

ÉTUDE ÉCOLOGIQUE DES TERMITES DES SAVANES DE BASSE CÔTE-D'IVOIRE (1)

Par Paulette BODOT

(Laboratoire de Biologie Générale. Faculté des Sciences, Centre de Saint-Jérôme.
Traverse de la Barasse, 13-Marseille [13°].)

Peu d'études précises ont été poursuivies sur les Termites tropicaux dans leur milieu naturel. Leur répartition suivant les conditions écologiques est très imparfaitement connue (KEMP, 1955; NOIROT, 1959). De ce fait, nos recherches ont été en partie axées sur l'étude écologique des Termites des savanes de basse Côte-d'Ivoire.

Le plan de ce travail imposé par les buts mêmes de toute tentative écologique se propose, d'une part, l'étude détaillée des savanes de basse Côte-d'Ivoire et, d'autre part, l'étude statique et dynamique des groupements de Termites.

I. — LES SAVANES DE BASSE CÔTE-D'IVOIRE

D'importantes zones de savanes graminéennes, situées vers 5° de latitude Nord et 4° de longitude Ouest, se trouvent incluses dans la zone forestière de basse Côte-d'Ivoire (Carte I). Leur origine anthropique, proposée par AUBREVILLE (1949), est controversée par LEBRUN (1937-1938), PORTÈRES (1950), MIÈGE (1953), LENEUF et DABIN (1956) qui en font, au contraire, des reliquats climatiques des savanes septentrionales qui se sont avancées jusqu'à la côte à une époque plus sèche, isolés ensuite par une reforestation plus rapide sur le socle granitique que sur les sables et entretenus par l'exercice saisonnier des feux par l'Homme.

La très grande rareté de Termites dans les savanes héliophytiques nous a incitée à ne prendre en considération que les savanes sèches beaucoup plus étendues et plus riches en Termites.

(1) Ce travail fait partie de notre thèse de Doctorat d'Etat dirigée par le Professeur NOIROT à qui nous adressons nos très vifs remerciements.

— *la pluviosité importante est d'environ 2 000 millimètres d'eau par an* et présente des fluctuations qui représentent le critère fondamental pour la détermination des saisons que nous préciserons par la suite.

Pour rendre compte de la réalité climatique et de l'homogénéité des variations climatologiques naturelles de cet ensemble de la Côte-d'Ivoire, nous avons entrepris sur trois années consécutives une étude détaillée, mois par mois, de la climatologie de deux stations : l'une étant Abidjan, siège de la station météorologique officielle établie en zone Sud, l'autre Youhouli, agglomération située à la limite Nord où fut installée une station afin d'obtenir des courbes enregistrées (température sous abri, humidité relative) (1) et des mesures cumulatives (précipitations) (2). Les trois éléments climatiques analysés sont les suivants : la température, la pluviométrie et l'hygrométrie.

LA TEMPÉRATURE. — Les graphiques de la figure 1 montrent que la température moyenne atteint son niveau le plus bas, soit 24° C, en août et septembre, et son niveau le plus haut en février, mars et avril (T. moy. = 27° C). Malgré les différences d'amplitude moyenne de la variation journalière des températures entre Abidjan et Youhouli, les courbes indiquent une grande similitude entre les deux cycles.

LA PLUVIOMÉTRIE. — Les variations quantitatives annuelles de la pluviométrie, représentées par les graphiques de la figure 2 montrant les fluctuations d'une année à l'autre, ne doivent pas masquer l'homogénéité des deux cycles pluviométriques. En effet, au niveau des deux stations on distingue quatre saisons :

— *une grande saison sèche, de janvier à avril* : pendant ces 4 mois consécutifs il ne tombe que 200 à 400 millimètres d'eau. Il pleut environ de 2 à 8 jours par mois, en moyenne;

— *une grande saison des pluies*, qui s'établit dès le mois de *mai* et se poursuit en *juin et en juillet* : durant ces 3 mois, les précipitations quasiment journalières représentent plus de 50 % des précipitations annuelles;

— *une petite saison sèche brève, d'août à septembre*;

— *une petite saison des pluies*, qui s'échelonne d'*octobre à décembre* : les précipitations sont nombreuses (il pleut un jour sur deux), mais moins abondantes qu'en grande saison des pluies (moyenne mensuelle des précipitations 150 à 200 millimètres).

