

G. BACHELIER

faune des sols et termites

Introduction

Depuis la fin du XIX^e siècle, où DOKUCHAEV, après le climat et la roche-mère, considérait déjà la vie comme le troisième facteur d'évolution des sols (la topographie et l'âge du sol venant ensuite), notre connaissance tant de la microflore que de la faune des sols a considérablement progressé, mais c'est seulement dans les 30 dernières années que, conjointement aux travaux de zoologie descriptive, toujours nécessaires au départ, s'est considérablement développé, avec les concepts écologiques modernes, l'intérêt porté au rôle de la faune des sols. Ceci n'est évidemment pas absolu, et l'on cite souvent, comme précurseur, le travail de Charles DARWIN (1840-1881) sur l'action des vers de terre dans les sols.

Dans l'évolution des écosystèmes naturels que constituent les sols, la vie, sous la dépendance du microclimat local, s'avère, par l'énergie qu'elle utilise (photosynthèse de la flore), l'outil essentiel de cette évolution. Sans le travail de la vie, le sol ne serait en effet qu'un milieu minéral inerte, alors qu'avec la vie se développent le cycle des matières organiques, l'humification des litières, le « tamponnage » chimique et biologique des sols et le passage à un équilibre dynamique qui, sauf carences, fournit à chaque moment de la croissance des plantes les éléments appropriés (BACHELIER, 1971).

Dans un sol bien structuré à 4 % de matières organiques, l'ensemble des êtres vivants peut facilement constituer 20 % de ces matières organiques. Les champignons, les algues, les bactéries et les actinomycètes non déshydratés peuvent y représenter jusqu'à 2 kg au mètre carré, la faune (mégafaune exceptée) 150 à 200 g.

80 à 85 % de l'énergie apportée par la productivité primaire nette des végétaux se trouvent dégradés par la microflore et seulement 15 à 20 % par la faune, mais, en fait, la totalité de l'apport végétal au sol se trouve généralement ingérée par la faune et passe même souvent par plusieurs tubes digestifs, avant d'être, fragmentée et plus ou moins modifiée, livrée à la microflore.

Laissant à plus qualifiés que nous le soin de parler de la microflore des sols ferrallitiques, nous ne traiterons dans cet article que de la faune. Mais, il nous apparaît très difficile de traiter de la faune des *seuls* sols ferrallitiques, car les diverses caractéristiques abiotiques des sols ne suffisent pas à déterminer une faune ; la végétation et les interactions biologiques par exemple y contribuent aussi très fortement.

On peut définir les diverses caractéristiques morphologiques, physiques, chimiques et peut-être même encore à la rigueur certaines dominances de la microflore des sols ferrallitiques, mais il nous est impossible par contre de définir actuellement une faune propre aux seuls sols ferrallitiques. Une niche écologique occupée par une espèce animale dans un sol déterminé peut l'être par une autre espèce dans un sol quasi identique. Si le biotope au sein des écosystèmes pédologiques est bien en étroite relation avec les diverses biocénoses, les divers biotopes qu'offrent les sols ferrallitiques peuvent cependant être en équilibre avec une infinité de zoocénoses différentes.

C'est pour ces raisons que, dans cet article, nous ne ferons qu'indiquer sommairement quelques caractéristiques de la faune édaphique intertropicale et en rappeler brièvement les possibles actions sur les sols, avant de traiter plus longuement des Termites, dont l'action dans les sols intertropicaux (et notamment les sols ferrallitiques) s'avère plus particulièrement importante, et a fait maintenant l'objet de nombreuses études.

La première partie de notre texte s'inspire en partie des conférences que nous avons faites en 1969 à l'Institut national agronomique (BACHELIER, 1971). La seconde partie, plus longue et concernant les Termites, peut être considérée comme une mise à jour du chapitre que nous avons consacré à ces insectes dans un ancien cours (BACHELIER, 1963 a).

1 - LA FAUNE EDAPHIQUE INTERTROPICALE ET SON ACTION SUR LES SOLS

La faune édaphique intertropicale, comme celle des sols tempérés, renferme des représentants de presque tous les grands groupes zoologiques, mais des différences spécifiques, quantitatives et surtout qualitatives, existent entre ces deux faunes.

Les espèces y sont généralement différentes. Nous n'en donnerons que quelques exemples.

Les Protozoaires et les Nématodes, étant donné leurs formes de résistance, liées à des possibilités de déshydratation et d'enkystement sont facilement transportables par le vent et présentent un cosmopolitisme de certaines espèces, mais il est connu que les *Heterodera* sont des nématodes phytophages, essentiellement de pays tempérés, kystogènes et à nombre d'hôtes réduits, alors que les *Meloidogyne* sont des nématodes phytophages, surtout de pays chauds, galligènes et à plusieurs hôtes pour une même espèce.

Les vers de terre Megascolecides, dont les formes les plus évoluées ont sur chaque segment de multiples soies disposées en couronne, sont largement implantés dans les régions tropicales, tandis que les Lombricides, qui possèdent normalement 8 soies par anneau, sont surtout répandus en Eurasie.

Parmi les Arthropodes Chélicérates, de nombreux ordres d'Arachnides n'existent que dans les régions intertropicales du globe (Palpigrades, Uropyges, Amblypigés) ou les régions chaudes et sèches (Solifuges). En ce qui concerne les Acariens, MALDAGUE (1961), dans les divers sols du Congo, a trouvé, comme dans les sols tempérés, une dominance générale des Oribates (presque tous herbivores); les Mésostigmatés (carnivores ou à régime varié) apparaissaient bien représentés dans les sols de forêt, les Thrombidiformes et les Acaridides y étaient toujours peu abondants. OLIVER et RYKE (1965), RYKE et LOOTS (1967) ont montré qu'en Afrique du Sud, si les Oribates dominaient bien dans les sols de forêt, par contre les Thrombidiformes (avec dominance des *Rhodacaridae*) devenaient nettement prépondérants dans les sols de steppe et de savane, ce qui concorde avec les observations faites par CASTRI au Chili (CASTRI, 1964).

Chez les Collembolés (Insectes aptérygotes), les *Paronellidae* sont des formes exotiques à mucron massif ou allongé. DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (1951) fut un des premiers à étudier les Collembolés des sols intertropicaux.

Les divers ordres d'insectes sont tous bien représentés dans les régions intertropicales. La richesse des Lépidoptères et des Coléoptères y fait la joie des Collectionneurs, mais pour le Pédobiologiste, ce sont plutôt les Termites (Isoptères) qui, par leur action extrêmement importante sur la dynamique des sols, s'avèrent plus particulièrement dignes d'intérêt. Certaines fourmis (Hyménoptères), telles les *Atta* ou les *Acromyrmex* d'Amérique (du nord de l'Argentine aux U.S.A.) méritent aussi d'être citées.

La diversité des Myriapodes sous les Tropiques, demeure très grande.

Quant aux groupements fauniques supérieurs, ils possèdent de nombreux représentants propres aux pays chauds. Il existe des escargots géants, tels par exemple les Achatines d'Afrique équatoriale. Les écrevisses, présentes dans de nombreux sols hydro-morphes américains, sont surtout liées à un continent et à un type de sol. De nombreux crabes terrestres sont typiques des pays chauds : *Cardisoma carnifex* des Iles de la Polynésie, *Cardisoma armatum* du Congo, *Gecarcinus ruricola* des Antilles et *Birgus latro*, le crabe des cocotiers (qui est en fait un Bernard l'Ermite, d'abord marin puis secondairement terrestre). Les *Amphisbaenidae* sont des lézards sans pattes vivant dans les sols des pays chauds. Les Tatous d'Amérique et les Oryctéropes d'Afrique (Edentés) sont aussi des animaux bien localisés dans certains sols meubles et assez profonds des régions intertropicales.

Quantitativement, les biomasses animales apparaissent parfois plus abondantes dans les sols intertropicaux pour deux raisons essentielles, à savoir premièrement que l'apport végétal annuel y est souvent plus élevé, principalement sous forêt ou en savane herbacée non brûlée (BACHELIER, 1968, DAJOZ, 1970), et secondairement que pour les biotopes stables et complexes, telle la forêt équatoriale, une plus grande diversité des espèces y permet, grâce à la spécialisation, une meilleure exploitation de l'apport énergétique et donc une population plus forte. Le rapport $Q = \frac{\text{productivité primaire}}{\text{biomasse totale}}$

y est plus faible, c'est-à-dire que pour une même productivité primaire, la biomasse totale y est plus forte. Il est à noter au passage que le « turnover » général des sols s'en trouve accru, mais pas nécessairement la productivité totale (ODUM et ODUM, 1960).

Qualitativement, il apparaît bien en effet que les divers groupements fauniques, même à abondance égale de population, s'avèrent beaucoup plus diversifiés dans les sols intertropicaux. DAJOZ (1970) dans son précis d'Ecologie souligne ce fait pour les oiseaux et rappelle aussi les observations de CLARKE (1954) qui a noté en Amérique du Nord une augmentation régulière du nombre des espèces en descendant vers le Sud ; par exemple, les gastéropodes terrestres n'ont pas de représentant dans la terre de Baffin, mais ils possèdent 25 espèces dans le Labrador, 100 dans le Massachussets et 250 en Floride. Pour ces mêmes régions, le nombre d'espèces de Coléoptères passe respectivement en descendant vers le Sud, de 90 à 169, puis 2 000 et 4 000. La diversité des espèces végétales constituant les forêts équatoriales est de même bien connue.

La faune des sols, selon les divers groupes fauniques et selon les espèces, agit plus ou moins fortement sur les caractéristiques morphologiques des sols, la dégradation et l'humification des litières, les caractéristiques physiques, les caractéristiques chimiques et les caractéristiques biochimiques et biologiques des sols.

La faune fousseuse agit sur la *morphologie des sols* en y déterminant à la fois la création de galeries et des transports de matériel. Les galeries peuvent secondairement se combler avec de la terre plus fertile issue des horizons supérieurs et donner ainsi naissance à des voies de pénétration préférentielle pour les racines. Inversement, les animaux en rejetant en surface les produits de leur activité fousseuse peuvent remonter des matériaux de la profondeur. Cette double activité de fouissage et de remontée des matériaux peut, selon les cas, soit contribuer à l'homogénéisation des profils, soit au contraire créer en surface un horizon généralement meuble reposant éventuellement sur une ancienne surface pierreuse ou gravillonnaire.

Dans les régions intertropicales, certains sols de dépression peuvent être recouverts chaque année par plus de 20 kg de rejets de vers au mètre carré ; mais, à notre connaissance, il n'existe pas de peuplement important de vers de terre dans les sols ferrallitiques où demeurent de nombreux termites à soldats de grande taille, et où surtout existent des fourmis carnivores, telles les Dorylines.

NYE (1955), au Ghana et sur des sols colonisés par *Hippopera nigeriae* (TAYLOR, 1949), a trouvé 5 kg au mètre carré de rejets, soit une remontée de matériaux 40 fois supérieure à celle faite localement par les termites. Ce même auteur a aussi décrit, sous forêt et à mi-pente, un sol de nature ferrallitique où, en surface, un horizon formé par des rejets de vers et épais de 3 à 5 mm recouvrait un horizon formé par les remontées des termites, et épais de 35 mm ; venaient ensuite, plus en profondeur, un horizon d'accumulation des hydroxydes à concrétions ferrugineuses, puis un horizon tacheté à concrétions de manganèse, un lit de quartz et enfin, en dessous de 2,5 m, une argile de nature géologique.

MADGE (1969) a calculé que dans la région d'Ibadan (Nigeria) *Hyperiodrilus africanus* Beddard dans les prairies ombragées et *Eudrilus eugeniae* (Kinberg) dans les prairies ouvertes déposaient en surface 17,5 kg de rejets par m² durant les 5 à 6 mois de la saison des pluies.

Les sols à rejets de vers de terre importants sont cependant assez localisés dans les sols intertropicaux et ne correspondent généralement pas aux sols ferrallitiques, dans lesquels le travail des termites apparaît bien plus important et offre très souvent des remontées de matériaux très spectaculaires.

De nombreux autres insectes, des Isopodes, des Insectivores, des Rongeurs et très localement des Edentés peuvent aussi avoir une activité de fouissage et de rejet importante. Nous avons pu ainsi observer sur les plateaux de l'Adamaoua (Centre Cameroun), dans des sols rouges ferrallitiques formés sur basalte ancien, le travail de fouissage intensif qu'y effectuent localement les Oryctérope. Ces animaux de la taille de cochons se nourrissent principalement de fourmis et creusent rapidement à plusieurs mètres de profondeur des galeries de 50 à 60 cm de diamètre, effaçant ainsi toute trace de lessivage des sols.

Concernant la *dégradation et l'humification des litières*, les divers apports annuels de végétaux au sol sont pratiquement tous ingérés par la faune puis, pour leur partie non digérée, livrés à la microflore après fragmentation, enrichissement biochimique et modification du point de vue bactérien.

Pour les régions tempérées, la multiplication des surfaces végétales par la faune est de l'ordre de 50 à, peut-être, 250 dans les cas les plus favorables. Les Microarthropodes (Collemboles et Acariens) y jouent un rôle particulièrement important. Dans les régions intertropicales, les Termites, par la minéralisation intense des éléments végétaux qu'ils ingèrent, diminuent très fortement cette multiplication des surfaces végétales.

L'humification des débris végétaux s'effectue au sein d'équilibre pédologiques déterminés, où climat et microflore ont en interdépendance un rôle fondamental (BACHELIER, 1968). Les expériences faites jusqu'à présent paraissent montrer que la faune des sols, d'une manière générale, ne fait qu'accélérer (peut-être même pourrait-on dire « catalyser ») les divers processus d'humification et de déshumification inhérents au type de sol. Il semble en être notamment ainsi avec les Microarthropodes, les Cloportes et les Diplopodes. Deux groupes fauniques cependant feraient exception : d'une part, les vers (parfois les Nématodes, mais plus généralement les vers Oligochètes) qui accroissent l'humification des sols, tout au moins dans les régions tempérées, et d'autre part, les Termites qui, au contraire, contrecarrent généralement cette humification.

Les larves de Diptères, parfois nombreuses et temporairement très actives dans la fragmentation et l'enfouissement des débris végétaux, créent souvent dans leurs galeries des zones réductrices, d'où le fer peut secondairement migrer.

L'action de la faune sur les *caractéristiques physiques des sols* a une très grande importance.

De par leur activité de fouissage, par les transports de sol qu'ils effectuent, par leur action sur la dégradation des matières végétales, par leurs produits d'excrétion et par leur influence sur la microflore, les animaux agissent sur la porosité, la structure, le pouvoir

de rétention d'eau, le bon équilibre air-eau des sols et même la nature et la saturation du complexe absorbant.

Dans les sols ferrallitiques, au départ, la formation des agrégats dépend de la granulométrie, de la nature des argiles, de la saturation du complexe colloïdal, très souvent du fer libre, et parfois aussi de la silice amorphe. Les effets de la sécheresse et la pression des racines aident aussi à former les agrégats (ALLISON FRANKLIN, 1968). Mais, le faciès, la disposition structurale et la stabilité des agrégats dépend en grande partie de la vie du sol, de sa teneur en glucides et en acides uroniques, ainsi que des polysaccharides issus des gommages et des mucus bactériens. Les mycéliums des champignons peuvent ainsi consolider la structure des sols, soit directement par la résistance mécanique de leurs filaments, soit indirectement par l'intermédiaire des bactéries mycophages sécrétrices de gommages (BOND et HARRIS, 1964).

Les substances humiques qui, dans les régions tempérées, aident à maintenir et même à renforcer les vieux agrégats (MONNIER, 1965) ont un rôle beaucoup plus limité dans les sols ferrallitiques. COMBEAU et QUANTIN (1964) ont ainsi montré que la fraction humifiée de la matière organique (acides humiques et acides fulviques) n'avait pas d'action sur la structure des sols ferrallitiques.

Jusqu'à présent, l'action des vers de terre sur les caractéristiques physiques des sols a essentiellement été étudiée dans les régions tempérées (JEANSON, 1968, par exemple). Les vers de terre, plus ou moins selon les espèces, améliorent presque toujours la porosité, la stabilité structurale, la capacité de rétention d'eau et le régime air-eau des sols. Leur action sur les caractéristiques physiques des sols ferrallitiques apparaît beaucoup plus limitée et nettement plus localisée, alors que vis-à-vis de ces mêmes caractéristiques, les Termites jouent là aussi un rôle très important.

