résultats des analyses minéralogiques et géochimiques (tabl.I) montrent que les boulettes brunes et les boulettes noires sont de nature essentiellement organique (1), alors que les boulettes jaunes sont minérales (2) (C < 2 %). En outre, les boulettes jaunes et les zones compactes des murailles, dans lesquelles elles sont incluses, ont des compositions très voisines.

TABLEAU I
Sphaerotermes sphaerothorax — Données minéralogiques et géochimiques
Sphaerotermes sphaerothorax — *Mineralogical and geochemical data*

		R X échantillon total	fraction < 2 µm	C %	N %	C/N	Microsonde Microprobe
Muraille externe	zones compactes	kaolinite quartz illite muscovite	kaolinite > illite traces goethite	1,65	1,59	10,4	Si > Al abondants ;Fe; traces K ; Ti > Ca
Outer wall	boulettes jaunes	id	id	1,60	1,54	10,4	id
Muraille du "battant de cloche"	zones compactes	id	id	2,16	1,69	12,8	id
	boulettes jaunes	id	id	1,98	1,72	11,5	id
Cavité interne	boulettes noires	traces quartz, kaolinite, micas	kaolinite illite traces	34,00	20,53	16,6	Si≈Al peu abondants, traces Fe>Ca, Mn, K, Ti
Inner cavity	boulettes brunes	traces de quartz	kaolinite illite	42,30	20,36	20,8	Traces Si,Al > K, Ca, Ti,Mn

Les données micromorphologiques concernant l'organisation interne des boulettes (assemblage élémentaire) sont présentées dans le tableau II. Quant à leur mode d'assemblage (assemblage secondaire), quatre types peuvent être distingués, qui correspondent à une compaction croissante (fig.2).

Type a — Les boulettes sont simplement juxtaposées et ne présentent que peu de points de contact entre elles ; en lame mince, elles apparaissent isolées.
Type b — Les boulettes sont plus fortement soudées, partiellement coalescentes, et constituent une phase continue ; cet assemblage délimite de nombreuses cavités mamelonnées, fortement interconnectées.
Type c — La coalescence est beaucoup plus prono-

(1) Ces boulettes organiques correspondent aux meules à champignons des autres Macrotermitinae ; elles hébergent, non pas des champignons, mais une importante microflore bactérienne (GARNIER-SILLAM, *comm. orale*).
(2) Boulettes de construction.

cée ; les boulettes élémentaires s'estompent totalement ; seule la présence de cavités mamelonnées rappelle leur existence antérieure.

Type d — La coalescence est complète et il ne subsiste plus de cavités. Signalons que la coalescense des boulettes n'entraîne pas de modifications sensibles de leurs orientations plasmiques.

Le mode d'assemblage des boulettes noires est exclusivement de type a (Pl. 1,E) ; les boulettes brunes, peu cohérentes, passent sans transition du type a au type d. Quant aux boulettes argileuses jaunes, tous les types d'assemblage ont été observés, ainsi que leurs transitions.

TABLEAU II

Sphaerotermes sphaerothorax — Assemblage élémentaire des différents types de boulettes

Sphaerotermes sphaerothorax — *Micro-fabric data (elementary structure) of the yellow, black and brown pellets*

	Fond Matriciel (S - MATRIX)				Traits pédologiques inclus (Included pedological features)
	Squelette SQ	Plasma P	P/SQ Related distribution	Pores (Voids)	
yellow mineral pellets boulettes minérales jaunes Ø : 100 - 600 µm	. quartz abondant ; 10-200 µm; anguleux ; au hasard ; sans relation . tourmaline rare ; 20-60 µm	. jaune, asépique-insépique dominant ; localement squelsépique	porphyro-squelique proportions variables avec P > 2 SQ	non visibles	.nodules Fe;ondulí-ques;Ø < 50µ;limites nettes à diffuses ; rares .néostrianes périphériques ; discontinus ; rares
black organic pellets boulettes organiques noires Ø : 250-450 µm	. fibres de cellulose; <20 µm ;au hasard; sans relations ; abondantes . quartz ; < 40 µm très rare	. brun rougeâtre sombre ; poussiéreux ; isotique ; organo-minéral	porphyro-squelique P ≈ SQ	non visibles	. absents
brown organic pellets boulettes organiques brunes Ø : 150 - 450 µm	. fibres de cellulose; 20 à 100 µm très abondantes ; enchevêtrées . pas de minéraux	. absent	. fibreux . SQ	. d'entassement simple ; 10-20 µm abondants	. absents