Ce cycle saisonnier, défini à partir des précipitations, est *très net*; cependant, le passage d'une saison à l'autre n'est pas brutal : il pleut pratiquement tous les mois mais, à certaines périodes de l'année, la pluviométrie mensuelle est inférieure à 50 millimètres. Si l'on considère qu'une telle quantité d'eau définit une période sèche, on constate qu'il y a de 2 à 5 mois secs par an. Par ailleurs, au niveau des deux stations,

(1) Nous disposions d'un thermomètre enregistreur bilame Richard et d'un hygromètre à cheveux Richard.

(2) A proximité de l'abri météorologique renfermant les appareils précédemment cités nous avons installé un pluviomètre à auget.

les cycles de la température et de la pluviométrie se superposent. La période non pluvieuse d'août correspond au moment le plus froid de l'année; la grande saison des pluies, au moment où la température décroît. La deuxième période non pluvieuse correspond aux mois les plus chauds de l'année.

L'HYGROMÉTRIE. — *L'humidité relative moyenne est très élevée; elle oscille entre 70 et 98 %.*

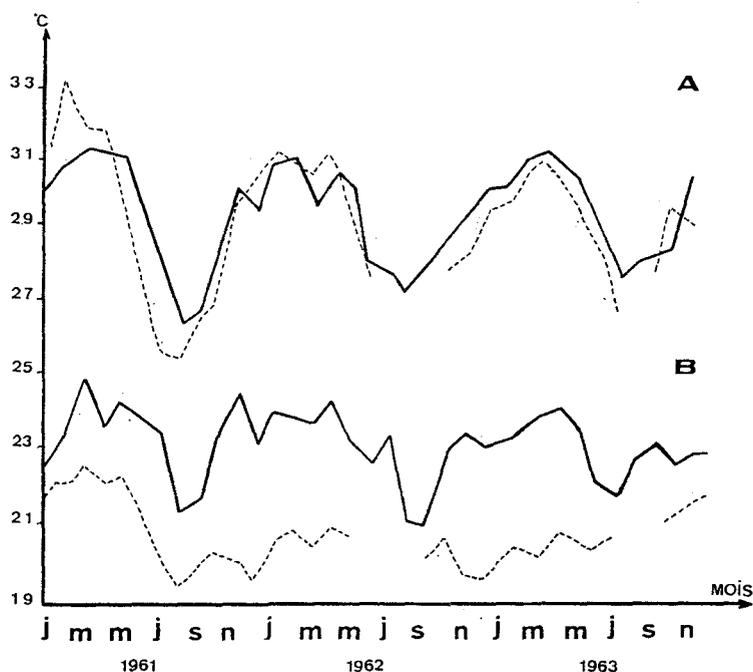


FIG. 1. — Variations des températures.

A, Températures maximales mensuelles moyennes. B, Températures minimales mensuelles moyennes. (En trait plein on représente les températures relevées à Abidjan, en trait pointillé celles enregistrées à Youhouli.)

3° **Le caractère humain.** — HOLAS (1954) dénombre quatre principales races localisées dans la région prélagunaire et vivant essentiellement de pêche. *Les Adiokrous* de la région de Dabou, étudiés par BOUTILLIER et DUPIRE (1954), sont surtout des pêcheurs. Accessoirement, ils défrichent les lambeaux forestiers pour implanter quelques cultures vivrières : manioc, banane plantain, maïs ou igname. *Les Tiagbas* sont présentés par BONNEFOY (1954) comme des pêcheurs groupés dans la savane de Cosrou. Ils pratiquent comme ressources d'appoint la cueillette, la chasse et l'élevage. Dans les zones de savane ils n'exploitent que les Rôniers qu'ils étètent pour l'obtention du « vin de Rônier ». A Bingerville, *les Ebriés* sont essentiellement tributaires de la mer.

Seuls, les *Agnis* d'Adiaké détruisent les savanes qu'ils remplacent par des cultures.

Les villageois pratiquent cependant des feux de brousse afin de capturer un gibier de plus en plus rare. L'exercice saisonnier des feux