La microfaune et les microarthropodes améliorent surtout les qualités physiques de l'horizon humifère, et notamment sa microporosité.

Pour ce qui est de l'action de la faune sur les *caractéristiques chimiques des sols*, de multiples travaux montrent que les excréments des animaux sont chimiquement plus riches et plus basiques que les sols où ils vivent, mais nous pensons qu'il ne faut pas perdre de vue les trois points suivants, à savoir :

— Premièrement, que la plupart des éléments nutritifs apportés au sol par les excréments de la faune proviennent essentiellement des débris végétaux ou des cadavres ingérés par cette faune, soit isolément, soit mélangés à de la terre, quand il s'agit par exemple des vers.

— Deuxièmement, que du moment qu'il n'y a pas accumulation de litière, la faune et la microflore, quelle qu'en soit la nature, libèrent toujours dans le sol au cours des chaînes trophiques les éléments chimiques de l'apport végétal.

— Troisièmement, qu'en dehors des éléments chimiques issus des débris végétaux et apportés au sol par les excréments de la faune, peuvent exister des modifications chimiques des profils liées, soit à l'activité des animaux (tel l'enrichissement du milieu par des remontées de matériel), soit à la possibilité de rendre assimilables pour les végétaux des éléments chimiques jusqu'alors présents sous une forme non assimilable (tel par exemple le molybdène rendu assimilable par le travail des vers dans certaines prairies de Nouvelle-Zélande).

Concernant la Chimie des sols, il importe donc pour le Pédobiologiste de dépasser la constatation toujours répétée de la plus grande richesse chimique des excréments de la faune, et de voir non seulement la répartition de ces excréments dans les profils mais surtout d'étudier le rôle de la faune dans les cycles des divers éléments minéraux au sein de l'équilibre sol-plantes.

Nous verrons que les termites à grosses termitières épigées accroissent considérablement par leur activité les réserves minérales des sols.

La faune a encore une action sur les diverses *caractéristiques biochimiques et biologiques des sols*.

Plus la faune d'un sol est riche et variée, plus son potentiel enzymatique apparaît important. La reprise des excréments donne naissance aux associations par coprophagie

et contribue à accroître ce potentiel enzymatique. Entre deux digestions partielles, les champignons et les bactéries attaquent les celluloses, les hémicelluloses et les lignines, que la plupart des animaux ne peuvent digérer.

La faune a une action catalytique sur le métabolisme des sols et, en entretenant l'état juvénile des populations bactériennes, en favorise les activités; les Protozoaires bactériophages en s'attaquant aux *Azotobacter* favorisent ainsi la fixation d'azote.

La faune peut casser les équilibres dus aux antibiotiques. Elle contribue fortement à la dissémination des bactéries et des spores, ce qui peut parfois faciliter la propagation des éléments pathogènes. Elle peut aussi concentrer les pesticides au long des chaînes alimentaires (tel est le cas des vers de terre qui, trop riches en D.D.T., s'avèrent mortels pour les oiseaux qui les ingèrent).

La faune, en conclusion, favorise la production de foyers à haut degré nutritif, mais elle stimule parallèlement la microflore, elle entretient l'écoulement du flux énergétique et en évite les engorgements.

Les relations entre les Protozoaires et les bactéries, entre les Nématodes et les champignons, entre les vers de terre et la microflore ont fait l'objet de nombreuses études, mais pas spécialement dans les sols ferrallitiques.

2 - LES TERMITES ET LE SOL.

BIOLOGIE ET DIVERSITE DES TERMITES

Les différentes castes

Les sociétés de termites renferment des mâles et des femelles en nombre à peu près égal; mais la plupart de ces sexués restent stériles, même adultes, n'acquiescent jamais d'ailes et se différencient en « soldats » et en « ouvriers ».

Les ouvriers forment la caste la plus nombreuse, ce sont les vrais « white ants » des Anglais; ils sont de type broyeur simple. Les soldats apparaissent plus pigmentés avec une tête de grande taille munie d'ordinaire de puissantes mandibules en cisailles. Chez les Nasuti, la tête s'allonge et se poursuit en avant par un rostre, d'où peut sortir un jet de liquide visqueux. Les termites inférieurs n'ont pas d'ouvriers; les termites *Anoplotermes* n'ont pas de soldats. Chez la plupart des autres termites, existent plusieurs catégories de soldats et d'ouvriers.

Les sexués adultes sont les seuls à posséder des ailes. 10 à 25 jours après le retour de la saison des pluies, par une fin d'après-midi orageuse, la nuit, ou le matin avant le lever du soleil, ces sexués adultes s'envolent en masse, perdent rapidement leurs ailes, s'accouplent et fondent de nouvelles colonies (voir NUTTING, 1969 pour détails) (1).

Les larves sont blanchâtres et l'objet de grands soins. Il existe enfin des formes néoténiques qui sont des sexués de remplacement, c'est-à-dire des larves qui ont mûri rapidement leurs glandes sexuelles tout en conservant leur forme imparfaite.

Ces formes néoténiques apparaissent quand le couple royal ou l'un des conjoints royaux vient à disparaître.

Chez certaines espèces, telle *Reticulitermes lucifugus*, il arrive que, lors de l'extension

(1) Ces envols de termites joueraient un rôle important dans la nutrition des oiseaux, et notamment la nutrition des oiseaux migrateurs venus d'Europe (DE BONT, 1964).

de la colonie, un groupe d'individus s'installe dans un endroit favorable assez éloigné de la colonie-mère à laquelle il ne reste attaché que par un chemin étroit. Dans ces « comptoirs », les sexués néoténiques vont entrer en activité génésique et même si le « cordon ombilical » se rompt, la nouvelle colonie peut mener une vie indépendante (BERNARD, 1964).

Rapports des individus entre eux

Les termites ne peuvent vivre isolés. Ils sont tous étroitement solidaires dans une société qui ne semble pas hiérarchisée ; les couples royaux ne paraissent pas avoir une autorité particulière.

Les rapports entre individus sont assez variés. Il existe un léchage mutuel des termites entre eux, ce léchage portant surtout sur les individus en train de muer (vraisemblablement par suite d'un attrait spécial du liquide exuvial). Il existe un ravitaillement des jeunes et des couples sexués reproducteurs, fait par les ouvriers qui régurgitent les aliments appropriés. Et l'on a aussi un échange répété de nourriture entre les ouvriers, soit d'aliments stomodéaux, soit d'aliments proctodéaux.

Les aliments stomodéaux correspondent à des aliments régurgités. La salive est la nourriture essentielle des sexués reproducteurs, et les aliments prédigérés enrichis de mycotêtes de champignons la nourriture des larves des termites champignonnistes.

Les aliments proctodéaux correspondent aux aliments déféqués par l'anous ; ils sont différents des excréments. La panse rectale des termites inférieurs étant riche en flagellés indispensables à la digestion de la cellulose, les termites, en échangeant des aliments proctodéaux, se réenrichissent ainsi en ces êtres vivants. Une partie des protozoaires ingérés est d'ailleurs digérée et doit fournir un apport certainement appréciable d'aliments azotés. La disparition de l'alimentation proctodéale chez les *Termitidae* (ou Termites supérieurs) apparaît en relation avec le remplacement des flagellés par les bactéries dans les associations symbiotiques (NOIROT, NOIROT-TIMOTHEE, 1969). Par l'anous, les termites rejettent évidemment aussi leurs excréments et, pour certains, un carton stercoral qui leur sert à bâtir.

D'autre part, les termites communiquent entre eux par des composés chimiques appelés *phéromones*, que les ouvriers et le roi font circuler à travers la termitière. Aucune nouvelle reine ou nouveau roi ne peut se développer en leur présence. Quand les ouvriers se déplacent, ils sécrètent une autre phéromone d'une glande sise sous leur abdomen et laissent ainsi une piste pour leurs compagnons. Quand les termites sont inquiétés, ils sécrètent encore une autre phéromone qui excite les soldats. La phéromone d'alarme de *Nasutitermes exitiosus* est composée d' α et β pinènes qui sont présents dans les huiles essentielles de nombreuses espèces de plantes et notamment dans celles des pins. Par suite, *N. exitiosus* disparaît quand les eucalyptus des forêts australiennes où il demeure sont remplacés par des pins. Par contre, *Coptotermes lacteus*, qui ne possède pas ces composés dans ses phéromones, attaque très facilement les pins (LEE et WOOD, 1971 b).

Les associations entre termites d'espèces différentes sont fréquentes, mais les dynamiques de ces associations n'ont été encore que très peu étudiées (NOIROT, 1969).

Les nids

Ceux-ci sont extrêmement variés.

Les termites de bois sec demeurent dans le bois dont ils se nourrissent avec l'assistance de nombreux protozoaires intestinaux.

Les termites de bois humide demeurent dans des racines d'arbres ou des vieilles souches enfouies, s'attaquant de préférence aux bois déjà colonisés par les bactéries et les champignons.

Les termites arboricoles édifient des nids en argile ou en carton stercoral et restent toujours en contact avec le sol pour leur alimentation en eau.

Les termites champignonnistes édifient des nids renfermant des chambres à débris végétaux ou à pulpe de bois, le plus souvent imbibés de salive et disposés en meules. Sur ces meules se développe un mycélium de champignon, dont nous verrons plus loin le rôle biologique.

Les termites souterrains moissonneurs ne paraissent pas avoir d'autres sources de nourriture que les herbes.

Certains termites des régions forestières seraient humivores, digéreraient les diverses substances organiques de l'horizon supérieur et construiraient leur nid avec le sol libre d'humus de leurs déjections.

Les quelques dessins des figures 2 et 3 montrent divers types de nids.

Dans la forêt équatoriale, les espèces de termites sont nombreuses et souvent en compétition. On y remarque une abondance de termites cartonniers élevant des nids arboricoles ou semi-arboricoles ; nombreux y sont aussi les termites souterrains qui pullulent dans la litière, mais relativement rares y sont les termitières épigées.

Dans les savanes boisées, très nombreuses sont les grandes termitières épigées en forme de dôme massif ou « en cathédrale » et les termitières en forme de champignon à un ou plusieurs chapeaux (*Cubitermes*).

Parmi les termites à grosses termitières épigées (mounds building termites), on a, en Afrique, une prédominance de *Bellicositermes* et de *Macrotermes* avec des termitières en dôme, et en Australie, une prédominance d'*Amitermes* et de *Nasutitermes* avec des termitières à parois abruptes. Alors qu'en Australie, les *Amitermes* construisent de grandes termitières, en Afrique ces termites n'édifient (à part quelques espèces, tel *A. evuncifer*) que de petits monticules.

Dans les steppes, la densité de la végétation règle la fréquence des petites communautés (*Anacanthotermes*, *Psammotermes*).

Les Macrotermitinae d'Afrique (*Bellicositermes*, *Macrotermes*) construisent leurs termitières géantes en déposant des grains de sable (quartz, microconcrétions ferrugineuses ou même pseudosables) qu'ils cimentent avec un mortier constitué d'éléments argileux imbibés de salive. Les Macrotermitinae transportent les grains de sable dans leurs mandibules et le ciment argileux dans leur jabot.

L'importance des matériaux grossiers varie selon la région du nid construite. Certaines zones de l'habitable (loge royale notamment) sont très argileuses. Par contre, les murailles des termitières ont une texture plus sableuse. Les réarrangements des nids sont fréquents, mais pour une espèce donnée et pour une partie déterminée de la termitière, la composition granulométrique est sensiblement constante quel que soit le type de sol (BOYER, 1969).

LEE et WOOD (1971 *b*) ont étudié en lames minces la structure de très nombreux nids et ont montré qu'à part les Macrotermitinae (connus seulement en Afrique, dans le sud et le sud-est de l'Asie et en Indonésie), la plupart des autres termites incorporaient des excreta dans leurs termitières.

Ces auteurs ont observé en Australie chez *Coptotermes lacteus*, *Nasutitermes exitiosus* et *N. triodiae* la construction, selon la même technique que celle des Macrotermitinae, de nids à structure spongieuse que ces termites rendent secondairement plus compacte par apport de particules fines et éventuellement d'excreta. La dureté de ces termitières est souvent liée à la compacité de leur structure.

D'autres termites utilisent leurs excreta plus ou moins fluides pour cimenter des éléments du sol. LEE et WOOD (1971 *b*) ont observé un tel comportement constructeur en Australie chez *Amitermes laurensis*, *Microcerotermes nervosus*, *Tumulitermes pastinator* et plusieurs autres termites. L'importance des dépôts d'excreta varie beaucoup selon les parties des termitières ; les excreta sont aussi beaucoup plus grossièrement disposés dans les galeries que dans les murailles.

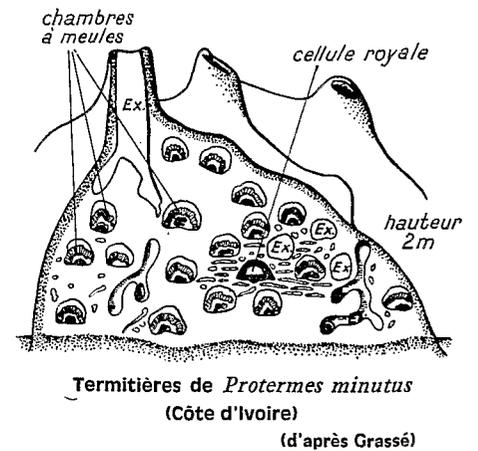
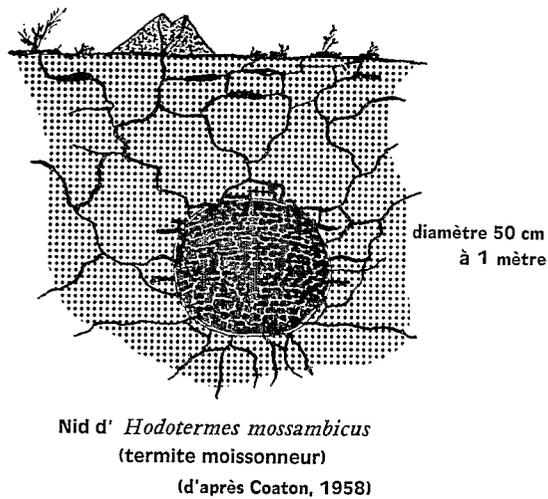
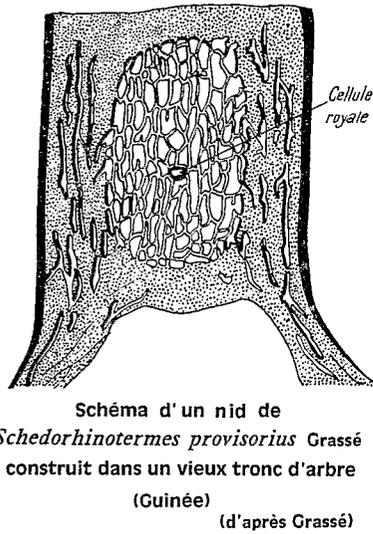
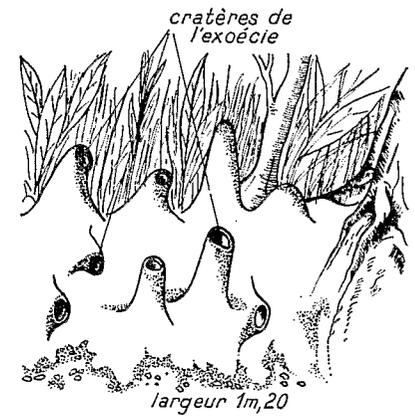
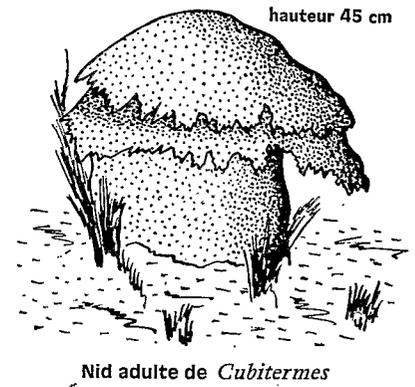
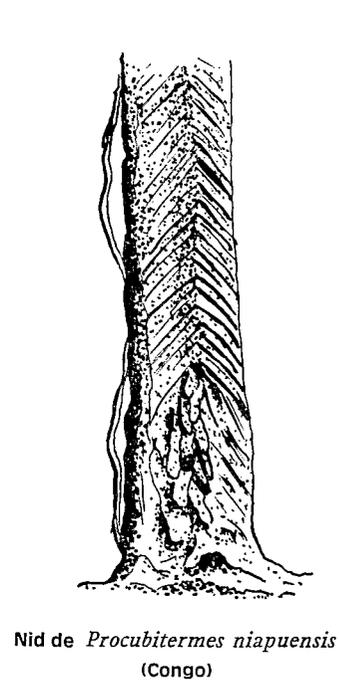
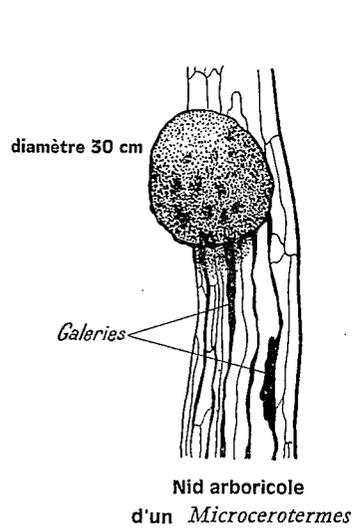
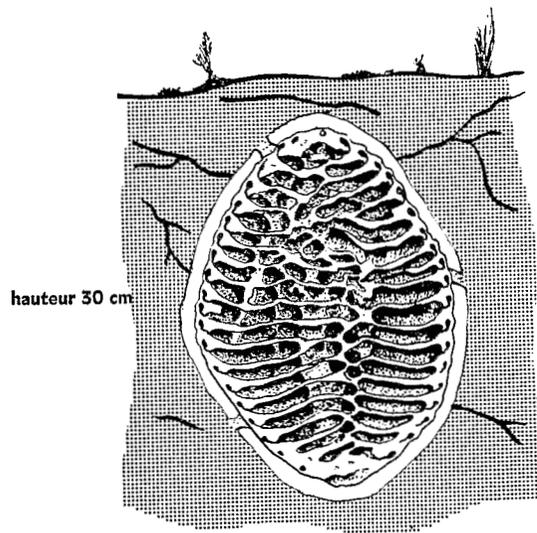


FIGURE 1. — Diversité des nids de Termites.