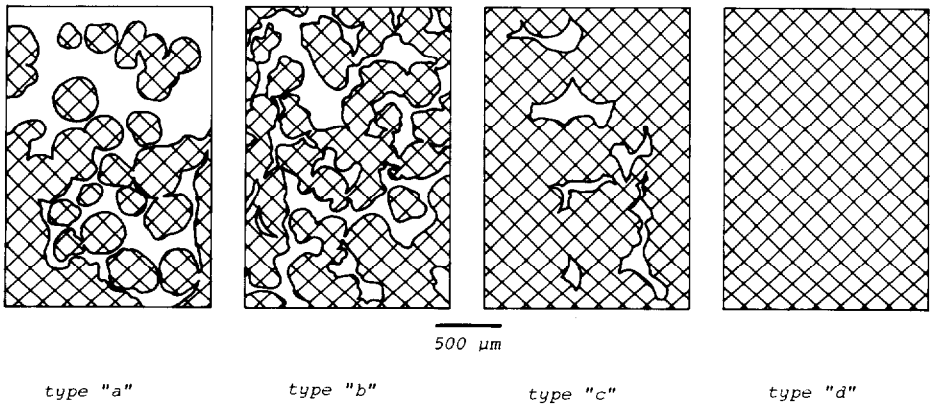


FIG. 2 — Types d'assemblage secondaire des boulettes termitiques minérales (muraille de la termitière de *Sphaerotermes*)
Secondary structures of mineral termite pellets (wall of Sphaerotermes nest)

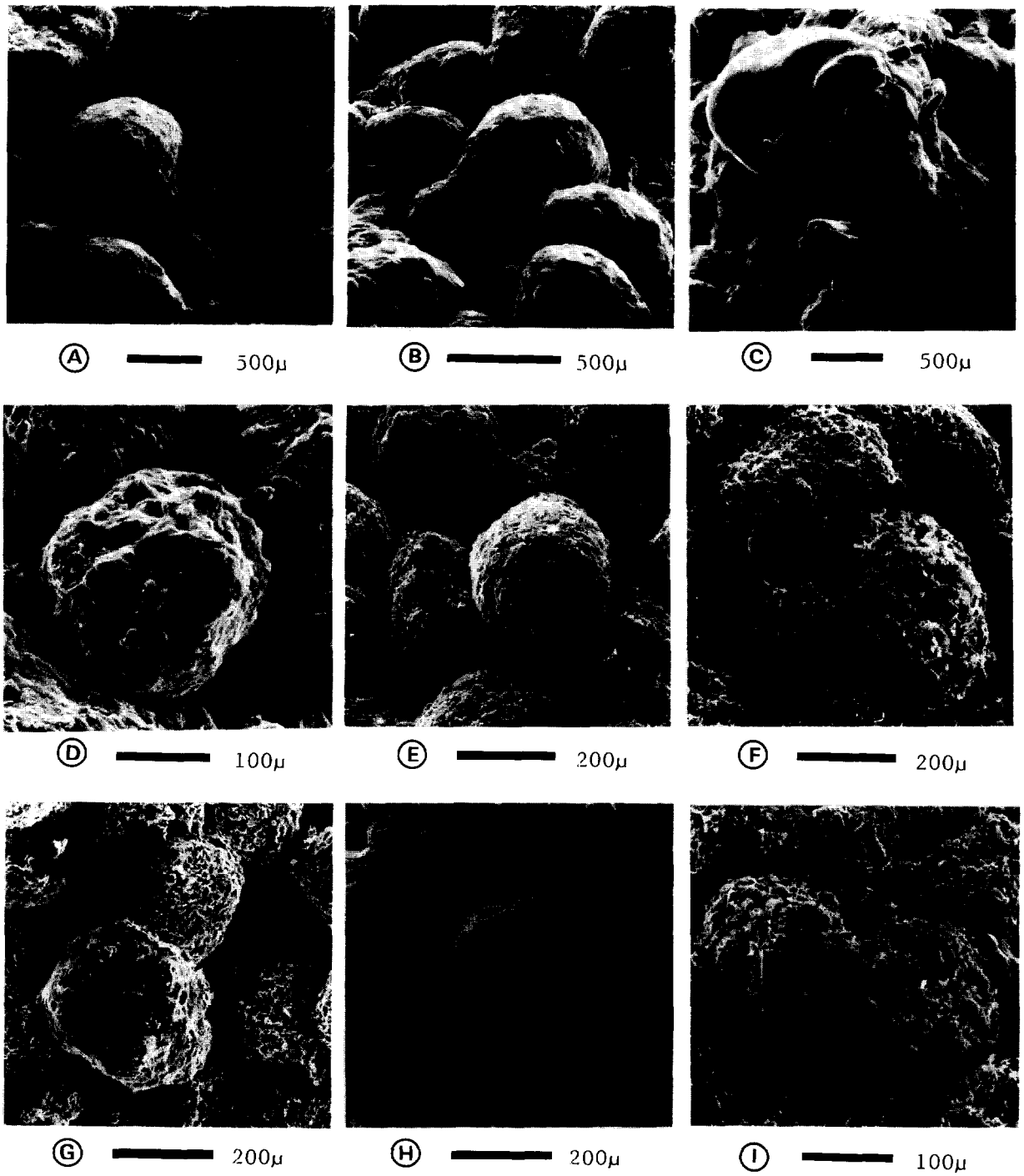
Type « a » : Boulettes termitiques juxtaposées, localement soudées, pores d'entassement complexe très abondants. *Free and welded termite pellets ; very abundant compound packing voids.*

Type « b » : Boulettes termitiques soudées, partiellement coalescentes ; nombreuses cavités mamelonnées, fortement interconnectées. *Strongly welded termite pellets ; abundant strongly interconnected mammillated metavughs.*