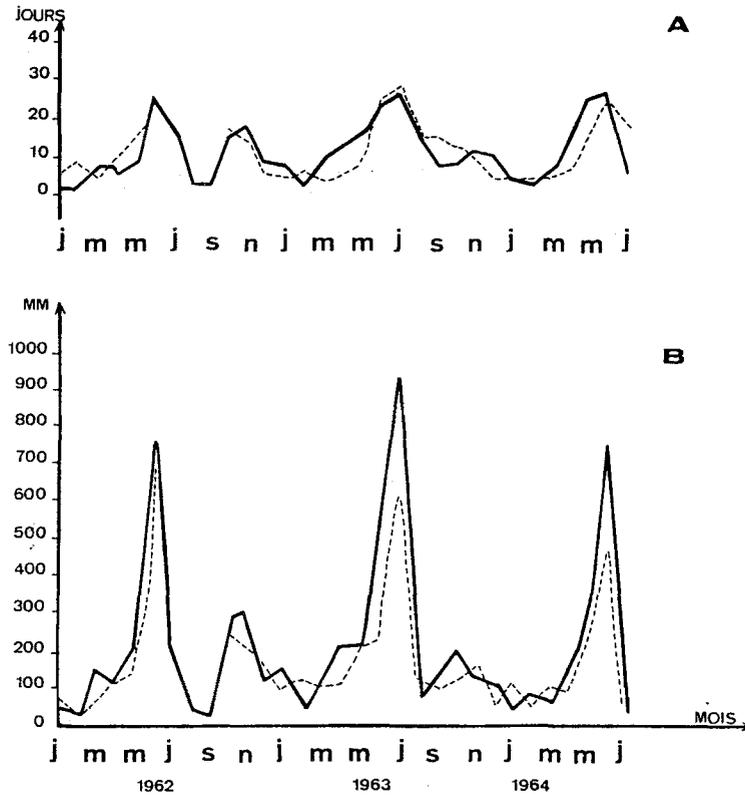


FIG. 2. — Étude de la pluviométrie.

A, Nombre de jours pluviométriques. B, Pluviométrie moyenne. (En trait plein on représente les données recueillies à Abidjan, en trait discontinu celles relevées à Youhouli.)

par l'Homme favorise le maintien de ces formations herbeuses, sous un climat tropical, dans une région à vocation forestière. Le rythme de ces savanes se fait suivant une périodicité bien définie. Après les feux de brousse de décembre à avril, la végétation bénéficie, dès le mois de mai, des premières pluies importantes. Les espèces vivaces fleurissent rapidement, tandis que les thérophytes, les géophytes et les hémicryptophytes développent leur appareil végétatif, par l'élaboration de réserves nutritives. Au début de la petite saison sèche, en août, les espèces disséminent leurs graines et se dessèchent. La savane est brûlée à nouveau jusqu'en septembre-octobre. Le paysage verdoyant ne se retrouve qu'à la petite saison des pluies.

Malgré cette assez grande homogénéité liée au substrat, aux conditions climatiques et au caractère humain, ces formations herbeuses de basse Côte-d'Ivoire, très vigoureuses, dans lequel l'élément arbustif est toujours très disséminé, se présentent sous trois aspects différents.

Les différents faciès de ces savanes.

Les analyses de sols et l'examen des paysages floristiques montrent que, du Nord au Sud, on peut distinguer trois faciès.

1° **Les sols.** — Un certain nombre d'échantillons de terre de savane, prélevés dans les quarante premiers centimètres du sol, ont été analysés par DABIN et LENEUF (1957). Nous exposons ici, succinctement, les résultats de ces analyses dans le tableau I, en distinguant deux rubriques différentes : texture et couche humifère.

TABLEAU I. — ETUDE DES SOLS DES SAVANES SÈCHES DE BASSE CÔTE-D'IVOIRE

(Lorsque les données ne sont pas suivies d'unité elles indiquent des pourcentages).

| STATIONS..... | DABOU | YOUHOULI | OUSROU | BOUBOURY | PASS |
|----------------------------|-------|----------|--------|----------|------|
| <i>Texture :</i> | | | | | |
| Argile | 5,7 | 8,7 | 8,5 | 20 | 18,2 |
| Limons | 3,2 | 3 | 2,5 | 2,7 | 3,7 |
| Eléments fins (A) | 8,9 | 11,7 | 11 | 22,7 | 21,9 |
| Sable fin | 52,2 | 34,7 | 20,7 | 40 | 36,1 |
| Sable grossier | 32,3 | 51,8 | 65,9 | 36 | 41,1 |
| Eléments grossiers (S) ... | 84,5 | 86,5 | 86,6 | 76 | 77,2 |
| A/S % | 10,5 | 13,5 | 12,7 | 29,8 | 28,3 |
| <i>Couche humifère :</i> | | | | | |
| Epaisseur | 5 cm | 30 cm | 25 cm | 10 cm | 4 cm |
| Carbone (C) | 0,99 | 0,66 | 0,83 | 0,39 | 0,15 |
| Azote (N) | 0,05 | 0,04 | 0,50 | 0,04 | 0,03 |
| C/N | 18,69 | 16,60 | 15,80 | 9,75 | 4,60 |