Nid d' *Apicotermes arquieri*
(République Centrafricaine)

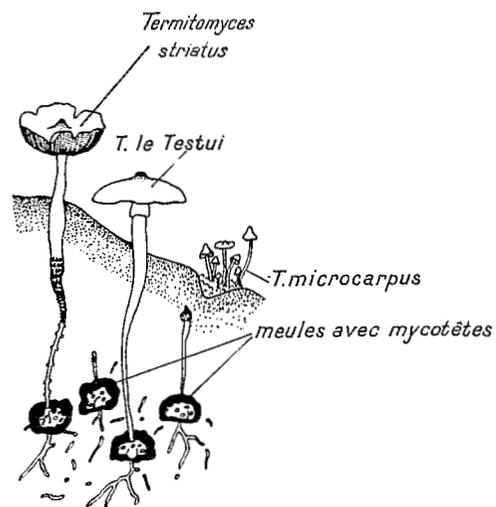
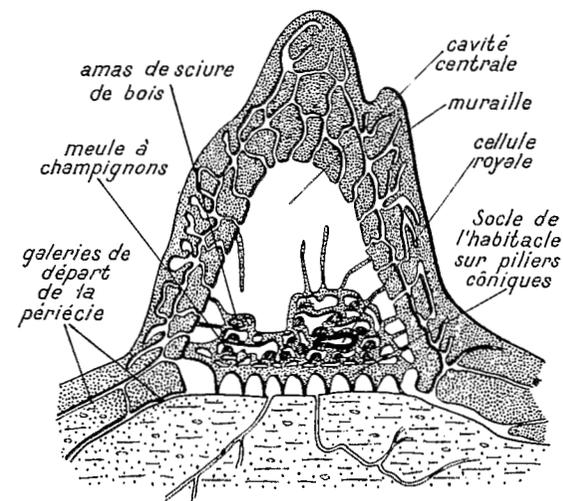


Schéma du développement
de trois espèces d'Agarics
termitophiles (d'après Heim)



Nid adulte de *Bellicositermes natalensis*
(d'après Grassé)



Nid d' *Amitermes meridionalis* (Termitières magnétiques-Australie)



Nid de *Bellicositermes rex* dans la savane africaine
(République centrafricaine)

FIGURE 2. — Diversité des nids de Termites (suite)

Certains termites utilisent pour la construction de leurs nids essentiellement leurs excréta encore riches en débris végétaux non digérés et ils n'y incorporent que très peu d'éléments pédologiques. Tel est le cas par exemple pour les termitières de *Mastotermes darwiniensis* et de *Porotermes adamsoni*, mais c'est aussi le cas pour la nurserie et le revêtement des galeries de *Nasutitermes exitiosus* vu plus haut.

Coptotermes acinaciformis (toujours d'après LEE et WOOD, 1971 *b*) édifie des termitières en carton constitué de boulettes fécales de bois mâché collées entre elles par des excréta. *C. lacteus*, autre termite australien, pour la nurserie de sa grosse termitière épigée crée une structure lamellaire à partir d'excréta fluides riches en très petits fragments de bois.

A quelques exceptions près, les murs des galeries de termites sont tapissés d'excréta.

NOIROT (1969) distingue les constructions par addition (genre *Cubitermes*) des constructions par réorganisation permanente (genre *Bellicositermes*) où la termitière d'abord souterraine finit par être épigée en conservant le même plan d'organisation tout au long de son développement.

Selon les espèces, les termitières peuvent demeurer en vie de 10 à 100 ans et même parfois plus, comme cela a été le cas pour une termitière de *Nasutitermes triodiae* observée par LEE et WOOD dans la savane tropicale australienne près de Darwin.

Le lecteur que le sujet intéresse trouvera une description des grands types de nids dans GRASSE (1949) et NOIROT (1969), une description des nids de *Macrotermes nigeriensis* dans NYE (1955), une étude de la genèse du tumulus géant de *Bellicositermes rex* dans GRASSE, NOIROT (1957) et NOIROT (1969), une étude de la structure et de l'accroissement des nids d'*Apicotermes* Holmgren dans BOULLON (1964 *b*) et une étude des diverses termitières australiennes dans LEE et WOOD (1971 *b*).

L'existence d'une circulation d'air continue a pu être montrée dans le nid de *Macrotermes natalensis*. Celle-ci est liée aussi bien à des courants de convection qu'à une perméabilité de la muraille du nid, variable au cours de l'année (LUSCHER, 1955; RUELLE, 1964; LOOS, 1964).

Les termites sont extrêmement sensibles aux mouvements d'air; certains termites peuvent détecter des mouvements d'air moins importants que ceux pouvant exister dans une pièce fermée. Cette sensibilité, qui se localise sur les antennes, explique que les termites de bois puissent conserver une épaisseur de bois égale à celle d'une feuille de papier entre eux et l'air libre (HOWSE, 1966).

La température des termitières vivantes est toujours plus élevée — parfois même d'une dizaine de degrés — que celle des dômes de terre voisins, et elle se trouve étroitement liée au métabolisme des termites. La présence de termites ailés peut accroître la température de la termitière de 5 à 7° (HOLDAWAY et GRAY, 1948); la zone de la nurserie y est aussi plus chaude.

La température de la termitière de *M. natalensis* peut présenter des variations de 3 °C et plus selon les circonstances atmosphériques. Quant à la concentration en CO₂ dans l'habitable, elle est en moyenne plus faible en saison sèche (0,6 %) qu'en saison des pluies (1 à 1,5 %) et elle évolue suivant un rythme nycthéral parallèle à celui de la température extérieure, atteignant jusqu'à 3 % pendant la journée (RUELLE, 1964).

Protozoaires, bactéries et champignons symbiotiques

Chez les Mastotermitidae, Kalotermitidae, Termopsidae, Hodotermitidae, Rhinotermitidae et Serritermitidae, existent dans une ample dilatation de l'intestin postérieur, des protozoaires hyperflagellés très particuliers qui digèrent la cellulose (Polymonadines et Hypermastigines).

Chez les termites dits supérieurs (ou Termitidae), les auxiliaires de la digestion de la cellulose sont des bactéries demeurant dans l'intestin postérieur des insectes. LEE et

WOOD (1971 *b*) rapportent ainsi qu'HUNGATE a pu isoler de l'intestin d'*Amitermes minimus* à la fois un clostridium et un actinomycète, tous deux capables de décomposer la cellulose.

Ces deux mêmes auteurs jugent cette symbiose des termites avec les bactéries cellulolytiques plus simple que celle existant chez les ruminants où se produit secondairement une fermentation méthanique et où les bactéries semblent fournir par elles-mêmes un appoint alimentaire beaucoup plus important.

Dans les termitières des termites champignonnistes, ou Macrotermitinae, existent des meules composées de bois mâché ou de « confetti » de feuilles, et imbibées de salive. JOSENS (1971), par un marquage au noir de fumée de galettes de bois collé servant d'aliments à 4 espèces de Macrotermitinae, a vérifié l'hypothèse de la nature fécale des meules. Sur celles-ci, maintenues à humidité et à température constantes (28-30°), se développent des Basidiomycètes agaricinés appartenant aux genres *Termitomyces* ou *Xylaria*.

« Ordinairement, seul le champignon *Xylaria nigripes* pousse dans les meules à champignons des termitières d'*Odontotermes redemanni*, les spores des autres champignons ne s'y multiplient pas. Un agent antimicrobien, contenant de l'acide caprilique, est présent dans la sécrétion de la reine. Cette substance active, qui n'est synthétisée que par la reine, empêche, *in vitro*, le développement de tous les micro-organismes autres que *X. nigripes*. Elle semble être distribuée aux autres régions de la termitière, où se trouvent les meules à champignons, par les ouvriers et soldats qui, après avoir léché la sécrétion de la reine, cimentent les particules du sol. Ce pourrait être un des facteurs responsables du développement spécifique de *X. nigripes* dans les meules à champignons des termitières d'*O. redemanni*. » (SANNASI, 1969).

Ces meules paraissent être par elles-mêmes l'aliment le plus important, sinon le seul, dont les Macrotermitinae se nourrissent. L'enlèvement, selon les sous-familles, de la partie inférieure ou de la partie latérale de ces meules par les ouvriers est compensé par des apports au moins équivalents à la face supérieure; la meule est en perpétuelle reconstruction. Le cas des meules d'*Acanthotermes* est compliqué du fait que ces meules sont d'abord attaquées par dedans et à certains moments entièrement mangées (GRASSÉ, 1959).

Cellulose et lignine sont les constituants quantitativement les plus importants de la meule, qui contient, en plus, des glucides variés (amidon, arabinose, etc.) et des composés pectiques. Des substances de croissance, des vitamines et des acides aminés indispensables y sont encore présents. La meule est un aliment complet utilisé en presque quasi-totalité par l'insecte, dont les excréments s'avèrent par suite très restreints.

Les *Termitomyces* des meules paraissent exercer une double action; ils dégradent et digèrent la lignine et, du même coup, ils démasquent la cellulose. Celle-ci, plus ou moins modifiée, est alors attaquée par les bactéries cellulolytiques de l'intestin postérieur des termites ouvriers. Les Macrotermitinae recourent donc pour s'alimenter à une double symbiose: la première avec un champignon, la deuxième avec des bactéries (GRASSÉ, 1959).

Il a été montré qu'à côté de leur rôle nutritif, les champignons de termitières avaient aussi une action dans le microclimat du nid en tant qu'agents de régulation de la température et de l'humidité (LUSCHER, 1951). Cette production de chaleur serait aussi liée à l'activité des bactéries présentes. NOÏROT (1969), estime que le métabolisme même des insectes joue un rôle essentiel dans l'élévation de température du nid.

Diversité des termites

On distingue actuellement 6 familles de termites, rassemblant environ 190 genres et un peu moins de 2 000 espèces vivantes (KUMAR KRISHNA, 1969):

1. — Les MASTOTERMITIDAE représentés par une seule espèce primitive d'Australie septentrionale: *Mastotermes darwiniensis*.

2. — Les KALOTERMITIDAE. Ce sont des termites primitifs sans ouvriers et à couple royal unique. Ils forment des colonies, renfermant au maximum 5 000 individus. Ces colonies se localisent dans le bois et s'avèrent d'étendue limitée. Leurs crottes moulées sont d'aspect très caractéristique.

Le genre *Cryptotermes* est commun dans toute l'Afrique Occidentale, il affectionne les bois bien sains et secs ; ses soldats sont typiques.

Le genre *Néotermes* renferme de nombreuses espèces attaquant les parties sèches des arbres vivants, certaines peuvent être ainsi parasites des cacaoyers, des théiers ou des tecks.

3. — Les HODOTERMITIDAE forment des colonies complètes avec ouvriers et soldats. Les espèces sont peu nombreuses dans cette famille. GRASSE (1949) divise cette famille en deux : les TERMOPSIDAE qui sont des termites demeurant dans le bois et les HODOTERMITIDAE *sensu stricto* qui sont des termites moissonneurs (genres *Hodotermes* (cf. fig. 1) et *Anacanthotermes* par exemple).

4. — Les RHINOTERMITIDAE. Cette famille renferme peu de genres, mais elle a une très grosse importance économique. On y rencontre notamment les deux termites de France : *Reticulitermes lucifugus*, et *Reticulitermes flavipes*.

Le genre *Coptotermes* est un genre pantropical très important, dont les soldats possèdent une glande frontale rejetant un liquide blanc et visqueux, d'où le surnom de « termites à latex » donné à ces insectes. *Coptodermes sjöstedti* est un des termites les plus nuisibles d'Afrique (Basse Côte d'Ivoire, Guinée). Ses colonies, logées dans le bois, restent toujours en communication avec le sol pour l'humidité, ce qui n'empêche pas ces termites de s'attaquer à des bois très secs. Leurs nids sont des sortes d'éponges à trame serrée, construites en carton de bois d'origine stercorale.

5. — Les SERRITERMITIDAE du Brésil, ancienne sous-famille des Rhinotermitidae élevée au rang de famille par EMERSON (1965).

6. — Les TERMITIDAE (ou termites supérieurs). Cette dernière famille renferme les 3/4 des isoptères décrits et plus des 9/10 des termites africains. Le mode de vie de ces termites varie d'un genre à l'autre ; la nidification y est notamment très variée, et des différences considérables peuvent se manifester à l'intérieur d'une même sous-famille.

On distingue dans les Termitidae 4 sous-familles, à savoir :

— *Les Macrotermitinae*, où l'on trouve :

Les *Bellicositermes* et les *Macrotermes*, termites champignonnistes de grande taille (cf. fig. 3) formant des colonies de plusieurs millions d'individus avec possibilité de 2 à 3 termitières à l'hectare. Ces termites vont à des distances considérables du nid par un réseau de galeries souterraines ou couvertes, appelé périécie.

Les *Odontotermes*, à termitières modestes, les *Protermes* qui construisent en Afrique des nids à cratères typiques et à exoécie très développée (cf. fig. 1). L'exoécie, qui est l'ensemble des galeries reliées aux cratères, n'est pas en communication avec l'intérieur du nid, et donc non parcourue par les termites.

Citons enfin les *Microtermes*, termites de très petite taille dont certaines espèces installent leurs nids dans la paroi ou au voisinage immédiat des grandes constructions précédentes.

— *Les Nasutitermitinae*. On y rencontre :

Les *Trinervitermes* qui sont des termites moissonneurs s'attaquant aux feuilles des litières sèches et aux tiges de graminées.

Les *Nasutitermes*, dont certaines espèces font sur les arbres des demeures en carton brun foncé, formé de bois mâché. Les *Nasutitermes* renferment en Asie et en Mauritanie de nombreuses espèces nuisibles pour les boiseries et les habitations. En Amérique, ils n'ont qu'une extension limitée. En Afrique, ils n'édifient le plus souvent que de petits édifices et ne s'intéressent pas aux bois morts, mais mangent des débris végétaux. En Australie, certains *Nasutitermes* (*N. triodiae* Frogg et *N. exitiosus* Hill) peuvent édifier des nids de plus de 4 mètres de hauteur.

— Les *Amitermitinae*. On y trouve :

Les *Amitermites* qui édifient en Australie de grosses termitières parfois orientées (termitières magnétiques) (cf. fig. 2), mais en Afrique n'édifient le plus souvent que de petits monticules ; les nids d'*A. evuncifer* peuvent cependant en Guinée atteindre 4 mètres. *A. excellens* en Guyane est au contraire arboricole (cf. fig. 1).