Type « c » : Les boulettes élémentaires s'estompent ; la présence de quelques cavités mamelonnées rappelle leur existence antérieure. *Elementary termite pellets disappear ; some mammilated metavughs.*

Type « d » : La coalescence est complète ; il ne subsiste plus de cavités. *Non-vughy dense groundmass.*

PLANCHE I



A. *Thoracotermes :* réparation, en élevage, de la paroi d'une loge (boulettes organo-minérales) ; *reconstruction, in the lab, of a cell wall (organo-mineral pellets).*
B. *Thoracotermes :* face externe d'une galerie couverte construite en élevage (boulettes organo-minérales) ; *external part of a covered runway built in the lab ; (organo-mineral pellets)*
C. *Thoracotermes :* ouvrier régurgitant une boulette organo-minérale (élevage) ; *a worker regurgitating an organo-mineral pellet.*
D. *Sphaerotermes :* boulette minérale de la muraille ; *mineral pellet from the wall.*
E. *Sphaerotermes :* boulettes organiques noires des agrégats de la cavité interne ; *black organic pellets from the aggregates of the inner cavity.*
F. *Sphaerotermes :* boulettes organiques brunes des agrégats de la cavité interne ; *brown organic pellets from the aggregates of the inner cavity.*
G. *Sphaerotermes :* boulette minérale (m) sur un agrégat de boulettes organiques brunes ; *mineral pellet (m) on an aggregate of brown organic pellets.*
H. *Crenetermes :* réparation, en élevage, de la paroi d'une loge (boulettes organo-minérales) ; *reconstruction, in the lab, of a cell wall (organo-mineral pellets).*
I. *Nasutitermes :* Obturation, en élevage, d'une loge (boulettes organiques) ; *obturation, in the lab, of a cell wall (organic pellets).*

2.3. Boulettes des constructions réalisées en élevage

Ces constructions consistent en réparations de brêches des termitières (muraille externe et cloisons de loges), ainsi qu'en galeries couvertes, édifiées sur les parois des bacs d'élevage.

Nasutitermes, espèce lignivore, ne fabrique que très rarement des boulettes ; celles-ci on un diamètre de 50 à 300 µm et sont consituées de fragments végétaux finement dilacérés (Pl.1,I) ; les réparations et galeries sont formées d'un matériau essentiellement organique, noirâtre, (vraisemblabement d'origine fécale), où sont enchâssés des grains de quartz et des fragments de bois (diamètre : 100 à 500 µm).

En revanche, les constructions des autres espèces, toutes humivores, sont essentiellement réalisées en accolant des boulettes ou des boudins (Pl.1, A,B,H).

Les résultats des analyses minéralogiques et géochimiques de ces boulettes (tabl.III) montrent qu'il s'agit de micro-agrégats organo-minéraux, qui contiennent de 4 à 5 % de carbonne.

Les données micro-structurales (tabl.IV) des boulettes des différentes espèces sont voisines et assez semblables à celles des boulettes minérales jaunes de *Sphaerotermes* (assemblage élémentaire non poreux, insépique-asépique, porphyrosquélique). Le mode d'assemblage varie avec le degré d'avancement de la construction. En particulier, pour les galeries couvertes, on observe d'abord l'édification d'une voûte, formée d'une seule couche de boulettes en assemblage de type a ; ensuite, d'autres boulettes sont accolées sur la face interne en assemblage plus compact (type b) ; enfin, des galettes, qui pourraient résulter de l'aplatissement de boulettes, régularisent la face interne.

2.4. Boulettes des pédotubules

Les pédotubules proviennent d'un sol ferrallitique moyennement désaturé, remanié, faiblement appauvri (clayey-skeletal, kaolinitic, isohyperthermic oxic paleustult). Ils sont sinueux et anastomosés, subverticaux, et représentent environ 10 % du volume du sol entre 0 et 3 mètres de profondeur ; leur diamètre varie de 0,5 à 3 cm et ils montrent de fréquents élargissements en chambres, surtout à partir de 2 mètres de profondeur, dans l'horizon d'altération à structure conservée.

Ces pédotubules (fig.3) sont formés de boulettes ovoïdes à sphériques de 300 à 800 µm de diamètre, plus ou moins soudées : suivant le mode d'assemblage des boulettes, on peut distinguer deux cas extrêmes :

— modes d'assemblages de type a et b dominants ; il s'agit d'agrotubules ;

— modes d'assemblages de type c et d dominants ; il s'agit alors d'isotubules ; les intergrades agro-isotubules (1) sont fréquents, ainsi que les inclusions d'agrotubules dans des isotubules.

Les résultats des analyses minéralogiques et géochimiques des boulettes (tabl.V) indiquent qu'il s'agit de micro-agrégats essentiellement minéraux (C < 1 %).