L'étude des données indique une prédominance de sables grossiers, mais souligne des variations importantes d'une analyse à l'autre, c'est-à-dire d'une station à l'autre. C'est ainsi que le taux d'argile oscille de 6 à 20 %, celui du limon de 2,5 à 3,5 %, celui des sables fins de 20 à 50 %, et celui des sables grossiers de 30 à 60 %. Il semble donc que l'on

puisse distinguer deux sortes de sols en tenant compte du rapport éléments fins sur éléments grossiers (A/S) :

- les sols dont le pourcentage argile-limon est inférieur à 20 % ;
- les sols dont le pourcentage argile-limon est supérieur à 20 % .

Le premier type de sol, de texture grossière, a un faible pouvoir de rétention pour l'eau ; il est particulièrement pauvre en éléments minéraux nourriciers. Sur ce sol, recouvert d'une couche humifère, des stations de Youhouli, de Lopou, de Yassap, se développent des Graminées fortement cespiteuses, telles les Andropogonées.

Le second type est localisé sur les plateaux ocres de Dabou, de Pass et de Bingerville. Il évolue le plus souvent vers la formation de grénailles ou de carapaces latéritiques. Grâce au taux élevé en surface de l'argile, ces sols ont un fort pouvoir de rétention pour l'eau, ce qui entretient une végétation claire.

Les trois profils pédologiques suivants complètent ces analyses et montrent d'une façon concrète l'évolution de ces sols. Lorsqu'on passe du Nord au Sud on assiste :

- à la disparition de la couche humifère ;
- au passage de plus en plus rapide à des niveaux argileux ;
- à la présence de phénomènes de cuirassement sur certaines buttes à proximité de la lagune.

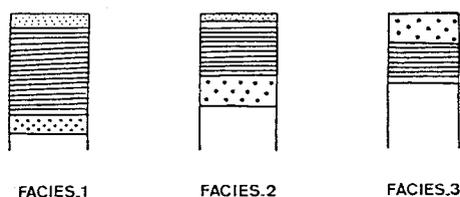


FIG. 3. — Les profils pédologiques (échelle 1/100).

| | | | |
|---|---|---|--|
|  | Teinte gris-beige. Texture sableuse. |  | Teinte ocre-rouge. Sable très grossier. |
|  | Teinte ocre. Texture plus argileuse. |  | Grès ferrugineux ou carapace latéritique. |

2° **Les caractères hydrologiques.** — La grande régularité du débit des petits cours d'eau autochtones et la présence d'un grand nombre de sources pérennes en bordure des plateaux et à l'intérieur du bassin trahissent, d'après GUÉRIN-VILLEAUCREIL (1954), la présence d'une nappe permanente s'étendant dans les sables tertiaires.

Cette nappe affleure à la base des sables partout où les thalwegs atteignent le socle cristallin, le long de toutes les grandes vallées, en alimentant les rivières autochtones (rivières du Banco, de Cosrou). D'après une cinquantaine de forages exécutés par le service de l'hydraulique du territoire, quatre grandes unités sont mises en évidence :

- la nappe d'Ousrrou, entre la rivière Cosrou et le delta quaternaire de l'Agnéby ;

- la nappe d'Abobo, entre l'Agnéby et les lagunes Potou;
- la nappe de Grand Alépé, entre les lagunes Potou et l'ensemble Ono-Comoë;
- la nappe de N'Zikro, entre les lagunes Ono et Aby.

Cette nappe s'écoule par le toit dans les lagunes et *son niveau hydrostatique s'équilibre à des hauteurs différentes*. Si l'on schématise la coupe des sables continentaux de la façon suivante : sable latéritique, grès ferrugineux, sable argileux ou argiles bariolées, on remarque que le niveau statique de la nappe, à Bingerville, à Orgaf, à Youhouli, se trouve au-dessus de la couche gréseuse, tandis qu'à Dabou, à Opoyonem et à Toupah, il se localise dans la zone des sables grossiers ou dans les argiles bariolées.

3° **Les caractères floristiques.** — Plusieurs types de paysages floristiques se partagent ces savanes, monotone succession de croupes surbaissées.

Dans la savane du Bandama, vers Cosrou et le Pakidié, la strate herbacée essentiellement graminéenne à *Brachiaria brachylopha* est dominée par des Rôniers (*Borassus flabellifer*). La végétation herbeuse est interrompue par de grandes termitières de plus d'un mètre de hauteur.