Les *Anoplotermes*, qui édifient au Brésil d'étroites termitières de 2 mètres, mais en Afrique ne bâtissent pas au dessus du sol.

Les *Microcerotermes* qui se nourrissent de bois en décomposition et édifient des nids en carton stercoval (cf. fig. 1).

— Les *Termitinae*, dont la plupart sont humivores.

Parmi eux, les *Cubitermes* édifient des nids en forme de champignons à un ou plusieurs chapeaux, en forme de colonnes trapues plus ou moins coalescentes, ou encore en forme de monticules coniques (cf. fig. 1).

Le genre *Proculitermes* (Afrique équatoriale) édifie des galeries en « larmiers » sur les troncs d'arbres (cf. fig. 1).

Le genre *Apicotermes* (de la Guinée au Congo) possède des ouvriers humivores et édifie en mortier stercoral des nids souterrains à rampe intérieure hélicoïdale (cf. fig. 2).

Basée essentiellement sur la morphologie des soldats, une clé des familles et des genres de termites africains a été publiée en 1965 par BOUILLON et MATHOT. Cette clé peut être fort utile, et elle donne en annexe divers renseignements sur la récolte des termites.

Cependant, seul un spécialiste peut vraiment déterminer avec certitude les termites. Aussi le pédobiologiste devra-t-il toujours avoir recours à lui pour son matériel, en lui communiquant non seulement les différentes formes de termites, mais aussi la localisation et la description précise des nids.

RELATIONS AVEC LES FACTEURS ABIOTIQUES DU MILIEU

Les termites et l'eau

Les termites possèdent des téguments assez minces, aussi sont-ils très susceptibles à la dessiccation et doivent-ils vivre dans une atmosphère constamment humide. L'eau leur est aussi nécessaire pour la salive, qui, chez eux, prend une importance toute particulière ; les *Macrotermitinae* notamment en font grand usage dans leurs constructions.

Si la termitière est menacée de dessèchement, les termites l'abandonnent ou l'humidifient.

Les termites utilisent l'eau en nature que renferment leurs aliments. Les espèces souterraines suivent les niveaux hygrométriques qui leur conviennent, et dans les grandes termitières des zones sahéliennes, les termites peuvent descendre chercher l'eau à plusieurs mètres sous terre pour maintenir l'humidité de leur habitat ; KALSHOVEN (1941) a signalé dans l'est de l'Inde des termites descendant chercher l'eau à 4 mètres, MARAIS (1950) en Afrique du Sud en a signalé qui descendent la chercher à 12 mètres, et même à 30 mètres une année de grande sécheresse.

Les *Psammotermes* du Sahara se trouvent également dans des zones où la terre est légèrement humide en profondeur, mais ils peuvent aussi édifier des constructions, de la taille du poing à celle d'une tête, en plein sable sec et meuble ; ces constructions

sont cependant très nettement humides, car les *Psammodermes* remontent de l'eau sur plusieurs mètres, ainsi que de l'argile pour l'édification même du nid (GRASSÉ et NOÏROT, 1948). L'eau produite par le métabolisme des termites contribue aussi à maintenir l'humidité des nids.

Les *Cubitermes* humivores et les *Trinervitermes* moissonneurs ont des besoins en eau limités. BODOT (1967) trouve ainsi en Côte d'Ivoire chez *C. severus* 0,54 % d'eau dans les parties supérieures des termitières et seulement 10 à 15 % d'eau dans leur socle. Ces *Cubitermes*, comme ceux des savanes brûlées de Guinée et d'Afrique occidentale, trouvent en période de sécheresse refuge dans le socle alvéolaire des nids ou plus en profondeur.

Les *Bellicositermes* champignonnistes ont des besoins en eau plus élevés. BODOT (1967) a trouvé dans leurs nids des humidités de 15 à 30 % (de l'échantillon sec) et il estime qu'une termitière de 2 m³ renferme environ 200 litres d'eau. Aussi, les termitières de ces espèces se localisent-elles près des fissures, des boqueteaux et des galeries forestières, au-dessus des nappes d'eau permanentes ou des nappes suspendues et temporaires.

Les *Bellicositermes bellicosus* de la région du Tchad, en fin de saison sèche, abandonnent certaines parties de leur nid et en arrosent les autres (notamment les abords de la loge royale), en crachant de la salive et en régurgitant le contenu aqueux de leur jabot.

Cyclotermes magdalenae de la région de Bongor au Tchad, en fin de saison sèche, arrose de gouttes hyalines (salive ou eau pure ?) les parois des termitières sur lesquelles ils bâtissent, ainsi que les chemins suivis par les colonnes de travailleurs.

LEE et WOOD (1971 a) suggèrent aussi la possibilité pour certains termites de disposer d'une eau d'origine métabolique, formée à partir de la décomposition des glucides et qui pourrait même s'accumuler localement dans les parties les plus imperméables des termitières.

Autres besoins des termites

En plus d'une atmosphère humide, les termites ont besoin de matériaux fins de type argileux pour l'édification de certaines parties de leurs termitières. Dans les sols sableux, les termites peuvent aller chercher très loin ou très profondément ces minéraux argileux qui, par leur absence, peuvent empêcher l'extension des termites. A Yangambi (Congo), MEYER (1960) a noté que sur des dépôts à 30 % d'argile existaient 4 à 7 grosses termitières à l'hectare, soit 2 000 m³ de terre travaillée, alors que sur un autre dépôt à 20-30 % d'argile, les termitières ne correspondaient qu'à un volume de 1 200 à 1 500 m³ à l'hectare.

Cette préférence pour les sols argileux est cependant loin d'être générale et BOUILLON (1964 a) a montré, par des élevages en laboratoire, que *Cubitermes exiguus* Mathot préférerait le sable humide humifère ou, à défaut, le sable humide tout court à l'argile, même si celle-ci était humifère.

D'une manière générale, il semble que les termites humivores, tel par exemple *C. severus* en Côte-d'Ivoire, s'accommodent d'un sol à texture plus grossière que les termites champignonnistes et moissonneurs, pour autant que le rapport :

$$\frac{\text{argile} + \text{limon}}{\text{sables}} \times 100$$

soit supérieur à 10, aussi rencontre-t-on souvent ces termites sur les sols de pente (BODOT, 1967).

Une température relativement constante et élevée pendant une grande partie de l'année est aussi nécessaire aux termites, car ils supportent mal les saisons froides. TSAI PANG-HWA et CHEN NING SENG (1964), ont montré qu'en Chine, les principales

espèces de termites étaient étroitement dépendantes des facteurs climatiques et notamment de la somme des températures moyennes journalières. Enfin, pour les colonies populeuses, une végétation suffisante aux besoins nutritifs doit nécessairement exister.

Les populations de termites peuvent se modifier si les conditions du milieu viennent à changer.

BODOT (1967) a ainsi montré en Côte d'Ivoire que, par suite de l'extension des défrichements précédant de nouvelles cultures industrielles (palmiers à huile, hévéa, etc.), les fourmis Dorylines jouaient un rôle de premier plan dans la régression des *B. natalensis*. Par contre, seule la compétition interspécifique semble expliquer dans ce même pays l'expansion des *Amitermes evuncifer* au détriment des *Cubitermes severus*, dont les 2/5 des termitières sont actuellement colonisées plus ou moins par les *Amitermes*.

ABONDANCE DES TERMITES DANS LES SOLS

Les termites souterrains sont difficiles à estimer, mais l'on peut dire qu'ils sont partout présents dans les régions intertropicales, et notamment en Afrique.

Pour les grosses termitières qui occupent les savanes boisées, et dont les habitants orientent toute la dynamique des sols, on a de bonnes estimations de leur population. Une termitière de *Macrotermes bellicosus* en Afrique peut renfermer 2 millions d'individus, la densité des termitières étant de l'ordre de 2 à 3,5 à l'hectare ; ce qui donne une moyenne théorique de 400 à 700 *Macrotermes* au m² (HARRIS, 1955).

Dans une forêt ombrophile, de la cuvette congolaise, MALDAGUE (1964) a trouvé une densité de 1 000 termites au m² correspondant à une biomasse de 10 g (soit 100 kg/ha). Les termitières constituaient par elles-mêmes 22 tonnes de matériaux à l'hectare (ou 17,6 t à l'état sec).

On peut estimer que dans le nord du Nigeria (SANDS, 1965) et en Côte d'Ivoire (BODOT, 1967), existe une moyenne de 1 000 à 10 000 termites au mètre carré, soit une biomasse approchée de 5 à 50 g (LEE et WOOD, 1971 b).

En Australie, une termitière de *Coptotermes lacteus*, haute de 90 cm et large à la base de 180 cm, a été trouvée par GAY et GREAVERS (1935) renfermer 1 million d'individus manifestant leur activité sur 6 000 m². Encore en Australie, une termitière de *Nasutitermes exitiosus*, haute de 45 cm et large à la base de 120 cm, a été trouvée par HOLDAWAY, GAY et GREAVERS (1935) renfermer 700 000 à 1,8 millions d'individus.

LEE et WOOD (1971 b) ont trouvé dans la forêt à Eucalyptus du sud de l'Australie 600 *Nasutitermes exitiosus* au mètre carré, soit une biomasse de 3 g au mètre carré, et de 6 g en comptant les 8 autres espèces de termites présents.

L'abondance des termitières dépend souvent de l'importance des débris végétaux. NYE (1955) a ainsi trouvé dans la région déboisée d'Ibadan (Nigeria) une densité d'une demi-termitière de *Macrotermes nigeriensis* à l'hectare, alors que dans une forêt récemment défrichée la densité de ces mêmes termitières était de 6 à l'hectare.

BOUILLON et KIDIÉRI (1964) en République Centrafricaine ont utilisé les photographies aériennes pour rechercher les corrélations susceptibles d'exister entre la densité des termitières de *Bellicositermes bellicosus rex* et la géologie ou la pédologie du lieu, les termites pouvant être trouvés en corrélation assez étroite avec la nature du lieu. GOODLAND (1965) a ainsi trouvé en Guyane britannique (nord de la savane Rupununi) que les termitières étaient limitées aux sols les plus pauvres ayant une somme Ca + K + Mg inférieure à la moitié de celle des sols dépourvus de termitières. La capacité de rétention d'eau et la couverture végétale y étaient aussi réduites de 5 %, la teneur en azote de 10 %. Il est toutefois à noter que le matériel des termitières était cependant plus riche en bases, azote et carbone que le sol lui-même.

ACTION DES TERMITES DANS LA DESTRUCTION DES DEBRIS VEGETAUX

Ordinairement, les termites ingèrent les débris végétaux après les avoir recouverts de terre. Les termites n'aiment pas s'exposer à l'air libre, exception faite de quelques espèces qui sortent parfois en colonnes la nuit ou par temps couvert. De très nombreuses espèces de termites s'attaquent aux diverses cultures tropicales (HARRIS, 1971).

Nous avons vu que les termites du bois (Kalotermitidae, Termopsidae), possèdent pour la digestion de la cellulose des protozoaires flagellés dans leur panse rectale, les Termitidae possèdent des bactéries cellulolytiques dans leur intestin postérieur, et les termites champignonnistes utilisent des champignons pour dégrader la lignine et démasquer la cellulose. Les termites assimilent surtout les produits de décomposition de la cellulose : hémicelluloses (hexosanes et pentosanes), amidon, sucres, tous corps plus abondants dans l'aubier et les bois morts déjà fortement colonisés par les bactéries et les champignons.

LEE et WOOD (1968) ont étudié dans le sud de l'Australie *Nasutitermes exitiosus* (Hill), termite qui se nourrit de bois mort, et ils ont noté que les fonctions digestives de ce termite font passer le rapport lignine sur cellulose de 0,5 dans la nourriture à 5 dans les termitières.

De nombreux termites ouvriers paraissent aussi pouvoir détruire les substances humiques des horizons supérieurs des sols, excréant un sol libre d'humus ; tel serait le cas des *Cubitermes*, des *Apicotermes*, des *Thoracotermes* (*Termitinae*) et de certains *Cornitermes* (*Nasutitermitinae*) d'Amérique du Sud.

Les termites sont très nombreux, en forêt comme en savane. Ils participent activement à la disparition des litières végétales, contrecarrent les processus d'humification, et même pour certaines espèces, contribuent à détruire les substances humiques déjà formées. Pour cette raison, la jachère, le mulching et le brûlis contrôlé ne peuvent améliorer le sol, comme ces pratiques le font dans les pays tempérés ; et cela d'autant plus qu'à l'action des termites s'ajoute une activité bactérienne, qui tend dans les sols ferrallitiques des régions équatoriales à détruire rapidement les acides humiques formés, tout en y favorisant l'accumulation des acides fulviques (BACHELIER, 1960 a, 1963). BOYER (1971) a cependant observé que la matière organique passée par le tube digestif des termites humivores a acquis une certaine stabilité vis-à-vis des agents de dégradation de l'humus, ce qui rend souvent, en savane comme en forêt, les abords des termitières « humivores » plus humiques que la surface des sols voisins.

MALDAGUE (1964) estime que dans la forêt de la cuvette centrale congolaise, les termites consomment approximativement six à sept tonnes de matières organiques par an et par hectare, soit environ 50 % de la matière végétale tombée au sol. Ils s'avèrent incontestablement les premiers responsables de la disparition rapide des litières.

LEE et WOOD (1971 b), reprenant les calculs de MALDAGUE, en jugent les résultats trop élevés et ramènent la consommation de l'apport végétal à seulement 35 %. Ces mêmes auteurs estiment que dans la forêt sèche à Eucalyptus près d'Adélaïde (Australie) les populations de *Nasutitermes exitiosus* détruisent 16,6 % du bois mort, 9 % étant métabolisés et 7,6 % étant incorporés dans les termitières ; mais, huit autres espèces de termites représentant ensemble une biomasse à peu près analogue sont aussi présentes dans cette forêt.

Le métabolisme des termites dans les habitats tropicaux à fortes populations approche ou excède 100 Kcal/m²/an, c'est-à-dire qu'il est voisin du métabolisme des gros herbivores et de celui des principaux décomposeurs, qui sont dans ces mêmes habitats estimés respectivement à 57 et à 129 Kcal/m²/an (LEE et WOOD, 1971 b).

ACTION DES TERMITES SUR LA MORPHOLOGIE DES SOLS

Termitières épigées

Ces termitières sont construites à partir d'un ciment argileux « chargé » avec des matériaux inertes en proportions variables selon la région du nid construite. Certaines zones de l'habitable (loge royale notamment) sont très argileuses. Par contre, les murailles de la termitière ont une texture plus sableuse. Le ciment argileux est constitué par de fines particules terreuses triturées et humidifiées, aussi les grosses termitières à *Bellicositermes* sont-elles souvent plus nombreuses dans les sols argileux.

Les matériaux inertes qui « chargent » le béton sont des grains de quartz, des minéraux variés, ou des pseudosables ferrugineux que les termites transportent dans leurs mandibules. Tous ces matériaux n'ont pas la même origine, mais ils proviennent essentiellement des horizons inférieurs : horizon d'accumulation, horizon de départ ou même roche-mère.

Pour une espèce donnée et pour une construction déterminée de la termitière, la composition granulométrique est sensiblement constante, quel que soit le type de sol (BOYER, 1969).

Les conclusions des différents auteurs (HARRIS, 1954 ; HESSE, 1955 ; BOYER 1958 a, etc.) sont en effet, que les matériaux qui constituent les grosses termitières épigées proviennent principalement des horizons profonds du sol.

L'étude dans l'Est africain des termitières de trois espèces de *Macrotermes* (*M. goliath*, *M. bellicosus* et *M. natalensis*) a montré à HESSE que la composition mécanique de ces termitières correspondait à celle du sol entre 60 et 150 centimètres. Les modifications des propriétés physiques du sol au cours de la construction ne résultent que de la disposition nouvelle des matériaux dans les termitières.

NYE (1955), étudiant à Ibadan (Nigeria) des termitières de *Macrotermes nigeriensis* (hautes de 1,2 mètre et larges à la base de 2 mètres) a trouvé que la muraille de ces termitières ne renfermait pas de particules supérieures à 4 mm ; la très grosse majorité de ces particules était inférieure à 2 mm et correspondait à la composition mécanique du sol entre 30 et 75 cm. Dans l'intérieur même de la termitière se manifestait une chute brutale des particules supérieures à 0,5 mm, chute due à un apport argileux issu des horizons profonds du sol. L'horizon humifère de surface ne paraissait pas avoir été utilisé.