TABLEAU III

Boulettes construites en élevage — Données minéralogiques et géochimiques

Pellets from termites grown in the lab — Mineralogical and geochemical data

	R échantillon total	X fraction < 2 µm	C %	N ‰	C/N	Microsonde
Cubitermes boulettes brunes (7,5 YR 4/2) Ø : 350 - 700 µm	quartz kaolinite (illite-muscovite)	kaolinite > illite	5,8	5,2	11,1	Si > Al abondants ; traces Fe > K > Ca
Crenetermes boulettes et boudins bruns (7,5 YR 5/2) Ø : 350 - 600 µm	quartz kaolinite (illite-muscovite)	id	4,8	4,4	10,9	Si > Al abondants ; traces Fe > K > Ca > Ti
Thoracotermes boulettes et boudins brun foncé (10 YR 3/3) Ø : 450 - 800 µm	kaolinite quartz (illite-muscovite)	id	4,1	4,0	10,2	Si > Al abondants ; traces Fe > K Ca > P

(1) Des observations comparables (pédotubules de chenaux et de chambres, constituées de boulettes termitiques) ont été présentées par WIELEMAKER (1984).

TABLEAU IV

Boulettes construites en élevage : assemblages élémentaires

Microfabric data (elementary structure) of the pellets from termites grown in the lab

	Fond Matriciel (S - MATRIX)				Traits pédologiques inclus (Included pedological features)
	Squelette SQ	Plasma P	P/SQ Related distribution	Pores (voids)	
Cubitermes brown organo-mineral pellets boulettes brunes organo-minérales	. quartz ; abondant ; 10-200 µm (dominance : 20-50 µm) anguleux ; au hasard ; sans relation . fragments organiques ; 5-100 µm ; communs . tourmaline ; 20-50 µm rare	. brun-jaune ; insépique-asépique ; localement squelsépique	Porphyrosquelique P ≥ SQ	non visibles	absents
Crenetermes brown organo-mineral pellets boulettes brunes organo-minérales	. quartz ; abondant ; 100-300 µm (dominance : 20-50 µm) ; anguleux ; au hasard ; sans relation ; . fragments organiques ; 5-20 µm ; communs . phytolithes ; 5-20 µm ; rares	. brun ; asépique ; localement isotique	Porphyrosquelique P > SQ	non visibles	absents
Thoracotermes dark brown organo-mineral pellets boulettes brun foncé organo-minérales	. quartz ; abondant ; 10-200 µm dominance : 50-100 µm ; anguleux ; au hasard ; sans relation . framgents organiques ; 5-50 µm communs . phytolithes ; 5-20 µm rares	. jaune brunâtre ; insépique - asépique ; localement squelsépique	Porphyrosquelique P ≤ SQ	non visibles	. néostrianes périphériques ; très minces (< 5 µm ; discontinus ; rares

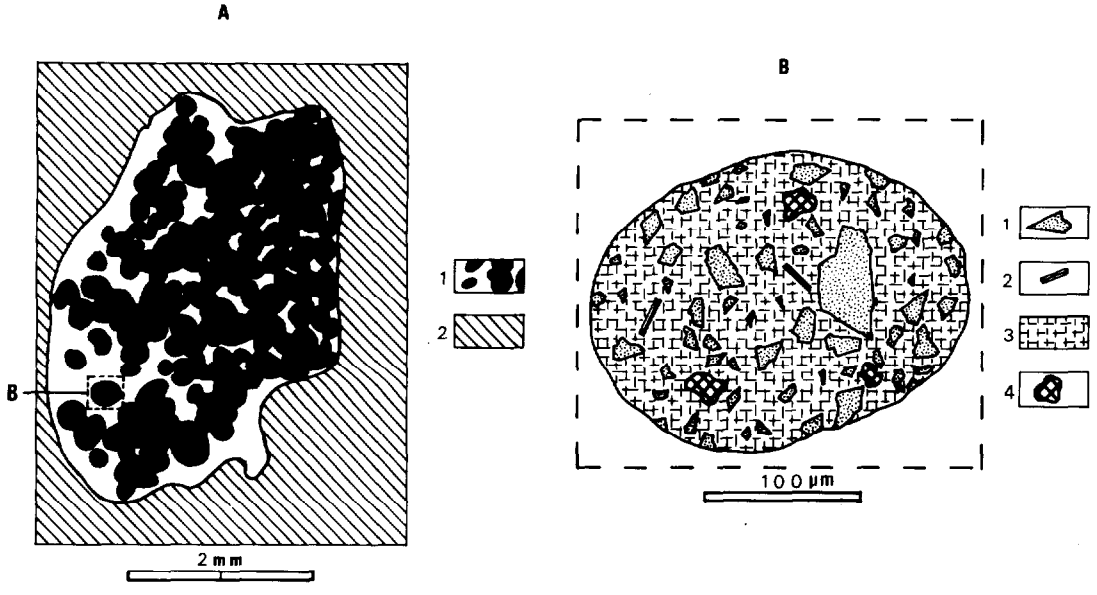


FIG. 3 — Boulettes de pédotubule — *Pedotubule pellets*

A. *Méta-agrotubule de chenal.* 1 : boulettes ovoïdes isolées, accolées ou soudées ; 2 : fond matriciel de l'horizon d'altération à structure conservée (isaltérite). Channel meta-aggrotubule. 1 : *single and welded ovoidal pellets ; 2 : S-matrix of the isalteritic horizon.* B. *Assemblage élémentaire d'une boulette.* 1 : squelette quartzeux ; 2 : squelette micacé ; 3 : plasma rouge insépique-asépique ; 4 : nodules ferrugineux. Elementary structure of a pellet. *Skeleton grains : 1 quartz, 2 : muscovite ; 3 : orange coloured insepic-asepic plasma ; 4 : iron nodules.*