Vers Youhouli, Lopou et Yassap, dans la partie Nord, le vaste tapis graminéen s'enrichit en espèces et les touffes de *Loudetia ambiens*, fortement cespiteuses, colorent en vert cru les immenses plateaux. Quelques boqueteaux de *Sarcocephalus esculentus* et de *Bridelia ferruginea* signalent les endroits plus humides et se trouvent également de préférence autour de termitières géantes. Les nids de *Cubitermes*, en forme de champignon, sont très abondants.

Dans la zone Sud, aux environs de Pass, la végétation se fait très claire et contraste avec les peuplements de Dattiers sauvages (*Phoenix reclinata*) localisés dans les bas-fonds marécageux, à proximité de la nappe phréatique ou dans le delta des fleuves.

En conclusion, nous distinguerons trois faciès définis par la structure des sols, l'hydrologie et la végétation.

Le faciès I sera localisé sur le sol gris de texture grossière favorable au développement des Andropogonées, dans les stations de Youhouli et de Yassap.

Le faciès II, des environs de Dabou et de Bingerville, sera caractérisé par des plateaux ocres entretenant une végétation claire à *Anadelphia* (Graminée).

Le faciès III, situé en bordure des lagunes, a un sol qui évolue vers la formation de grenaille, et, par endroits, la cuirasse latéritique devient superficielle; la végétation est peu abondante et la Graminée caractéristique est *Schizachyrium*.

Le tableau II résume les conclusions auxquelles aboutit l'étude détaillée du milieu envisagé.

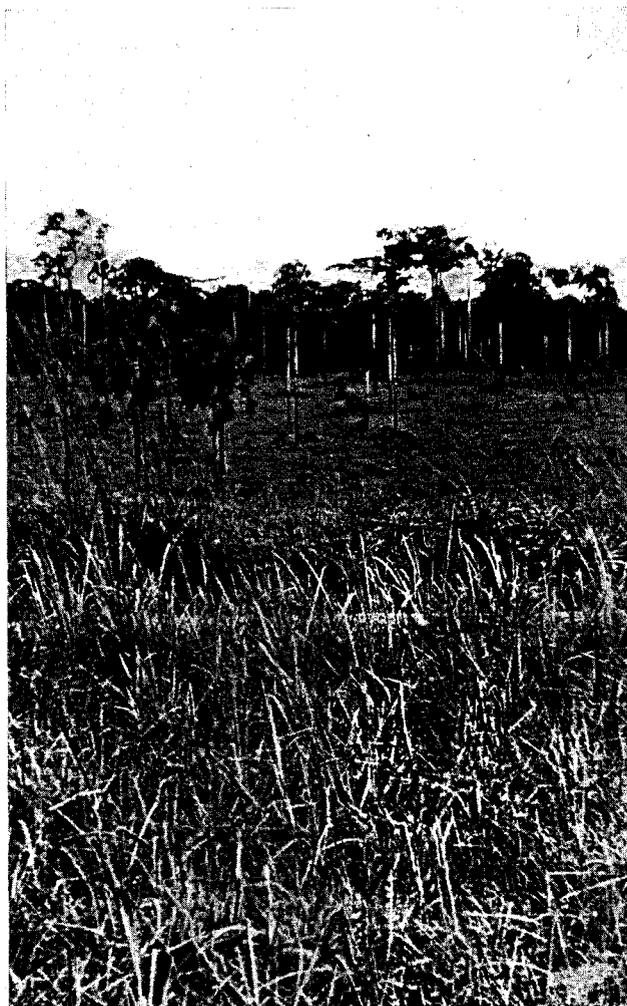


FIG. A. — Savane à Rôniers de Cosrou.

TABLEAU II. — COMPARAISON DES TROIS FACIÈS
(A/S désigne le rapport éléments fins sur éléments grossiers).

| | SOLS | ASS. VÉGÉTALE | NAPPE PHRÉATIQUE | STATIONS |
|-------------|---|--------------------------|---|---|
| Faciès I. | Plateaux gris. A/S = 13,5 Couche humifère. | A <i>Loudetia</i> . | Au-dessus de la couche gréseuse. | <i>Youhouli.</i> <i>Lopou.</i> <i>Yassap.</i> |
| Faciès II. | Plateaux ocres. A/S = 29,8 Pas d'humus. | A <i>Anadelphia</i> . | Au-dessous de la couche gréseuse. | <i>Bouboury.</i> <i>Bingerville.</i> |
| Faciès III. | Plateaux ocres. A/S = 28,3 Cuirasse latérite. | A <i>Schizachyrium</i> . | Au-dessous de la couche gréseuse. | <i>Pass.</i> |

II. — L'ÉTUDE STATIQUE ET DYNAMIQUE
DES GROUPEMENTS DE TERMITES

Les groupements de Termites.