STROOPS (1964), tout en confirmant par des études micromorphologiques ces diverses observations, a noté en plus dans les termitières de *Macrotermes natalensis* des plateaux Batéké (Congo) deux types de structure possédant des caractères chimiques distincts : la structure « granulaire » des parties extérieures de la muraille, édifiée avec un matériel issu du sous-sol et n'ayant pas subi de grands changements, et la structure « en calottes empilées », qui se rencontre dans les parties intérieures de la termitière et qui est édifiée avec un matériel de construction d'origine toujours profonde, mais bouleversé et renfermant ici de la matière organique.

Ce même auteur a aussi noté dans les termitières de *Cubitermes* une augmentation considérable de l'argile et de la matière organique.

Cette origine profonde des matériaux constituant les termitières n'est valable que pour les grosses termitières épigées, car les termites construisant de petites termitières plus ou moins hypogées utilisent souvent les matériaux des horizons supérieurs du sol.

ROBINSON (1958), étudiant au Kenya des sols à *Odontotermes badius*, en est arrivé à la conclusion que les matériaux utilisés par ces termites ont vraisemblablement une

origine supérieure, or il s'agit là de termites à nids hypogés n'édifiant en surface que de petits monticules et des galeries couvertes. Il en est de même pour *Nasutitermes sp.* qui édifie de petits édifices hémisphériques d'environ 30 cm de haut. HARRIS (1949) a aussi noté en Uganda que les constructeurs de petites termitières travaillaient entièrement dans les horizons supérieurs des sols.

En ce qui concerne la vitesse de construction des termitières épigées, NYE (1955) a observé l'édification d'une termitière de 60 cm de haut en un mois et l'édification d'une termitière d'un mètre cinquante en moins d'un an.

Quand la croissance de la termitière épigée s'arrête (sa hauteur variant selon les régions), la végétation herbacée tend à la recouvrir; elle demeure en activité encore un certain temps, puis sa population se raréfie, et elle meurt. La termitière s'affaisse alors lentement, ses galeries se comblent, une chaîne de sols s'établit sur ses pentes, puis l'érosion étale et répartit tout autour les matériaux que les termites avaient remontés en surface; des arbustes tendent à s'implanter à la périphérie plus humide du dôme de terre, qui reste le dernier vestige de l'ancienne termitière (GRASSÉ et NOIROT, 1957).

Ces vieilles termitières abandonnées déterminent le relief typique des grandes zones de savane herbacée, qui succèdent au recul de la forêt; elles peuvent aussi parfois influencer sur la végétation. AUBREVILLE (1959) a ainsi remarqué qu'au Ghana, les plaines côtières vues d'avion présentent des alignements de fourrés. La cause de ce morcellement dirigé doit être rapportée aux feux de brousse orientés par un vent qui, sur la côte du Ghana, souffle dans une direction constante S.O.-N.E. Les feux sont guidés dans leur cheminement par l'obstacle des termitières, car les lambeaux de végétation effilochés qui demeurent sont en fait des alignements de termitières buissonnantes. La végétation ligneuse dans sa phase ultime ne se maintient partiellement ici qu'en coiffant les termitières.

Remontées et recouvrements

Nous avons observé au Cameroun le passage de la forêt à la savane herbacée puis arbustive.

Comme l'a écrit ERHART (1956), la forêt forme le filtre qui permet dans les sols ferrallitiques la séparation entre la phase migratrice soluble et les minéraux résiduels de la pédogénèse; l'érosion y est limitée. Par contre, dès que la forêt, le plus souvent sous l'action de l'homme, vient à disparaître ou même simplement à s'éclaircir, l'érosion se manifeste intensément. Rappelons que FOURNIER (1960) l'estime, pour le Sud Cameroun et sur sol nu, à plus de 1 000 tonnes par km² et par an.

Les horizons supérieurs des sols ferrallitiques sont rapidement entraînés par l'érosion en nappe; des nappes de gravats correspondant aux dépôts résiduels se forment et les horizons d'accumulation des hydroxydes mis à nu se cuirassent en donnant des sols plus ou moins remaniés mais généralement infertiles. Les termites remontent alors en surface, et à travers les cuirasses où les débris cuirassés, les éléments fins qu'ils prélèvent en profondeur dans la zone d'altération de la roche-mère. On a formation d'un nouveau sol, avec souvent démantèlement des cuirasses. Les arbustes qui s'implantent sur les vieilles termitières écroulées ou en bordure des termitières actives, favorisent aussi le démantèlement des cuirasses.

Avec le recouvrement des éléments grossiers de surface par des éléments fins prélevés en profondeur, des nappes de gravats ou des accumulations gravillonnaires de surface, résultant d'anciennes érosions ou d'apports, peuvent ainsi se trouver enterrées et l'on aura alors des profils pédologiques, où il faudra bien se garder de considérer l'horizon gravillonnaire comme en place et résultant de processus physico-chimiques. TRICART (1957) a ainsi observé au Soudan le démantèlement des cuirasses ferrugineuses quaternaires ou pliocènes par les termites.

Au Cameroun, cette remontée d'éléments fins recouvrant les éléments cuirassés ou

les gravillons, vestiges des anciens sols ferrallitiques, s'effectue dans toute la zone de savane qui s'étend de la forêt au plateau de l'Adamaoua (ligne de faite entre la mer et le Tchad). Les termites qui y participent sont, dans le sud, des termites édifiant de grands dômes d'un à deux mètres de haut et de 4 à 5 mètres de base (vraisemblablement du genre *Bellicositermes*), ou, plus au nord et plus localement, des *Cubitermes* à termitières-champignons. Les grosses termitières en dôme donnent une géomorphologie toute particulière aux savanes et orientent la genèse des sols complexes de ces savanes. Ces termitières abandonnées s'effondrent rapidement, elles se recouvrent d'herbes (notamment d'*Imperata cylindrica*), et petit à petit s'implantent à leur pourtour des arbustes nouveaux. Ces arbustes n'appartiennent plus à la cénose de l'ancienne forêt qui jadis recouvrait ces lieux, et qui depuis a reculé; ils supportent les feux de brousse annuels et permettent progressivement un passage à la savane arbustive.

BOYER (1969) estime que, sans tenir compte de l'érosion, dans les savanes de la République Centrafricaine, les termitières de *Bellicositermes bellicosus rex* (hauteur = 1,90 m, diamètre = 30 m et densité de 10 termitières/ha) peuvent déterminer un recouvrement de 37 à 40 cm en 10 ans et les termitières de *Bellicositermes natalensis* (hauteur = 1,20 m, diamètre = 30 m et densité de 10 termitières/ha) un recouvrement de 8 à 9 cm en 10 ans.

LEE et WOOD (1971 a) ont calculé qu'en Australie, l'érosion des diverses termitières, en négligeant les pertes par l'érosion de nappe et le vent, pouvait permettre la formation d'un horizon superficiel épais de 10 cm en 250 à 1 250 ans, selon les régions et les populations de termites.

WATSON et GAY (1970) ont observé que les termites moissonneurs, en dénudant la surface des sols, en favorisent fortement l'érosion; les termitières imperméables se trouvent alors mises en relief.

Au Congo, MALDAGUE (1961) estime que la position des industries mésolithiques dans les sols s'accorde avec la vitesse de recouvrement liée à la densité des termitières, et les études micromorphologiques de STROOPS (1968) ont confirmé l'origine profonde des matériaux constituant la partie supérieure de ces sols.

DE PLOEY (1964) juge qu'au Congo, la formation des nappes de gravats doit dater de la phase paroxysmale de la période subaride du Léopoldvillien (10 000 - 50 000 B.P. (1)) qui succéda elle-même à la période chaude et humide du Njilien. Les recouvrements dateraient de la fin de la période subaride du Léopoldvillien, voire du début de la période humide actuelle du Kibangien. L'âge maximal des dépôts de la couverture pourrait alors s'élever à quelque 10 000 ans. L'activité maximale des termites se situerait ainsi dans un paléoclimat plus sec que le climat actuel. L'intervention de termitières du genre *Macrotermes* pourrait probablement être envisagée. DE PLOEY note cependant que dans certains cas, le dépôt final des couvertures argilo-sableuses sur les nappes de gravats peut s'expliquer simplement par l'action du ruissellement ou du colluvionnement.

Nous-mêmes (BACHELIER, LAPLANTE, 1954) avons montré dans l'Adamaoua (Centre-Cameroun) la possibilité de retournement des profils, théorie depuis reprise et développée par SEGALIN (1969). Les termites ne peuvent en effet expliquer tous les recouvrements (COLLINET, 1969; LÉVÊQUE, 1969; RIQUIER, 1969; GRAS, 1970).

Comme le souligne le Professeur GRASSÉ, « sur des surfaces plusieurs fois égales à celle de la France, le sol en Afrique a été remanié, imbibé de salive et travaillé par les termites; les conséquences pédologiques en sont très importantes ».

Cuirasses termitiques

L'origine termitique de certaines cuirasses ferrugineuses a été souvent suggérée.

NAZAROFF et BURR (1931) ont les premiers pensé que les masses de cuirasses ferrallitiques brunes et spongieuses que l'on rencontre en Angola pouvaient être dues à la

(1) BP = avant 1950, date d'utilisation des isotopes.

« ferruginisation des termitières » ; ces masses vont de 400 cm³ à plusieurs dizaines de m³.

ERHART dans plusieurs notes à l'Académie des Sciences (ERHART, 1951 *a*, 1951 *b*, 1953), ainsi que dans son livre sur « la genèse des sols en tant que phénomène géologique » (ERHART, 1956), a défendu l'origine termitique de certaines cuirasses ferrugineuses très répandues dans la zone soudanaise d'Afrique, la vallée du Niari et le massif du Chaillu (Moyen Congo). D'après cet auteur, la structure vacuolaire de ces cuirasses serait identique à celle des termitières ; on retrouverait dans leurs canaux un enduit blanc rappelant le vernis stercoral des termitières, et les blocs que forment ces cuirasses seraient bien délimités dans les sols. De plus, ces cuirasses étant formées à partir d'argiles latéritiques et ferrugineuses dépourvues de tout sel soluble, l'origine de leur structure vacuolaire ne pourrait être expliquée par des phénomènes de dissolution. Cette dernière raison ne nous paraît pas convaincante, car l'on peut avoir des phénomènes de dispersion et de complexation qui permettent l'entraînement des colloïdes et des hydroxydes.

GRIFFITH (1953), se basant sur des profils ouverts pendant la guerre à Trinidad, en est arrivé, en effet, à la conclusion que les prétendues cuirasses termitiques seraient dues à des durcissements d'horizons bariolés avec départ secondaire des noyaux clairs non durcis ; les termites présents dans ces profils (*Nasutitermes ephratae*) ne semblaient pas responsables des cuirasses.

SAURIN et ROCH (1958), étudiant dans le Sud Viet-Nam des sols latéritiques formés sur des dépôts alluviaux riches en hydroxydes de fer, ont rapporté que la structure vésiculaire observée dans ces latérites suggérait une activité termitique semblable à celle observée en Afrique.

GRASSÉ et NOIROT (1959), ont fait remarquer qu'habituellement le volume des latérites vacuolaires dépasse de beaucoup celui des termitières actuelles ; les latérites sont aussi disposées par bancs et ne possèdent pas l'architecture des termitières. De plus, les nids abandonnés s'effondrent et les cavités se remplissent rapidement de terre.

Personnellement, nous pensons que certaines cuirasses jugées d'origine termitique doivent être des cuirasses de nappe de type vermiculé, qui ont secondairement été démembrées. Il nous paraît aussi possible que puissent localement se ferruginiser de vieilles termitières abandonnées, quand dans les fonds de vallée les apports d'hydroxydes sont assez abondants et la dessiccation des hydroxydes assez rapide pour fossiliser les termitières avant leur effondrement. Les galeries des termitières pourraient d'ailleurs favoriser la dessiccation des hydroxydes. C'est à une conclusion identique qu'est arrivé YAKUSHEV en 1968.

ACTION DES TERMITES SUR LA PHYSIQUE DES SOLS

Il existe un travail constant des sols intertropicaux, effectué non seulement par les termites des termitières épigées (termites dont la zone d'activité autour de la termitière est plus ou moins grande, mais aussi par les termites souterrains qui n'édifient pas en surface.

Les galeries des termites souterrains, comme celles des vers, facilitent la pénétration de l'eau et de l'air, aussi bien dans les sols des régions semi-désertiques que dans les sols ferrallitiques des régions équatoriales ; souvent très denses, ces galeries contribuent à freiner l'érosion. Par contre, les grandes termitières épigées des *Bellicositermes* sont pratiquement imperméables et une forte érosion se manifeste entre elles. Certains *Odontotermes* construisent aussi à fleur de terre de vastes placages qui peuvent dépasser 20 mètres et sont beaucoup moins perméables que la surface libre du sol (GRASSÉ et NOIROT, 1959). A l'opposé, les nids à exoécie de certains *Odontotermes* et *Protermes* favorisent l'évacuation directe en profondeur des eaux de pluie.

Il semble généralement exister une corrélation entre la proportion de matières organiques incluses dans les matériaux des termitières et leur résistance à la dispersion.

Ayant besoin d'une atmosphère humide pour vivre, les termites sont amenés à humidifier constamment l'intérieur de leurs termitières, qui s'avèrent ainsi beaucoup plus humides que les sols environnants. Aussi, quand un arbre arrive à s'implanter sur une termitière vivante (et il faut pour cela que les termites le tolèrent), cet arbre est tout de suite plus beau que les arbres voisins, non seulement parce qu'il dispose de plus d'eau, mais aussi, nous allons le voir, parce qu'il a généralement à sa disposition davantage d'éléments minéraux. Malheureusement, le cas le plus fréquent est celui où les termites s'attaquent aux arbres des reboisements en les faisant mourir, et une même variété d'eucalyptus, que nous avons vu dans le centre Cameroun tirer bénéfice des termitières, nous l'avons vu dans l'Ouest-Cameroun être irrévocablement attaquée par un autre termite, faute d'un matériel végétal plus satisfaisant.

BOYER (1969), étudiant l'hydrologie de la termitière de *Bellicositermes bellicosus rex*, a observé qu'au début de la saison des pluies, la cuvette sous-termitique est remplie par les eaux d'infiltration de la périécie et les eaux qui s'écoulent obliquement au-dessus des horizons les moins perméables, tel l'horizon d'accumulation des hydroxydes. En même temps grossissent les nappes aquifères permanentes et temporaires du sol et du sous-sol.

En pleine saison des pluies, il se produit une mise en eau du sous-sol. Ces eaux, au niveau de la zone d'approfondissement de la termitière seraient maintenues sous pression par l'inflexion des horizons et il se produirait au niveau de la cuvette sous-termitique une remontée artésienne des eaux par les galeries du termite.

Vers la fin de la saison des pluies, ces galeries se colmatant, le fond de la cuvette deviendrait ainsi totalement imperméable et emprisonnerait l'eau en créant dans la termitière une petite nappe d'engorgement hydrique, perchée et temporaire.

Pendant la saison sèche, cette réserve d'eau s'évaporerait lentement au niveau d'une frange capillaire, très développée étant donné la microporosité des matériaux. Les éléments tenus en dissolution dans cette eau pourraient alors précipiter sur place en enrichissant la termitière et le sol avoisinant. Certains éléments, tel le calcium, peuvent même parfois donner naissance à des concrétions allant jusqu'à la taille du poing.

Sous la termitière de *Bellicositermes natalensis*, BOYER (1969) a au contraire observé que les mouvements hydriques étaient beaucoup plus réduits. La petite cuvette sous-termitique et les puits de récolte, ne reçoivent que les eaux d'infiltration de la périécie et celles ruisselant à la surface de l'horizon d'accumulation des hydroxydes.

En début de saison des pluies, ces eaux s'infiltrent en profondeur par les galeries béantes à parois maçonnées traversant le fond de la cuvette. Mais très rapidement, ces galeries se bouchent par colmatage et il se constitue sous la termitière une petite réserve d'eau qui s'évaporerait là aussi pendant la saison sèche (BOYER, 1969).