TABLEAU V
Boulettes de pédotubules. Données minéralogiques et géochimiques
Pellets from pedotubules. Mineralogical and geochemical data

	R X échantillon total	R X fraction < 2 µm	C %	N %	C/N	Microsonde Microprobe
Boulettes rouges (2,5 YR 5/8) de pédotubules Red pellets from pedotubules	Quartz Kaolinite (Illite-Muscovite) (Hématite)	Kaolinite (illite) (Hématite)	0,9	1,0	9	Si > Al abondants ; Fe ; traces K , Ti , Ca

TABLEAU VI
Boulettes de pétotubules : assemblage élémentaire
Microfabric data (elementary structure) of red mineral pellets from pedotubules

	Fond Matriciel (S - MATRIX)				Traits pédologiques inclus (Included pedological features)
	Squelette SQ	Plasma P	P/SQ Related distribution	Pores (voids)	
Boulettes minérales rouges : Ø 300 - 800 µm Red minéral pellets	. quartz abondant : 5-600 µm dominance 10-80 µm; au hasard ; sans relation . muscovite 10-50 µm peu abondante . tourmaline 30-80 µm ; rare	. orange, poussiéreux asépique - insépique : localement squelsépique	porphyrosquelique P > SQ (2/3 - 1/3)	non visibles	. nodules ferrugineux : 2-50 µm ; plasma rouge sombre, ondulique - isotique rares. . néostrianes périphériques, discontinus, rares.

Les données micro-structurales (tableau VI ; fig.3, B) sont semblables à celles des boulettes minérales jaunes de *Sphaerotermes*, et les différents modes d'assemblage sont identiques.

Ces pédotubules, qui proviennent d'un sol situé à plus de 80 mètres d'une termitière cathédrale, résultent cependant, selon toute vraisemblance, de l'activité des termites.

3. CARACTÈRES MICRO-STRUCTURAUX DES HORIZONS À CARACTÈRES OXIQUES

De nombreux sols tropicaux fortement altérés, bien drainés, argileux, rouges ou jaunes, classés en sols ferrallitiques, ferralsols ou oxisols, présentent des horizons B friables, poreux et perméables, et ceci malgré leur texture lourde.

Sur le terrain, ce matériau est très homogène et ne paraît pas agrégé ; il est cependant friable et fragile : sous une faible pression des doigts, il s'émiette en une multitude de particules de la taille des sables. C'est ce comportement qui est décrit comme : « structure massive à sous-structure grenue très fine » (CHAUVEL, 1976), « structure aliatique » (CHATELIN et MARTIN, 1972), ou « structure en poudre de café » (PEDRO *et al.*, 1976). Observé à la loupe, ce matériau se révèle constitué d'éléments tridimensionnels, sub-anguleux à ovoïdes, plus ou moins accolés et, localement, en assemblage lâche.

Les auteurs, qui ont étudié la microstructure de ces éléments (STOOPS, 1970 ; BEAUDOU, 1972 ; LEPSCH et BUOL, 1974 ; VERHEYE et STOOPS, 1975 ; CHAUVEL, 1976 ; ESWARAN et BANOS, 1976 ; PEDRO *et al.*, 1976 ; BEAUDOU *et al.*, 1977 ; MULLER, 1977 ; BUOL et ESWARAN, 1978 ; CHAUVEL *et al.*, 1978 ; BEAUDOU et CHATELIN, 1979 : ESWARAN *et al.*, 1979 ; MULLER, 1983 ; STOOPS, 1983) parlent de « pellets », de « micro-agrégats », de « micro-nodules », et de « micro-peds ».

La forme de ces micro-agrégats est sub-émoussée à ovoïde et leurs dimensions varient de 50 à 700 µm. Le squelette, essentiellement quartzeux, est peu abondant et présente une distribution de base au hasard. Le plasma, abondant, est constitué de kaolinite et d'oxy-hydroxydes de fer (hématite et/ou gœthite) ; de couleur rouge som-

bre, orange ou jaune, il montre souvent un aspect « poussiéreux » ; les assemblages plasmiques sont de type isotique, asépique ou insépique. Les pores intra-micro-agrégats, de très petite taille, ne sont pas visibles en microscopie optique. La distribution relative du squelette et du plasma est toujours de type porphyrosquelique. Les traits pédologiques, assez rares, se limitent à des glébules ferrugineux inclus, à des néostrianes périphériques discontinus, et parfois à des papules incluses.

Généralement, les micro-agrégats ne sont pas complètement individualisés, mais assez fortement coalescents (fig.4) ; la forte porosité, qui résulte de cet assemblage, consiste en méta-cavités mamelonnées fortement interconnectées.

Ce type d'assemblage secondaire, qualifié d'« agglutinique » par ESWARAN et BANOS (1976), de « structure micro-nodulaire continue » par CHAUVEL (1976), et de « microped structure » par STOOPS (1983), est considéré comme typique des sols à caractères oxiques et fait partie du « syndrome oxique » défini par BUOL et ESWARAN (1978).