1° **Inventaire général.** — Dans le but de disposer d'un inventaire aussi complet que possible, nos récoltes ont un caractère extensif; nous parcourons la presque totalité des surfaces des savanes étudiées, en effectuant sur des aires de 400 m² des prélèvements de la façon suivante :

— les nids épigés sont fragmentés et des échantillons des différentes populations trouvées sont recueillis;

— le sol environnant les termitières et les emplacements où se manifestent des traces d'activité visibles de Termites sont creusés jusqu'à 50 cm de profondeur; les galeries et les plaques de récolte sont suivies jusqu'à leur repère;

— tous les débris ligneux ou cellulosiques, la litière couvrant le sol sont examinés;

— enfin, nous piochons le sol à une dizaine d'endroits différents pris au hasard sur une aire de 400 m², jusqu'à une profondeur de 30 cm, pour rechercher les Termites entièrement souterrains.

Nous avons inventorié (1) au total 22 espèces réparties en 16 genres de biologie différente : certains sont humivores, d'autres sont soit champignonnistes, soit fourrageurs. Nous proposons l'inventaire établi, sous forme de tableau (tableau III), en respectant une classification écologique, éthologique et biologique.

2° **Faune termitique.** — Cette faune est représentée, dans le faciès I (savane de Youhouli, de Lopou), par 22 espèces réparties en 16 genres appartenant aux Termites supérieurs (Termitidæ). Ces Termites peuvent être classés en deux groupes :

— d'une part, les Termites humivores (*Allognathotermes*, *Hoplognathotermes*, *Cubitermes*, *Pericapritermes*, etc.) qui utilisent le sol non seulement comme lieu de passage et comme matériau de construction, mais également comme aliment;

— d'autre part, les Termites utilisateurs de Graminées, fourrageurs (*Trinervitermes*), champignonnistes (*Ancistrotermes*, *Bellicositermes*, *Microtermes*) et autres (*Amitermes*).

Il s'agit donc d'une faune de Termites parfaitement adaptée aux vastes étendues graminéennes envisagées : c'est donc une faune de savane typique. D'ailleurs, si l'on franchit au Nord la forêt centrale, on

(1) Nous remercions les D^{rs} W. V. HARRIS, W. A. SANDS et R. M. C. WILLIAMS qui ont déterminé certaines espèces, confirmé l'identité des échantillons recueillis et précisé nos déterminations.

TABLEAU III. — LES TERMITES DES SAVANES DE BASSE CÔTE-D'IVOIRE
(Pr : présence; CF : fréquence).

| | FACIÈS I | | FACIÈS II | | FACIÈS III | |
|---------------------------------------|----------|----|-----------|-----|------------|-----|
| | Pr | CF | Pr | CF | Pr | CF |
| TERMITES HUMIVORES. | | | | | | |
| Nid hypogé : | | | | | | |
| <i>Anoplotermes</i> sp. (3 esp.) | + | 58 | + | 33 | + | 50 |
| <i>Allognathotermes hypogeus</i> | + | 84 | | | | |
| <i>Hoplognathotermes subterraneus</i> | + | 58 | | | | |
| <i>Euchilotermes tensus</i> | + | 33 | | | | |
| <i>Basidentitermes potens</i> | + | 58 | | | | |
| <i>Pericapritermes urgens</i> | + | 25 | | | | |
| <i>Mimeutermes sorex</i> | + | 25 | | | | |
| <i>Ophiotermes</i> sp. | + | 20 | | | | |
| Nid épigé : | | | | | | |
| <i>Cubitermes severus</i> | + | 92 | | | | |
| <i>Cubitermes subcrenulatus</i> | + | 25 | | | | |
| TERMITES FOURRAGEURS. | | | | | | |
| Nid épigé : | | | | | | |
| <i>Trinervitermes trinervius</i> | + | 75 | + | 83 | + | 100 |
| <i>Trinervitermes occidentalis</i> | + | 66 | + | 100 | + | 25 |
| TERMITES CHAMPIGNONNISTES. | | | | | | |
| Nid hypogé : | | | | | | |
| <i>Allodontermes giffardii</i> | + | | + | | | |
| <i>Ancistrotermes cavithorax</i> | + | | | | | |
| <i>Ancistrotermes crucifer</i> | + | 50 | | | | |
| <i>Microtermes subhyalinus</i> | + | 50 | + | 16 | + | 25 |
| <i>Bellicositermes bellicosus</i> | + | 42 | | | | |
| Nid épigé : | | | | | | |
| <i>Bellicositermes natalensis</i> | + | 25 | + | 50 | + | 25 |
| <i>Odontotermes pauperans</i> | + | 25 | + | 16 | | |
| TERMITE A RÉGIME VARIÉ. | | | | | | |
| Nid épigé : | | | | | | |
| <i>Amitermes evuncifer</i> | + | 92 | + | 100 | + | 100 |