WATSON (1969), étudiant avec un traceur radioactif Cr^{51} le mouvement de l'eau dans deux termitières de Rhodésie (*Odontotermes badius* et *Macrotermes bellicosus*), a observé premièrement que la termitière est soumise à un plus faible lessivage que le sol environnant, et deuxièmement que le lessivage du sol environnant se situe en dessous du niveau maximum de la nappe.

La différence de lessivage pourrait donc favoriser l'accumulation des bases dans la termitière, ce qui n'explique pas comment elles y entrent. D'après WATSON, si le Ca et le Mg des carbonates libres dans les termitières étudiées dériveraient de la nappe d'eau, le processus d'accumulation aurait pris 5 000 ans, compte tenu de la teneur de l'eau en ces éléments ; or, les termitières en Afrique centrale ont moins de 700 ans.

ACTION DES TERMITES SUR LA CHIMIE DES SOLS.

1. — TERMITIÈRES ÉPIGÉES

Action sur les matières organiques

Les termites poussent très loin la dégradation des matières organiques, mais les teneurs en carbone et en azote dans le matériel des termitières sont souvent plus fortes que dans les sols voisins, surtout quand, comme nous l'avons vu en traitant des nids, il s'agit de termites incorporant leurs excréta ou des matériaux végétaux plus ou moins évolués à leurs constructions.

GRIFFITH (1938) a trouvé, en Uganda, dans les termitières de *Macrotermes* moins de matières organiques que dans les sols voisins.

JOACHIM et KANDIAH (1940), à Ceylan, ont fait la même constatation avec des termitières d'*Odontotermes redemanni* Wassm.

BOYER (1956 a), étudiant en République Centrafricaine des termitières de *Bellicositermes* et de *Thoracotermes* (termite humivore) a trouvé que les matières organiques étaient plus faibles dans ces termitières que dans les sols voisins. Toutefois, les teneurs en carbone et en azote demeuraient plus fortes dans les termitières de *Thoracotermes* (humivores forestiers) que dans celles de *Bellicositermes*; ceci paraît dû au fait que les *Thoracotermes* incorporent une quantité variable de matière stercorale aux boulettes de construction des termitières.

Le rapport C/N dans toutes ces termitières est bas. BOYER a trouvé dans les termitières de *Bellicositermes* (*B. natalensis* en Côte d'Ivoire et *B. rex* en République Centrafricaine un rapport C/N de 10 à 12 dans la périécie avec un pH peu différent de 7, un rapport C/N de 6,1 dans l'endoécie avec un pH de 6,5 et un rapport C/N de 2,7 dans la loge royale avec un pH légèrement supérieur à 7. Dans les termitières de *Thoracotermes brevinotus* (République Centrafricaine), ce même auteur a trouvé un rapport C/N de 5,8 dans la périphérie de la termitière et de 4,2 en son centre; le pH y était peu différent de 7.

HESSE (1955) dans l'Est africain n'a, par contre, pas trouvé de différence entre les teneurs en matières organiques des termitières de *Macrotermes goliath*, *M. bellicosus* et *M. natalensis* et les teneurs en matières organiques des sols voisins.

NYE (1955) a même trouvé exceptionnellement une teneur en carbone parfois plus grande dans les termitières à *Macrotermes nigeriensis* que dans les sols environnants, ce qui est peut-être dû aux sécrétions utilisées par ce termite pour coller entre elles les boulettes de terre.

STOOPS (1964) note aussi une augmentation considérable de la matière organique dans les termitières de *Cubitermes sankurensis* et *C. species*, or les *Cubitermes* édifient principalement leurs termitières avec leurs excréments et très peu de salive (étude de NOIROT et NOIROT-TIMOTHEE, 1962, sur *Cubitermes fungifaber*).

MALDAGUE (1970) au Congo a observé que les sols des grandes constructions de *Macrotermitinae* (*Bellicositermes* et *Macrotermes*), tout en offrant une texture plus fine, avaient des taux de carbone et d'azote nettement inférieurs à ceux des sols voisins et présentaient un rapport C/N peu modifié. Par contre, ce même auteur a constaté un

enrichissement en carbone et en azote dans les termitières d'*Amitermes evuncifer* (termitières mihypogées-miépigées construites en carton stercoral) ainsi que dans les termitières de *Nasutitermes ueleensis* et de *Cubitermes fungifaber* (termitières maçonnées à partir de matériaux fins malaxés avec des sucs salivaires).

LEE et WOOD (1968 et 1971 *a*) ont étudié les diverses termitières d'Australie (Australie tropicale du Nord, Queensland, Nouvelle Galles du Sud et Australie du Sud) et, d'une manière générale, le carbone et l'azote leur sont apparus plus abondants dans les matériaux des termitières épigées que dans les sols voisins. Le rapport C/N y est aussi plus élevé.

Nasutitermes exitiosus (Hill) est un termite qui, dans le sud de l'Australie, se nourrit de bois mort et incorpore ses excréments dans les termitières et les murs des galeries souterraines. Les termitières de cet insecte renferment plus de 50 kilos de matières organiques et possèdent un rapport C/N très élevé, d'environ 30 à 40.

Les termitières de *Nasutitermes triodiae*, espèce largement distribuée en Australie, renferment en moyenne 20 fois plus de carbone et d'azote que les sols voisins ; le rapport C/N y est aussi très élevé et compris entre 10 et 30.

D'une manière générale, d'après LEE et WOOD (1971 *a*), les termites australiens se nourrissant d'herbes ont des termitières à rapport C/N 0,8 à 2,0 fois plus élevé que celui des sols voisins (moyenne 1,4), et les termites se nourrissant de bois, des termitières à rapport C/N 1,2 à 2,7 fois plus élevé (moyenne 1,9).

D'après ces auteurs, cette nature plus organique des termitières australiennes épigées serait due à l'incorporation d'excreta encore très organiques au mortier des termitières. Le fait que ces termites australiens ne soient pas des termites champignonnistes nous suggère aussi que les excreta de ces insectes doivent renfermer des matériaux ligneux, en plus grande quantité et à un stade moins dégradé que ceux susceptibles d'exister dans les excreta des termites champignonnistes d'Afrique.

Quoi qu'il en soit, il n'en demeure pas moins que les termites australiens, comme les autres, détournent à leur profit une très grande partie de l'énergie des litières ou des apports végétaux.

Pour les nids en carton stercoral, LEE et WOOD (1971 *a*) ont montré que ces nids renfermaient jusqu'à 16,5 % de composés polyphénoliques et une forte proportion de composés de nature humique ou préhumique. La lignine en demeure un constituant premier. Ces nids en carton sont très résistants à la décomposition microbienne et résistent généralement en laboratoire à l'attaque à l'eau oxygénée.

Il est enfin à noter qu'une partie de l'azote organique présent dans les termitières est régulièrement exporté par les termites ailés dont la grande majorité tombent aux environs et meurent, mais nous n'avons pas encore d'estimation précise sur cet apport d'azote aux sols voisins.

Action sur les bases échangeables

L'enrichissement chimique des termitières est la conséquence des remontées de matériaux et des apports hydriques saisonniers au sein des termitières (BOYER, 1969). L'incorporation d'excreta au mortier des termitières favorisent aussi cet enrichissement (cas des termitières australiennes étudiées par LEE et WOOD, 1971 *a* et 1971 *b*). Le broyage et la trituration par les ouvriers des matériaux prélevés en profondeur contribuent encore à la libération de nombreux ions.

On a dans les termitières un accroissement de la capacité de fixation des cations métalliques échangeables (T) qui est lié à l'accroissement des éléments argileux, mais comme l'accroissement des cations métalliques échangeables (S) est généralement supérieur à cet accroissement argileux, le rapport S/T du matériel de la termitière se trouve souvent supérieur à celui du sol en place.

SYS (1957), étudiant dans la région d'Elisabethville de grosses termitières de 8 mètres de haut et 450 mètres cubes de volume, a ainsi trouvé dans ces termitières un rapport S/T de 1, alors qu'il n'était que de 0,5 à 0,6 dans le sol voisin. Le calcium, le magnésium et le potassium échangeables étaient dix fois plus élevés dans les termitières.

D'autres études (STOOPS, 1964, en Afrique; GOODLAND, 1965, en Guyane britannique; BOYER, 1969, en République Centrafricaine) confirment l'augmentation des différentes bases échangeables dans les grosses termitières épigées; augmentation irrégulière et plus ou moins importante selon les cas.

THORP (1967) rapporte qu'en Thaïlande, sur des sols lessivés et appauvris ne supportant plus que la forêt, les termitières avec un pH plus fort et une richesse plus grande en calcium sont, après nivellement et légère fertilisation, utilisées pour les cultures vivrières et le tabac.

LEE et WOOD (1971 *b*) ont calculé que, dans la savane tropicale australienne près de Darwin, les grosses termitières à *Nasutitermes triodiae* représentent 2 % du poids total de l'ensemble termitières plus horizon Al (0-8 cm), mais renferment jusqu'à 9,6 % du carbone total, 5,3 % de l'azote total, 5 % du phosphore total, 11,6 % du calcium total, 6,4 % du potassium total, 9,1 % du calcium échangeable, 13,1 % du potassium échangeable, 2,7 % du sodium échangeable et pas moins de 22 % du magnésium échangeable.

Dans le nord de l'Australie, près de Larrimah, ces mêmes auteurs ont calculé que les termitières des cinq espèces présentes représentaient 4,8 % du poids de l'ensemble termitières plus horizon Al (0-10 cm).

Action sur le calcaire et les sels solubles

Des horizons de nodules calcaires se trouvent souvent associés à certaines grandes termitières d'Afrique (GRIFFITH, 1938; PENDLETON, 1941; MILNE, 1947). Ce calcaire neutralise le sol qui en est généralement dépourvu, sature son complexe absorbant et en améliore peut-être la structure.

HESSE (1955), étudiant les grandes termitières de l'Est-Africain à *Macrotermes goliath*, *M. bellicosus* et *M. natalensis*, a noté que certaines de ces termitières renferment des sels solubles, qui les font lécher par le bétail, ou possèdent des concrétions calcaires. Les sels solubles se rencontrent surtout dans les termitières abandonnées. Il semble bien que la présence de carbonate de calcium dans ces termitières soit liée à une évaporation favorisée, car ces termitières à carbonates paraissent se localiser au milieu de sols saisonnièrement engorgés ou possédant un horizon imperméable.

NYE (1955) a aussi signalé l'existence de concrétions calcaires à la base des termitières dans la partie sud du Ghana, sous une pluviométrie d'environ 75 cm; mais il n'en a pas trouvé dans les termitières à *Macrotermes nigeriensis* de la région beaucoup plus humide d'Ibadan au Nigeria.

SYS (1957) a de même signalé dans la région d'Elisabethville la présence de concrétions calcaires dans des termitières qui sont vraisemblablement des termitières à *Bellicositermes*.

BOYER (1959) a trouvé des concrétions calcaires dans les termitières à *Bellicositermes rex* du Sud-Cameroun, en plein sol ferrallitique dépourvu de tout calcaire.

Nous avons vu que cet auteur en explique la formation par l'engorgement saisonnier des horizons de la cuvette sous-termitique et une évaporation de saison sèche entraînant une nodulation du carbonate de calcium. L'hypothèse proposée par HESSE d'une évaporation favorisée dans des termitières de dépression ne paraît pas, en effet, pouvoir expliquer tous les cas de termitières à concrétions calcaires.

WATSON (1962), étudiant le sol situé sous une grosse termitière épigée en Rhodésie du Sud, y a trouvé un cône de sol blanchi sur approximativement 6 mètres de profon-

deur et renfermant environ 2 % de carbonates dans sa partie intérieure et 4 % dans sa partie périphérique. L'intérieur de ce cône de sol renfermait aussi des sels de sodium, lui donnant un pH très élevé, de l'ordre de 9 vers 3 mètres de profondeur. Une évaporation favorisée des solutions du sol, du temps où cette termitière possédait encore son réseau de galeries, apparaît l'explication la plus plausible de ces accumulations ; encore que, par eux-mêmes, les termites aient tendance à déterminer dans l'habitable des termitières de fortes teneurs en sodium.

Signalons aussi que KOSLOVA (1951) a trouvé des accumulations de nitrates (et non plus de carbonates) dans certaines termitières des déserts d'Asie centrale (Turkemenian), termitières édifiées par des termites moissonneurs du genre *Anacanthotermes*. Il est vraisemblable que ces accumulations de nitrates proviennent ici aussi d'une évaporation favorisée.

Action sur le pH

Le pH du sol en place est, soit peu modifié, tel est le cas des termitières à *Macrotermes* étudiées par HESSE ou le cas des termitières de Guyane britannique étudiées par GOODLAND (1965), soit plus généralement amené à une valeur proche de la neutralité.

Les résultats des études de NYE (1955), BOYER (1956 a) et SYS (1957) confirment cette neutralisation du sol par les termites. SYS par exemple trouve un pH de 7 à 7,8 dans les grosses termitières épigées de la région d'Elisabethville, alors que le pH reste légèrement acide dans les sols non travaillés. L'augmentation du pH est souvent liée à l'accumulation du carbonate de calcium.

Dans les termitières mortes où se sont accumulés des sels de sodium, le pH peut être aussi très nettement basique (WATSON, 1962).

Action sur les bases totales

Les termites, par leurs remontées d'éléments minéraux de la zone d'altération de la roche-mère, accroissent les réserves minérales des sols ; mais nous n'avons encore que très peu de données à ce sujet. De ses résultats d'analyses chimiques sur les diverses parties d'une termitière de *Bellicositermes rex* en République Centrafricaine, BOYER (1956 b) a pu tirer les conclusions suivantes, à savoir que :

— Le lessivage des matériaux est plus faible dans la périécie de la termitière que dans le sol en place.

— Les bases totales augmentent constamment en passant du sol en place à la périécie, puis à la muraille et à l'habitable de la termitière.

— Les enveloppes successives de la muraille sont dues au choix des matériaux, et non à une stratification pédologique, d'autant plus qu'il existe dans ces murailles de nombreux remaniements secondaires.

— Dans l'habitable de la termitière, les teneurs en bases des meules sont voisines de celles des végétaux supérieurs et la composition chimique des tas de sciure analogue à celle du bois.

— Dans ce même habitacle, les teneurs en sodium sont aussi très élevées et paraissent liées aux apports de salive des termites.

WATSON (1970) en Rhodésie a observé que les termitières de *Macrotermes bellicosus*, *M. natalensis*, *Odontotermes latericius* et *Rhadinotermes coarctatus* étaient plus riches en argent, or, molybdène, plomb, et surtout zinc, que la partie supérieure des sables de Kalahari sur lesquels elles reposaient. Ces divers éléments chimiques issus d'un schiste micacé sous-jacent étaient parvenus dans les sables vers 3 mètres de profondeur avec l'eau des nappes et, de là, avaient été remontés en surface par les termites au cours de leurs constructions.

STOOPS (1964) sur les plateaux Batéké au Congo, comparant des termitières de *Macrotermes natalensis* à des termitières de *Cubitermes sankurensis* et *C. species*, a noté que les *Cubitermes* semblent avoir une action beaucoup plus importante sur les matériaux employés que les *Macrotermes*.

Une augmentation considérable d'argile, de matières organiques et de cations (calcium, potassium et fer libre) a été constatée dans les termitières de *Cubitermes*. D'après cet auteur, un plus haut degré de repectisation et une teneur supérieure en cations seraient liés à une construction plus soignée des termitières.

Action sur la latéritisation et la ferrallitisation

Dans les tumulus de *Bellicositermes rex* qu'il a étudié, BOYER (1958 b) a noté que l'évolution pédogénétique apparaît bloquée aux premiers stades de la latéritisation ou de la ferrallitisation.

Le rapport $\text{SiO}_2/\text{Al}_2\text{O}_3$ des matériaux des termitières de *Bellicositermes bellicosus rex* et *B. natalensis* a toujours été trouvé par BOYER (1969) en République Centrafricaine plus élevé que dans les sols environnants, ceci par suite d'un excès de silice qui n'existait pas dans les sols.

Le mélange des minéraux, la fréquence des remaniements avec apport de salive et l'humidité constante des termitières contribueraient à cette stabilité des silicates. Ceci nous fait encore douter de la possibilité d'une action directe des termites dans la genèse de certaines cuirasses.

Action sur la nature des argiles

Sys (1957) a signalé que les grosses termitières étudiées par lui dans la région d'Elisabethville renferment de la montmorillonite, alors que l'on ne trouve que de la kaolinite dans les sols ferrallitiques environnants.