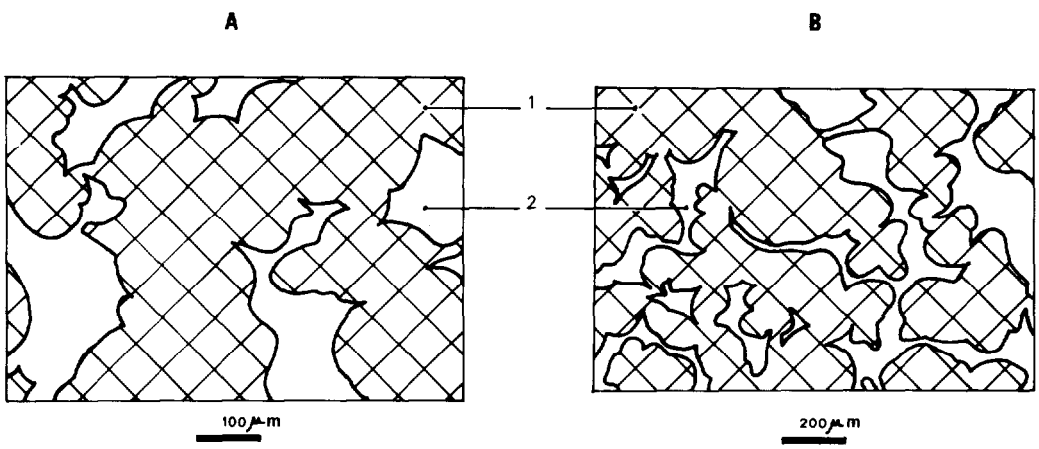


FIG. 4 — Mode d'assemblage des micro-agrégats des matériaux oxiques. *Microped structure of oxic materials*
1 : fond matriciel des micro-agrégats soudés ; 2 : méta-cavités mamelonnées fortement interconnectées.
1 : *S-matrix of the welded micropeds ;* 2 : *strongly interconnected* mammillated metavughs
A. « Structure micronodulaire continue », *from* CHAUVEL, 1976, pl.2, fig.2, p.243 ; B. « Agglutinic specific related distribution pattern », *from* ESWARAN and BANOS, 1976, pl.1b, p.39.

Quant à la genèse de ces micro-agrégats et de leur mode d'assemblage, elle résulterait de processus conditionnés par des mécanismes géochimiques (interactions de surface entre la kaolinite et certains composés ferrugineux). La mésofaune n'aurait qu'un rôle *secondaire* en libérant les micro-agrégats *préalablement* formés (CHAUVEL, 1976 ; MULLER, 1977 ; STOOPS, 1983).

4. DISCUSSION

Les termites fabriquent et assemblent des boulettes, dont la nature (minérale, organique ou organo-minérale) varie suivant les espèces : certaines espèces élaborent plusieurs types distincts de micro-agrégats.

Si l'on considère uniquement les boulettes organo-minérales et minérales, certains traits caractéristiques, communs aux boulettes des différentes espèces étudiées, se dégagent :

— les dimensions sont comprises entre 50 et 1000 µm,

— les formes sont proches du modèle ovoïde (sub-émoussé à sub-sphérique),

— les micro-structures élémentaires sont caractérisées par :

. l'absence de macroporosité ;

. une distribution relative squelette/plasma de type porphyrosquelique ;

. l'absence ou le faible développement des séparations plasmiques (assemblages plasmiques asépiques ou insépiques) ; ces caractères micro-structuraux sont probablement en relation avec le déchiquetage du matériau par les mandibules (lors du prélèvement), et avec la trituration dans la cavité buccale (lors de l'insalivation) ; les néostrianes, minces et discontinus, parfois observés en périphérie des boulettes, pourraient correspondre à un effet de lissage lors de la régurgitation ;

— les micro-structures secondaires, qui résultent des divers modes d'assemblage des boulettes (types « a » à « c ») sont tout à fait caractéristiques ; en particulier,

les méta-cavités mamelonnées, spécifiques des assemblages d'éléments sub-sphériques, sont omniprésentes.

La comparaison des matériaux fabriqués et assemblés par les termites, et des matériaux micro-agrégés des sols tropicaux à caractères oxiques, met en évidence d'importantes similitudes. Ces similitudes concernent essentiellement la taille, la forme, les micro-structures élémentaires et secondaires.
Or, les sols qui présentent cette micro-organisation « agglutinique » sont très fréquemment le siège d'une intense activité des termites, matérialisée par l'existence de nombreux pédotubules. De plus, rappelons que la majorité des genres actuels de termites existaient dès le début du Tertiaire (GRASSE et NOIROT, 1959).
En outre, certains auteurs (VERHEYE et STOOPS, 1975 ; BEAUDOU *et al.*, 1977) ont observé, dans des sols ferrallitiques, des termes de passage entre des agrotubules, des zones à micro-structure « agglutinique », et des zones compactes.
Par ailleurs, il n'a pas été possible de reproduire expérimentalement, en conditions abiotiques, ces assemblages de type « agglutinique » (CHAUVEL, 1976).