retrouve dans les savanes du Baoulé Sud (région de Toumodi) une faune de Termites analogue composée :

— de quelques Termites humivores (*Allognathotermes*, *Hoplognathotermes*);

— de Termites fourrageurs (*Trinervitermes*), de Termites champignonnistes (*Bellicositermes*, *Ancistrotermes*, *Odontotermes*) et d'*Amitermes*.

La faune de Termites de Youhouli est cependant moins variée que celle des environs de Toumodi. En effet, on note dans les savanes du Nord des genres tels que *Microcerotermes*, *Coptotermes* et *Pseudacanthotermes* qui ne figurent pas dans l'inventaire de la faune de Termites des savanes sèches de basse Côte-d'Ivoire.

— *Microcerotermes* et *Coptotermes* sont des Termites du bois; leur présence dans les savanes du Nord est liée au développement de végétaux ligneux (Rôniers et Dattiers sauvages).

— Pour *Pseudacanthotermes*, il semble que sa répartition soit liée à un autre facteur : en basse Côte-d'Ivoire, ce genre est très rare en forêt (forêt du Banco) et absent en savane. Ce Terme vivant dans le sol, on peut suggérer que celui de basse Côte-d'Ivoire, qui se développe sur un substrat de sables tertiaires, est moins favorable à son installation que celui des savanes du Nord qui s'étend sur des roches granitiques et métamorphiques. Il semble donc que la variété moins grande de la faune termitique des savanes de basse Côte-d'Ivoire soit surtout liée :

- à l'absence de strate arborée;
- à un sol très sablonneux.

La richesse en genres et en espèces varie avec le faciès. L'examen du tableau II indique que dans le faciès I, établi sur des plateaux gris recouverts d'une mince couche humifère, bien drainés, envahis par une abondante végétation essentiellement composée de Graminées à système racinaire à caractère arénicole, l'on trouve 9 espèces de Termites humivores, 2 espèces de Termites fourrageurs et 6 espèces de Termites champignonnistes. Les genres constructeurs de nids épigés sont abondants et l'on compte, en moyenne, 260 nids épigés à l'hectare. Si l'on calcule le coefficient de fréquence pour les différentes espèces en utilisant la formule :

$$CF = \frac{Pa}{P} \times 100$$

Pa étant le nombre de prélèvement où se trouve l'espèce a,
P, le nombre total de prélèvements.

on obtient les résultats consignés dans le tableau III. Il apparaît clairement que les espèces les plus fréquentes sont *Allognathotermes hypogaeus*, *Cubitermes severus* et *Amitermes evuncifer*. Des colonies de ces trois espèces sont décelées dans presque toutes les aires et, dans plus de 50 % des relevés, on enregistre plus de 4 colonies appartenant à chacune de ces espèces. Le coefficient de fréquence pour *Bellicositermes natalensis* est relativement faible, mais il est difficile d'établir une comparaison entre les différents coefficients de fréquence : ces chiffres ont un caractère artificiel et ils ne sont comparables entre eux que pour des espèces voisines, dans un même faciès, mais pas comparables pour des espèces très différentes au point de vue biologique et importance des populations, même si elles sont trouvées dans un même faciès. Dans les faciès II et III, localisés sur les plateaux ocres dépourvus de couche humifère, évoluant vers la formation de grenailles et de carapaces latéritiques, la végétation se raréfie, la faune de Termites s'appauvrit : on ne compte plus que 6 à 8 espèces dont 2 ou 3 espèces de Termites champignonnistes (essentiellement *Bellicositermes* et *Microtermes*). La densité de nids épigés à l'hectare est de 20 à 25. Les

Termites humivores ont totalement disparu; seuls sont fréquents : *Amitermes evuncifer* et *Trinervitermes trinervius*. *Bellicositermes natalensis* se localise dans les combes.