On pouvait tout d'abord supposer que cette montmorillonite avait été remontée par les termites de l'horizon profond d'altération de la roche-mère. Mais, on s'est aperçu qu'il pouvait exister de la montmorillonite dans les termitières, même lorsque celles-ci étaient situées sur des colluvions où l'altération des minéraux argileux avait été poussée aussi loin que possible vers le stade kaolinite et gibbsite. Il est vraisemblable que la présence et donc la synthèse de montmorillonite dans ces termitières est à rattacher à la nature de leur milieu ionique calcique et à leur pH voisin de 8 (FRIPIAT, GASTUCHE, VIELVOYE et Sys, 1957).

« Le magnésium favorise la formation de la montmorillonite, tandis que le calcium retarde celle de la kaolinite » (FRIPIAT, GASTUCHE et COUVREUR, 1954).

« Le pH a certainement une importance dans la synthèse des différents minéraux argileux mais probablement non pas en tant que facteur d'un équilibre mais dans la

mesure où il règle la vitesse de mise en solution et de précipitation des divers constituants de la phyllite. La nature des électrolytes présents commande dans une large mesure la vitesse du phénomène et la nature du minéral obtenu » (HENIN, 1954).

LEE et WOOD (1971 *a* et 1971 *b*) n'ont pas observé dans les diverses termitières australiennes de différence entre la nature des argiles de ces termitières et la nature des argiles des sols voisins.

2. — TERMITIÈRES SOUTERRAINES

L'action des termitières souterraines ou faiblement épigées sur la chimie des sols, apparaît le plus souvent beaucoup plus limitée, étant donné l'origine généralement superficielle des matériaux travaillés par les termites.

Ainsi, pour *Odontotermes badius* étudié par ROBINSON (1958) au Kenya, cet auteur en est arrivé à la conclusion que les galeries couvertes et les petits monticules de ce termite sont édifiés avec des matériaux d'origine pédologique superficielle.

Le carbone, la somme des bases échangeables (S), la capacité de fixation de ces bases (T), le calcium échangeable et le magnésium échangeable ne présentent pas de différences significatives avec les horizons supérieurs du sol environnant; horizons supérieurs plus riches que les horizons sous-jacents. Quelques modifications, résultant du travail des matériaux, plus que des apports étrangers, ont cependant été relevées dans ces termitières: le pH y est plus élevé et les pourcentages de calcium et de magnésium échangeables y sont accrus, bien que S (la somme des cations échangeables) y demeure constante.

ACTION DES TERMITES SUR LA BIOLOGIE DES SOLS

MEIKLEJOHN (1965) a trouvé en Rhodésie que les termitières à *Macrotermes spp.* étaient microbiologiquement plus actives que les sols environnants. Ces termitières renfermaient plus de cellulolytiques, d'ammonifiants et de dénitrifiants (*Pseudomonas* et *Denitrobacillus spp.*). Elles renfermaient par contre très peu de fixateurs d'azote du genre *Beijerinckia* (aérobie) ou du genre *Clostridium* (anaérobie).

BOYER (1971) a montré au contraire que les termitières de *Bellicositermes* étaient riches en fixateurs d'azote du genre *Beijerinckia*.

D'après une étude de BOYER (1956 *c*) la flore intestinale des *Bellicositermes natalensis* (termite champignoniste) est cependant généralement plus pauvre en bactéries fixatrices d'azote, aérobies ou anaérobies, que la flore du sol. Les espèces de cellulolytiques aérobies y étaient aussi moins nombreuses et leur répartition très différente; on avait notamment dominance du genre *Sporocytophaga*. Dans le sol même des termitières, la neutralité des pH apparaît favorable aux flores fixatrices d'azote et aux cellulolytiques.

ACTION DES TERMITES SUR LA FERTILITE DES SOLS

Une très grande diversité existe chez les termites et empêche d'utiliser en un point les conclusions d'une étude faite ailleurs, même s'il s'agit du même genre de termite. Il est nécessaire de raisonner sur les conséquences locales de l'activité du termite étudié pour en connaître l'influence sur la fertilité des sols, et éventuellement, en fonction de

la culture adoptée, juger de l'intérêt qu'il peut y avoir à favoriser ce termite, à le combattre, à en contourner les termitières, ou au contraire à les araser.

Il est nécessaire de distinguer entre les termites à nids hypogés et les termites à grosses termitières épigées du type *Bellicositermes* ou *Macrotermes*.

Pour les premiers, ROBINSON, dans son étude faite au Kenya sur les termitières d'*Odontotermes badius*, en est arrivé à la conclusion qu'il importe peu pour les plantations que le sol des termitières vienne à être mélangé à l'horizon supérieur du sol au cours des cultures. Etant donné l'origine superficielle des matériaux qui constituent ces termitières à *Odontotermes badius*, la conclusion de ROBINSON apparaît assez rationnelle et doit pouvoir être généralisée, pour autant que les termites à nids hypogés ne soient pas prédateurs des cultures. Si tel est le cas, reste avant de lutter directement ou indirectement contre les termites à voir si leur action prédatrice ne vient pas d'un manque de débris végétaux plus couramment attaqués.

Pour les termites à grosses termitières épigées, le problème est plus délicat.

Ici, des bases totales plus abondantes, une granulométrie plus fine et un pH plus proche de la neutralité laissent prévoir dans les matériaux des termitières un complexe bien saturé, donc une nutrition minérale des plantes satisfaisante, un milieu favorable aux bactéries et des cultures sans carence. Mais, en fait, on a aussi une porosité plus faible des murs de la termitière et généralement une plus grande pauvreté en matières organiques. Aussi, mise à part la présence possible de calcaire dans les termitières, si les bases échangeables et le pH n'y sont pas fortement modifiés, araser les termitières revient à étendre un horizon profond sur un horizon de surface. Laissées tranquillement soumises aux vents et à l'érosion, ces termitières peuvent apporter des minéraux aux horizons supérieurs appauvris, alors que désintégrées de force et répandues sur le terrain environnant, elles risquent de réduire le degré général de fertilité du sol, surtout pour les cultures réclamant des teneurs assez élevées en matières organiques.

Telles sont les conclusions de HESSE (1955) et de HARRIS (1954) pour les termitières à *Macrotermes* de l'Est-Africain. Mais HESSE a pourtant observé que le sisal au Tanganyika pousse mieux sur les termitières, et SYS (1957), comparant des terres rouges où les termitières ont été arasées à des terres où elles ont été simplement arrondies, a pu conclure à la plus grande fertilité des premières pour le maïs fourrager, qui d'ordinaire se développe beaucoup mieux sur les sols à termitières.

BODOT (1967) a aussi observé en Côte-d'Ivoire que les touffes de graminées, et surtout celles d'*Hyparrhenia*, sont plus fournies (de 7 à 9 tiges contre 1 à 2), plus hautes (1,50 m contre 60 à 80 cm) et plus vertes aux abords des nids que dans la savane environnante.

Dans le cas d'anciennes termitières fossiles, il a pu sous forêt se constituer à la surface des termitières une couche humifère d'importance et de fertilité pratiquement équivalentes à celles du sol environnant. Si, après déforestation, on décide l'arasement des termitières, il est bon de décaper d'abord celles-ci, pour, après arasement, ramener la terre humifère sur la surface nivelée. Toutefois, un apport d'engrais organiques et minéraux peut parfois être aussi efficace et s'avérer plus économique que la conservation de l'horizon humifère (MEYER, 1960).

HARRIS (1955) dans une étude sur les termites et l'agriculture tropicale en est arrivé à la conclusion qu'il est nécessaire de bien connaître l'espèce de termite à laquelle on a affaire et qu'il est nécessaire d'étudier chaque problème en fonction du sol, des modifications qui y sont apportées par les termites et des besoins des cultures qui y sont envisagées.

VESTIGES D'UNE ANCIENNE PRESENCE DES TERMITES DANS LES SOLS

Il ne s'agit plus ici de cuirasses termitiques, mais de formations géologiques auxquelles les termites auraient contribué dans les temps passés.

Il existe ainsi au Brésil des formations superficielles de sables limoneux jaunes, beaucoup plus répandues que les termites actuels qui en semblent responsables (TRICART, 1957). TALTASSE (1957) a aussi décrit au Brésil une formation naturelle à 3 horizons distincts qui semblerait d'origine termitique, bien que les termites aient depuis longtemps disparu de cette région.

CONRAD (1959), de son côté, a signalé des constructions probablement faites par des *Psammotermes* dans des paléosols du nord-ouest du Sahara (région de Béni-Abbès); constructions indiquant un rôle actif des termites dans la modification physique et chimique des sols au quaternaire. La couleur ocre des concrétions ferrugineuses des horizons B de ces paléosols évoque des phases humides répétées et d'amplitude assez marquée pour que le sol en ait conservé les traces.

WATSON (1967) en Rhodésie a découvert dans un ancien cimetière des termitières fossiles de texture plus fine et de nature plus alcaline que les sols voisins. Les diverses bases échangeables, le carbone organique, l'azote et le phosphore assimilable y étaient plus abondants. Dans ces termitières s'étaient conservés les squelettes humains, alors qu'ils avaient été dissous dans les sols acides voisins. Ces termitières avaient au moins l'âge des enterrés, à savoir 700 ans.

Certaines formations termitiques fossiles doivent pouvoir aider aux reconstitutions paléoclimatiques.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLISON FRANKLIN (E.), 1968. — Soil aggregation. Some facts and fallacies as seen by a microbiologist. *Soil Sci.*, 106, 2, 136-143.
- AUBREVILLE (A.), 1959. — Les fourrés alignés et les savanes à termitières buissonnantes des plaines de Winneba et d'Accra (Ghana). *Bois Forêts Trop.*, 67, 21-24.
- BACHELIER (G.), 1960 *a.* — Sur l'orientation différente des processus d'humification dans les sols bruns des régions tempérées et les sols ferrallitiques des régions équatoriales. *Agron. trop.* (Nogent-sur-Marne), 3, 320-324.
- BACHELIER (G.), 1960 *b.* — Détermination biologique du pouvoir nutritif d'un sol par développement conditionné des micro-organismes et dosage de l'oxygène qu'ils absorbent. *Agron. trop.* (Nogent-sur-Marne), 5, 525-542.
- BACHELIER (G.), 1963 *a.* — La vie animale dans les sols. *Init. Doc. Tech. O.R.S.T.O.M.* (Paris), n° 3, 279 p.
- BACHELIER (G.), 1963 *b.* — Influence du climat sur les processus pédobiologiques de l'humification et de la déshumification. *Pedobiologia*, 2, 2, 153-163.
- BACHELIER (G.), 1968. — Contribution à l'étude de la minéralisation du carbone des sols. *Mém. O.R.S.T.O.M. (Paris)*, n° 30, 145 p.
- BACHELIER (G.), 1971. — La vie animale dans les sols. 1. Déterminisme de la faune des sols. 2. Action de la faune dans l'évolution des sols considérés en tant qu'équilibres naturels. In: « *La Vie dans les sols. Aspects nouveaux. Etudes expérimentales.* » Gauthier-Villars éd. (Paris), 472 p., 1-43 et 45-82.
- BACHELIER (G.), LAPLANTE (A.), 1954. — Un processus pédologique de la formation des cuirasses latéritiques dans l'Adamaoua (Nord-Cameroun). *Rev. Géomorphol. Dynam.*, 5, 214-219.
- BERNARD (J.), 1964. — Termites et Agriculture. *Bull. Ecole nation. sup. Agric.* (Tunis), 3, 83-95.
- BODOT (P.), 1967. — Etude écologique des termites dans les savanes de Basse Côte d'Ivoire. *Insectes sociaux.* Masson éd. (Paris), 14, 3, 229-258.
- BOND (R. D.) et HARRIS (J. R.), 1964. — The influence of the microflora on physical properties of soil. 1. Effects associated with filamentous algae and fauni. *Austral. J. Soil Res.*, 2, 111-122.
- BOUILLON (A.), 1964 *a.* — Préférence en matière de sol chez *Cubitermes exiguus* Mathot et rôle de guide joué par un *Microcerotermes* associé. In: « *Etudes sur les Termites africains* » (Coll. Inter. U.N.E.S.C.O. Univ. Lovanium, Léopoldville, 11-16 mai 1964). Masson et Cie éd. (Paris), 285-294.
- BOUILLON (A.), 1964 *b.* — Structure et accroissement des nids d'*Apicotermes* Holmgren (Isoptera, Termitinae). In: « *Etudes sur les Termites africains* » (Coll. Inter. U.N.E.S.C.O. Univ. Lovanium, Léopoldville, 11-16 mai 1964). Masson et Cie éd. (Paris), 295-326.
- BOUILLON (A.) et KIDIÉRI (S.), 1964. — Répartition des termitières de *Bellicositermes bellicosus rex* Grassé et Noirot dans l'Ubangi, d'après les photos aériennes et

- corrélations écologiques qu'elle révèle. In: « *Etudes sur les Termites africains* » (Coll. Inter. U.N.E.S.C.O. Univ. Lovanium, Léopoldville, 11-16 mai 1964). Masson et Cie éd. (Paris), 373-377.
- BOUILLON (A.) et MATHOT (G.), 1965. — Quel est ce termite africain? « *Zooleo* », n° 1, 115 p. (Univ. Léopoldville, publié avec l'aide financière de l'U.N.E.S.C.O.).
- BOYER (Ph.), 1956 a. — Action des termites constructeurs sur certains sols d'Afrique tropicale. 6^e Congr. Internation. Sci. Sol, Paris, III, 16, 95-103.
- BOYER (Ph.), 1956 b. — Les bases totales dans les matériaux de la termitière de *Bellicositermes natalensis* Hav. 6^e Congr. Internation. Sci. Sol, Paris, III, 17, 105-110.
- BOYER (Ph.), 1956 c. — Relations entre la flore intestinale de *Bellicositermes natalensis* et celle du sol. 6^e Congr. Internation. Sci. Sol, Paris, III, 18, 111-113.
- BOYER (Ph.), 1958 a. — Sur les matériaux composant la termitière géante de *Bellicositermes rex*. C.R. Acad. Sci. (Fr.), T. 247, n° 4, 488-490.
- BOYER (Ph.), 1958 b. — Influence des remaniements par le termite et de l'érosion sur l'évolution pédogénétique de la termitière épigée de *Bellicositermes rex*. C.R. Acad. Sci. (Fr.), T. 247, n° 9, 749-751.
- BOYER (Ph.), 1959. — De l'influence des termitières de la zone intertropicale sur la configuration de certains sols. Rev. Géomorphol. Dynam., n° 1-2 et 3-4, 41-44.
- BOYER (Ph.), 1969. — Les effets de l'implantation des termitières des *Bellicositermes* sur la configuration des sols des savanes de la République Centrafricaine. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., T. 41, 2^e sér., n° 3, 789-800.
- BOYER (Ph.), 1971. — Les différents aspects de l'action des termites sur les sols tropicaux. In: « *La Vie dans les sols* », Gauthier-Villars Ed., Paris, 472 p., 279-334.
- CASTRI (F. di), 1963. — Etat de nos connaissances sur les biocénoses édaphiques du Chili. In: « *Soils Organisms* » éd. par J. DOEKSEN et J. VAN DER DRIFT, North Holland Publ. Comp., Amsterdam, 375-385.
- CLARKE (1954) cité dans DAJOZ (R.), 1970.
- COLLINET (J.), 1969. — Contribution à l'étude des « stone-lines » dans la région du Moyen-Ogooué (Gabon). Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Pédol., VII, 1, 3-42.
- COMBEAU (A.) et QUANTIN (P.), 1964. — Observations sur les variations dans le temps de la stabilité structurale des sols en région tropicale. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Pédol., I, 3, 17-26.
- CONRAD (G.), 1959. — Importance et rôle des termites dans les formations pédologiques fossiles du quaternaire de la région de Béni-Abbès. C.R. Acad. Sci. (Fr.), T. 249, 2089-2091.
- DAJOZ (R.), 1970. — *Précis d'Ecologie*. Dunod éd. (Paris), 357 p.
- DARWIN (C.), 1881. — *Earthworms and vegetable mould*. Publié par MURRAY à Londres et réédité par FABER & FABER en 1945 sous le titre « On humus and the Earthworms ». 153 p.
- DE BONT (A.-F.), 1964. — Termites et densité d'oiseaux. In: « *Etudes sur les termites africains* » (Coll. Inter. U.N.E.S.C.O., Univ. Lovanium, Léopoldville, 11-16 mai 1964), Masson et Cie éd., Paris, 273-283.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Cl.), 1951. — Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. Act. Sci. Ind., n° 1160, Hermann éd. (Paris), 360 p.
- DE PLOEY (J.), 1964. — Nappes de gravats et couvertures argilo-sableuses au Bas-Congo ; leur genèse et l'action des termites. In: « *Etudes sur les termites africains* » (Coll. Inter. U.N.E.S.C.O., Univ. Lovanium, Léopoldville, 11-16 mai 1964), Masson et Cie éd. (Paris), 399-414.
- EMERSON (A.E.), 1965. — A review of the Mastotermitidae (Isoptera) including a new fossil genus from Brazil. Amer. Museum Novitates, 2236, 1-46.
- ERHART (H.), 1951 a. — Sur l'importance des phénomènes biologiques dans la formation des cuirasses ferrugineuses en zone tropicale. C.R. Acad. Sci. (Fr.), T. 233, 804-806.