L'hypothèse faisant intervenir directement l'activité des termites, qui permet de rendre compte, à la fois, de la genèse des micro-agrégats et de leur assemblage « agglutinique », paraît donc devoir être retenue.

CONCLUSION

De nombreuses espèces de termites fabriquent et assemblent des micro-agrégats organiques, organo-minéraux ou minéraux (« boulettes termitiques »).

Les caractéristiques des boulettes termitiques minérales (composition minéralogique, taille, forme, microstructure, mode d'assemblage) sont très semblables à celles des micro-agrégats spécifiques des horizons à caractères oxiques.

La micro-agrégation, qui caractérise certains sols tropicaux, pourrait donc résulter d'une « *bio-agrégation* » de grande ampleur, essentiellement due à l'activité des termites.

Manuscrit accepté par le Comité de Rédaction le 12 janvier 1987

BIBLIOGRAPHIE

ARSHAD (M.A.), 1981. — Physical and chemical properties of termite mounds of two species of Macrotermes (Isoptera, Termitidae) and the surrounding soils of the semiarid savanna of Kenya. *Soil Sci.*, 132 (2) : 161-174.

BACHELIER (G.), 1978. — La faune des sols. Son écologie et son action. ORSTOM, Paris, *Init. — Doc. Tec.* n° 38, 391 p.

BEAUDOU (A.G.), 1972. — Expression micromorphologique de la micro-agrégation et de l'illuviation dans certains horizons de sols ferrallitiques centrafricains et dans les sols hydromorphes associés. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, vol.X, n° 4 : 357-371.

BEAUDOU (A.G.), CHATELIN (Y.), COLLINET (J.), MARTIN (D.), SALA (G.H.), 1977. — Notes sur la micromorphologie de certains sols ferrallitiques jaunes de régions équatoriales d'Afrique. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, vol.XV, n° 4 : 361-379.

BEAUDOU (A.G.), CHATELIN (Y.), 1979. — La pédoplasmation dans certains sols ferrallitiques rouges de savane en Afrique Centrale. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, vol. XVII, n° 1 : 3-8.

BOYER (Ph.), 1956. — Action des termites constructeurs sur certains sols d'Afrique tropicale. VIe Congr. Int. Sci. Sol, Paris, vol.C : 95-103.

BOYER (Ph.), 1973. — Action de certains termites constructeurs sur l'évolution des sols tropicaux. Première partie : les termites et le sol. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, Paris, 12e série, 15 (3) : 329-498.

BOYER (Ph.), 1975a. — Action de certains termites constructeurs sur l'évolution des sols tropicaux. Deuxième partie : étude particulière de trois termitières de *Bellicositermes* et de leur action sur les sols tropicaux. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, Paris, 12e série, 17 (3 et 4) : 273-446.

BOYER (Ph.), 1975b. — Action de certains termites constructeurs sur l'évolution des sols tropicaux. Troisième partie : les différents aspects de l'action des *Bellicositermes* sur les sols tropicaux. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, Paris, 12e série, 17 (3 et 4) : 447-504.

BREWER (R.), 1964. — Fabric and mineral analysis of soils. John Wiley and sons ed., New-York, 470 p.

BUOL (S.W.), ESWARAN (H.), 1978. — The micromorphology of oxisols. Proc. Vth Int. Work. Meet. Soil Micromorph., Granada, M. Delgado ed., vol. I : 325-347.

CHATELIN (Y.), MARTIN (D.), 1972. — Recherche d'une typologie applicable aux sols ferrallitiques. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, vol.X, n°1 : 25-43.

CHAUVEL (A.), 1976. — Recherches sur la transformation des sols ferrallitiques dans la zone tropicale à saisons con-

trastées. Thèse Sci. Strasbourg et *Trav. et Doc., ORSTOM*, n° 62, 1977, 532 p.

CHAUVEL (A.), BOCQUIER (G.), PEDRO (G.), 1978. — La stabilité et la transformation de la microstructure des sols rouges ferrallitiques de Casamance (Sénégal). Proc. Vth Int. Work. Meet. Soil Micromorph., Granada, M. Delgado ed., vol.II : 779-813.

EMERSON (A.E.), 1938. — Termite nests. A study of the phylogeny of behaviour. Ecol. Monographs, 8 : 247-284.

ESWARAN (H.), BANOS (C.), 1976. — Related distribution patterns in soils and their signifiance. *Anal. Edaf. Agrobiol.*, Espana, XXXV : 33-45.

ESWARAN (H.), VAN WAMBEKE (A.), BEINROTH (F.H.), 1979. — A study of some highly weathered soils of Puerto Rico. Micromorphological properties. *Pedologie*, 29 (2) : 139-162.

GENNART (M.), KURBANOVIC (M.), NANSON (A.), MANIL (G.), 1961. — Contribution micromorphologique à l'étude de la biodynamique des sols forestiers équatoriaux. *Pédologie,* 11 (1) : 110-122.

Glossary of soil micromorphology, 1979. — A. Jongerius, G.H. Rutherford ed., Pudoc, Wageningen, 138 p.

GRASSE (P.P.), 1937. — Recherches sur la systématique et la biologie des termites de l'Afrique Occidentale Française. Première partie : Protermitidae, Mesotermitidae, Metatermitidae (Termitinae). *Ann. Soc. Ent. France.*, 106 : 1-100.

GRASSE (P.P.), 1939. — La reconstruction du nid et le travail collectif chez les termites supérieurs. *J. Psychol.*, 36 : 370-396.

GRASSE (P.P.), NOIROT (Ch.), 1948. — Sur le nid et la biologie du *Sphaerotermes sphaerothorax* (Sjöstedt), Termite constructeur de meules sans champignons. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, Paris, 11e série, 10 : 149-165.

GRASSE (P.P.), NOIROT (Ch.), 1956. — Construction et architecture chez les termites champignonnistes (Macrotermitinae). Proc. 10th Int. Congr. Entomology, vol.2 : 515-520.

GRASSE (P.P.), NOIROT (Ch.), 1957. — La genèse et l'évolution des termitières géantes en Afrique Equatoriale Française. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 244 : 974-978.

GRASSE (P.P.), NOIROT (Ch.), 1959. — Rapports des termites avec les sols tropicaux. *Rev. Géomorph. Dynam.*, 10 (1-2/3-4) : 35-40.

GRASSE (P.P.), 1984. — Termitologia. Anatomie, physiologie, biologie systématique des termites. Tome 2 : Fondation des sociétés-Constructions. Fondation Singer-Polignac, Masson, 676 p.

HARRIS (W.V.), 1956. — Termite mound building. *Insectes Sociaux*, 3 : 261-268.

HESSE (P.R.), 1955. — A chemical and physical study of the soils of termite mounds in East Africa. *J. Ecology*, 43 : 449-461.

KUBIENA (W.L.), 1938. — Micropedology. Collegiate Press Inc., Ames, Iowa, 243 p.

LEE (K.E.), WOOD (T.G.), 1971a. — Termites and soils. Academic Press, London, New-York, 251 p.

LEE (K.E.), WOOD (T.G.), 1971b. — Physical and chemical effects on soils of some Australian termites, and their pedological significance. *Pedobiologia,* 11 : 376-409.

LEPSCH (I.F.), BUOL (S.W.), 1974. — Investigations in an oxisol-ultisol toposequence in S. Paulo State, Brazil. *Soil Sci., Soc. Amer. Proc.*, 38 (3) : 491-496.

MACHADO (A. de BARROS), 1983. — The contribution of termites to the formation of laterites. Proc. 2nd Int. Sem. Lateritisation Processes, A.J. Melfi and A. Carvalho eds. Univ. São Paulo : 261-270.

MERMUT (A.R.), ARSHAD (M.A.), ST-ARNAUD (R.J.), 1984. — Micropedological study of termite mounds of three species of *Macrotermes* in Kenya. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 48 (3) : 613-620.

MULLER (J.P.), 1977. — Microstructuration des strudichrons rouges ferrallitiques, à l'amont des modelés convexes (Centre-Cameroun). Aspects morphologiques. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, vol.XV, n°3, 239-258.

MULLER (J.P.), 1983. — Micro-organization of loose ferrallitic materials in the Cameroons. Proc. VIth Int. Work. Meet. Soil Micromorph., London, O. Bullock and C.P. Murphy ed., A.B. Academic Publishers, Rothamsted, vol.2 : 655-666.

NOIROT (Ch.), 1970. — The nests of termites. *in* : « Termite biology », K. Krishna and F.M. Weesner ed., Acad. Press, New-York, London, vol.2 : 73-125.

NYE (P.H.), 1955. — Some soil-forming processes in the humic tropics. IV : The action of the soil fauna. *J. Soil. Sci.*, 6 (1) : 73-83.

PEDRO (G.), CHAUVEL (A.), MELFI (A.), 1976. — Recherches sur la constitution des Terra Roxa Estructurada du Brésil. *Ann. Agron.*, 27 (3) : 265-294.

SLEEMAN (J.R.), BREWER (R.), 1972. — Micro-structures of some Australian Termite nests. *Pedobiol.*, 12 : 347-373.

STOOPS (G.), 1964. — Application of some pedological methods to the analysis of termite mounds. *In* : « Etudes sur les Termites africains », A. Bouillon ed., Editions de l'Université, Léopoldville : 379-398.

STOOPS (G.), 1970. — Scanning electron microscopy applied to the micromorphological study of a laterite. *Pédologie*, 20 (2) : 268-280.

STOOPS (G.), 1983. — Micromorphology of the oxic horizon. Proc. VIth Int. Work. Meet. Soil Micromorph., London, P. Bullock and C.P. Murphy ed., AB Academic Publishers, Rothamsted, vol.2 : 419-440.

VERHEYE (W.), STOOPS (G.), 1975. — Nature and evolution of soils developed on the granite complex in the subhumid tropics (Ivory Coast). II. Micromorphology and mineralogy. *Pedologie*, 25 (1) : 40-55.

WIELEMAKER (W.G.), 1984. — Soil formation by termites. A study in the Kisii area, Kenya. Agricultural University, Wageningen, 132 p.