- ERHART (H.), 1951 b. — Sur le rôle des cuirasses termitiques dans la géographie des régions tropicales. *C.R. Acad. Sci. (Fr.)*, T. 233, 966-968.
- ERHART (H.), 1953. — Sur les cuirasses termitiques fossiles dans la vallée du Niari et dans le massif du Chaillu (Moyen-Congo, A.E.F.). *C.R. Acad. Sci. (Fr.)*, T. 237, 431-433.
- ERHART (H.), 1956. — Sur la genèse des sols en tant que phénomène géologique. *Coll. Evolution des Sciences*, n° 8, Masson et Cie éd. (Paris), 90 p.
- FOURNIER (F.), 1960. — *Climat et Erosion*. Presses Univ. Fr. (Paris), 211 p.
- FRIPIAT (J.-J.), GASTUCHE (M.-C.) et COUVREUR (J.), 1954. — Les argiles des sols de la vallée de la Ruzizi. *C.R. 5^e Congr. Internation. Sci. Sol*, Léopoldville, vol. IV, 262-273.
- FRIPIAT (J.-J.), GASTUCHE (M.-C.), VIELVOYE (L.) et SYS (C.), 1957. — Les argiles des sols de la région d'Elisabethville. *Pedologie*, Gand, VII, 12-18.
- GAY (F.-J.) et GREAVES (T.), 1935. — The population of a mound colony of *Coptotermes lacteus*. *J. Coun. Sci. Industr. Res. Australia*, 13, 145-149.
- GOODLAND (R. J. A.), 1965. — Termitaria in a savanna ecosystem (effects on soil chemistry). *Canadian J. Zool.*, 43, 4, 641-650.
- GRAS (F.), 1970. — Surfaces d'aplanissement et remaniement des sols sur la bordure orientale du Mayombe (Congo-Brazzaville). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Pédol.*, VIII, 3, 273-294.
- GRASSE (P. P.), 1949. — Ordre des Isoptères ou Termites. In: « *Traité de Zoologie* », Masson et Cie éd. (Paris), T. IX, 408-544.
- GRASSE (P. P.), 1959. — Un nouveau type de symbiose : la meule alimentaire des termites champignonnistes. *La Nature (Fr.)*, 3293, 385-389.
- GRASSE (P. P.) et NOIROT (Ch.), 1948. — La « climatisation » de la termitière par ses habitants et le transport de l'eau. *C.R. Acad. Sci. (Fr.)*, T. 227, 869-871.
- GRASSE (P. P.) et NOIROT (Ch.), 1957. — La genèse et l'évolution des termitières géantes en Afrique équatoriale française. *C.R. Acad. Sci. (Fr.)*, T. 244, 974-978.
- GRASSE (P. P.) et NOIROT (Ch.), 1959. — Rapports des termites avec les sols tropicaux. *Rev. Géomorphol. Dynam.*, X^e année, n° 1-2 et 3-4, 35-40.
- GRIFFITH (G.), 1938. — A note on Termite Hills. *E. afr. agric. J.*, 4, 70-71.
- GRIFFITH (G.), 1953. — Vesicular laterite. *Nature (Lond.)*, 471, 4351, p. 530.
- HARRIS (V.), 1949. — Quelques aspects agricoles du problème des termites en Afrique orientale. *Rev. internation. Bot. appl. Agr. trop.*, 29^e année, n° 323-324, 506-513.
- HARRIS (W. V.), 1954. — Termites and tropical agriculture. *Trop. agric. (Lond.)*, 31, 1, 11-18.
- HARRIS (W. V.), 1955. — Termites and the soil. *Soil Zoology (Butt. Sci. Publ., Lond.)*, 66-72.
- HARRIS (W. V.), 1961 et 1971 (seconde édition). — *Termites. Their recognition and Control*. Longman éd. (Londres), 187 pages.
- HENIN (S.), 1954. — Nouveaux travaux concernant la synthèse des minéraux argileux. *5^e Congr. Internation. Sci. Sol*, Léopoldville, vol. II, 505-508.
- HESSE (P. R.), 1955. — A chemical and physical study of the soils of termite mounds in East Africa. *J. Ecology*, juillet 1955, 43, n° 2.
- HOLDAWAY (F. G.), GAY (F. J.) et GREAVES (T.), 1935. — Termite population of a mound colony of *Eutermes exitiosus* Hill. *J. Coun. Sci. Ind. Res. Australia*, 6, 160-165.
- HOLDAWAY (F. G.) et GAY (J. F.), 1948. — Temperature studies of the habitat of *Eutermes exitiosus* with special reference to the temperatures within the mound. *Aust. J. Scient. Res.*, B1, 464-493.
- HOWSE (P. E.), 1966. — Air movement and Termite behaviour. *Nature (Lond.)*, 210, 5039, 967-968.

- JEANSON (C.), 1968. — Essai de Pédozoologie expérimentale : Morphologie d'un sol artificiel structuré par les Lombricidés. Thèse. *Mém. Mus. Hist. Nat.*, nouvelle sér. A, Zoologie, T. XLVI, fasc. 3, 211-357.
- JOACHIM (A. W. R.) et KANDIAH (S.), 1940. — A comparison of soils from Termite mounds and adjacent land. *Trop. Agriculturist*, 95, 333-338.
- JOSENS (G.), 1971. — Le renouvellement des meules à champignons construites par quatre Macrotermitinae (Isoptères) des savanes de Lamto-Pacobo (Côte d'Ivoire) *C.R. Acad. Sci. (Fr.) T. 272*, sér. D, n° 26, 3329-3332.
- KALSHOVEN (L. G. E.), 1941. — A soil reconnaissance journey through parts of Tanganyika territory, December 1935 to February 1936. *Tectona*, 34, 568-582.
- KOSLOVA (A. V.), 1951. — Nitrate accumulation in Turkemenian Termite mounds. *Pochvovedenie*, 626-631.
- KUMAR KRISHNA, 1969. — Taxonomy, Phylogeny and distribution of Termites. In : « *Biology of Termites* », Kumar Krishna et Frances M. Weesner éd. (Acad. Press, New York and Lond.), Vol. II, 127-152.
- LEE (K. E.) et WOOD (T. G.), 1968. — Preliminary studies of the role of *Nasutitermes exitiosus* (Hill) in the cycling of organic matter in a yellow podzolic soil under dry sclerophyll forest in south Australia. *Trans. 9 th. Internation. Congr.-Soil Sci.* (Adélaïde, Australie), II, 11-18.
- LEE (K. E.) et WOOD (T. G.), 1971 a. — Physical and chemical effects on soils of some Australian termites, and their pedological significance. *Pedobiologia* (Iena), 11, 5, 376-409.
- LEE (K. E.) et WOOD (T. G.), 1971 b. — *Termites and Soils*. Acad. Press (London and New York), 251 pages.
- LEVEQUE (A.), 1969. — Les principaux événements géomorphologiques et les sols sur le socle granito-gneissique du Togo. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Pédol.*, VII, 2, 203-224.
- LOOS (R.), 1964. — A sensitive anemometer and its use for the measurement of air currents in the nests of *Macrotermes natalensis* (Haviland). In : « *Etudes sur les termites africains* » (Coll. Inter. U.N.E.S.C.O. Univ. Lovanium, Léopoldville, 11-16 mai 1964), Masson et Cie éd. (Paris), 363-372.
- LUSCHER (M.), 1951. — Significance of « Fungus Gardens » in Termite nests. *Nature* (Lond.), 167, 4236, 34-35.
- LUSCHER (M.), 1955. — Der Sauerstoffverbrauch bei Termiten und die Ventilation des Nestes bei *Macrotermes*. *Acta Tropica*, 12, 289.
- MADGE (D. S.), 1969. — Field and laboratory studies on the activities of two species of tropical earthworms. *Pedobiologia* (Iena), 9, 3, 188-214.
- MALDAGUE (M. E.), 1961. — Relations entre le couvert végétal et la microfaune. Leur importance dans la conservation biologique des sols tropicaux. *Publ. Inst. Nat. agron. Congo*, Sér. Sci., n° 90, 122 p.
- MALDAGUE (M. E.), 1964. — Importance des populations de termites dans les sols équatoriaux *C.R. 8^e Internation. Congr. Soil Sci.* (Bucarest, Roumanie), III, 24, 743-752.
- MARAIS (E.), 1950. — *The Soul of the White Ant*. 6^e éd., Methuen éd. (Londres). Trad. Fr. : « *Mœurs et Coutumes des Termites. Etude de la Fourmi blanche de l'Afrique du Sud* ». Payot éd. (Paris), 196 p.
- MEIKLEJOHN (J.), 1965. — Microbiological studies on large termite mounds. *Rhodes. Zambia, Malawi J. agric. Res.*, 3, 67-79.
- MEYER (J. A.), 1960. — Résultats agronomiques d'un essai de nivellement des termitières réalisé dans la cuvette centrale congolaise. *Bull. agric. Congo*, 51, 1047-1059.
- MILNE (G.), 1947. — Invloed van de locale macroscopische fauna, en met name van de termieten, de vruchtbaarheid van den bodem. *J. Ecol.*, 35, 192-265.
- MONNIER (G.), 1965. — Action des matières organiques sur la stabilité structurale des sols. Thèse, Paris, 120 p.

- NAZAROFF (P. S.), 1931. — Note on the spongy ironstone of Angola, *Geological Magazine*, 68, 443-446.
- NOIROT (Ch.), 1969. — The nests of Termites. In: « *Biology of Termites* » Kumar Krishna et Frances M. Weesner éd. (Acad. Press, New York and Lond.), Vol. II, chap. 3, 73-125.
- NOIROT (Ch.) et NOIROT-TIMOTHEE (C.), 1962. — Construction et reconstruction du nid chez *Cubitermes fungifaber* Sjöst. *Symp. Genet. Biol. ital.*, 11, 180-188.
- NOIROT (Ch.) et NOIROT-TIMOTHEE (C.), 1969. — The digestive-system. In: « *Biology of Termites* » Kumar Krishna et Frances M. Weesner éd. (Acad. Press, New York and Lond.), Vol. I, chap. 3, 49-88.
- NUTTING (W. L.), 1969. — Flight and Colony Foundation. In: « *Biology of Termites* » Kumar Krishna et Frances M. Weesner éd. (Acad. Press, New York and Lond.), Vol. I, chap. 8, 233-282.
- NYE (P. H.), 1955. — Some soil forming processes in the humid tropics. IV. The action of the soil fauna. *J. Soil Sci.*, 6, 1, 72-83.
- ODUM (E. P.) et ODUM (H. T.), 1960. — *Fundamentals of Ecology*. W. B. Saunders, XVII, 546 p.
- OLIVIER (P. G.) et RYKE (P. A. J.), 1965. — Seasonal fluctuations of the mesofauna in soil under Kikuyu grass. *Mem. Inst. Inv. Cient. Mozambique*, Vol. VII, sér. A, 235-279.
- PAGES (E.), 1970. — Sur l'Écologie et les adaptations de l'Oryctérope et des Pangolins sympatriques du Gabon. *Biologia Gabonica*, VI, 1, 27-92.
- PENDLETON (R. L.), 1941. — Some results of Termite activity in Thailand soils. *Thailand Sc. Bull.*, 3, 29-53.
- RIQUIER (J.), 1969. — Contribution à l'étude des « stone-lines » en régions tropicale et équatoriale. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Pédol.*, VII, 1, 71-111.
- ROBINSON (J. B. D.), 1958. — Some chemical characteristics of « Termite soils » in Kenya coffee fields. *J. Soil Sci.*, 9, 1, 58-65.
- RUELLE (J. E.), 1964. — L'architecture du nid de *Macrotermes natalensis* et son sens fonctionnel. In: « *Études sur les Termites africains* » (Coll. inter. U.N.E.S.C.O., Univ. Lovanium, Léopoldville, 11-16 mai 1964). Masson et Cie éd. (Paris), 327-363.
- RYKE (P. A. J.) et LOOTS (G. C.), 1967. — The composition of the microarthropod fauna in South african soils. In: « *Progress in Soil Biology* » (North-Holland Publ. Co, Amsterdam), 538-546.
- SANDS (W. A.), 1965. — Termite distribution in man-modified habitats in West-Africa, with special reference to species segregation in the genus *Trinervitermes* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae) *J. Anim. Ecol.*, 34, 557-571.
- SANNASI (A.), 1969. — Possible factor responsible for the specific growth of *Xylaria nigripes* in the « fungus gardens » of the mounds of the termite *Odontotermes redemanni*. *Entomologia exper. appl.* (North-Holland Publ. Co., Amsterdam), 12, 183-190.
- SAURIN (E.) et ROCH (E.), 1958. — Observations sur des formations « latéritiques » au Cambodge et au Viet-Nam Sud. *C.R. Acad. Sci. (Fr.)*, 247, 1358-1360.
- SEGALEN (P.), 1969. — Le remaniement des sols et la mise en place de la « stone-line » en Afrique. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Pédol.*, VII, 1, 113-127.
- STOOPS (G.), 1964. — Application of some pedological methods to the analysis of termite mounds. In: « *Études sur les Termites africains* » (Coll. Inter. U.N.E.S.C.O., Univ. Lovanium, Léopoldville, 11-16 mai 1964). Masson et Cie éd. (Paris), 379-398.
- STOOPS (G.), 1968. — Micromorphology of some characteristic soil of the lower Congo (Kinshasa). *Pedologie* (Gand), XVIII, 1, 110-149.
- SYS (C.), 1957. — L'aménagement des sols de la région d'Elisabethville d'après leurs caractéristiques morphologiques et analytiques. *Bull. Agric. Congo Belge*, XLVIII, 6, 1425-1432.

- TALTASSE (P.), 1957. — Les Cabeças de Jacaré et le rôle des termites. *Rev. Géomorphol. Dynam.*, n° 11-12, 8° année, 166-170.
- THORP (J.), 1967. — Effects of certain animals that live in soils. In : « *Selected papers in soil formation & classification* » n° 1 in the S.S.S.A. special publ. sér. (Soil Sci. Soc. Amer. Inc. Publisher/Madison, Wisconsin, U.S.A.), 191-208.
- TRICART (J.), 1957. — Observations sur le rôle ameublisseur des Termites. *Rev. Géomorphol. Dynam.*, n° 11-12, 8° année, 170-172. et 179.
- TSAI PANG-HWA et CHEN NING-SHENG, 1964. — Problèmes sur la classification et la faune des Termites en Chine (en chinois). *Acta Entomologica Sinica*, XIII, 1, 25-37.
- WATSON (J. P.), 1962. — The soil below a termite mound. *Soil Sci.*, 13, 1, 46-51.
- WATSON (J. P.), 1967. — A termite mound in an Iron Age burial ground in Rhodesia. *J. Ecol.*, 55, 663-669.
- WATSON (J. P.), 1969. — Water movement in two termite mounds in Rhodesia. *J. Ecol.*, 57, 441-451.
- WATSON (J. P.), 1970. — Contribution of termites to development of zinc anomaly in Kalahari sand. *Trans. Inst. Mining Metall., Sect. B. (App. Earth Sci.)*, 79, 53-59.
- WATSON (J. A. L.) et GAY (F. J.), 1970. — Role of grass-eating termites in the degradation of a mulga ecosystem. *Search* 1, n° 1, 43, C.S.I.R.O. Abstr. 18, 131.
- YAKUSHEV (V. M.), 1968. — Influence of termite activity on the development of laterite soil. *Soviet Soil Sci.*, 1, 109-111.