Ces variations qualitative et quantitative des groupements de Termites dans l'espace semblent liées :

- aux variations de la texture et de la structure des sols;
- à l'abondance plus ou moins grande de végétaux;
- à l'équilibre de l'eau dans le sol.

Le passage d'un sol gris de texture grossière, bien drainé, à un sol ocre nettement argileux latérisé, entraîne une raréfaction de la végétation et un appauvrissement de la faune termitique en genres et en espèces.

Ces variations dans l'espace se compliquent de fluctuations dans le temps que nous allons envisager.

L'évolution des groupements de Termites.

L'étude de ce problème n'est rendue possible qu'à la seule condition de ne prendre en considération que des colonies de Termites parfaitement décelables et approximativement délimitables. Pour aboutir à des conclusions valables, nous n'avons envisagé, de ce fait, que les Termites constructeurs de nids épigés où se concentre la majorité des populations correspondantes.

L'examen de très nombreux nids a révélé que certains d'entre eux étaient vidés de leur population originelle ou bien occupés secondairement par une autre espèce de Termite. Nous avons donc établi les spectres biologiques (1) « bruts » et « réels » pour schématiser l'évolution des différents groupements durant les 10 dernières années environ, à partir de comptages de nids et de colonies, en adoptant la classification suivante :

Cubitermes severus.

| | |
|--|-----|
| Nombre total de colonies et de nids trouvés | NC |
| Nombre de colonies vivantes inventoriées | C |
| Nombre de termitières abandonnées | NsP |
| Nids occupés secondairement par des <i>Amitermes</i> | NOS |

Amitermes evuncifer, *Trinervitermes trinervius* et *occidentalis*.

| | |
|---|-----|
| Nombre de colonies et de nids trouvés | NC |
| Nids construits par l'espèce originale | CNP |
| Nids sans aucun Termite | NsP |
| Colonies occupant secondairement un nid | COS |

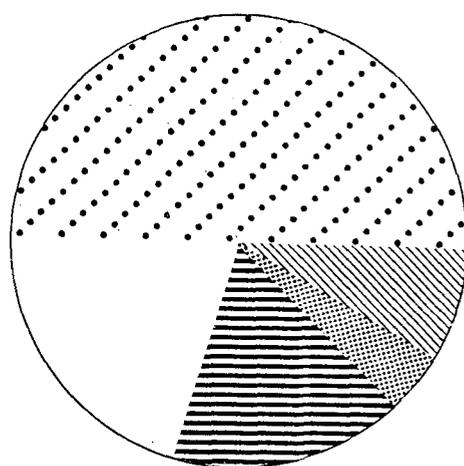
Bellicositermes natalensis.

| | |
|--|-----|
| Nombre total de colonies et de termitières | NC |
| Nombre de colonies vivantes | CNP |
| Nids abandonnés | NsP |

(1) On dresse un spectre biologique en découpant un cercle en secteurs proportionnels au pourcentage de chaque espèce, la surface du cercle étant elle-même proportionnelle à la densité totale des nids épigés. Pour obtenir les spectres « bruts », on ne tient compte que de l'espèce constructrice; pour réaliser les spectres « réels », on ne prend en considération que l'espèce habitant réellement le nid.

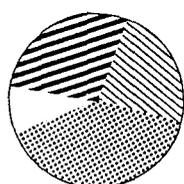
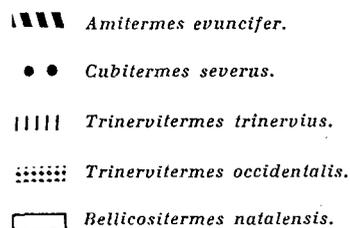
Si dans le faciès I on dénombre 50 % de nids en forme de « champignon » construits par *Cubitermes severus*, 23 % de termitières « cathédrale » édifiées par *Bellicositermes natalensis*, 7 % de nids de *Trinervitermes trinervius*, 3,6 % de nids de *Trinervitermes occidentalis* et 15,4 % de dômes bâtis par *Amitermes evuncifer*, l'analyse des sociétés

B

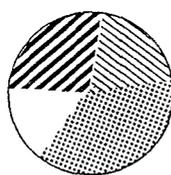


FACIES 1

FIG. 4. — Les spectres biologiques « bruts ».



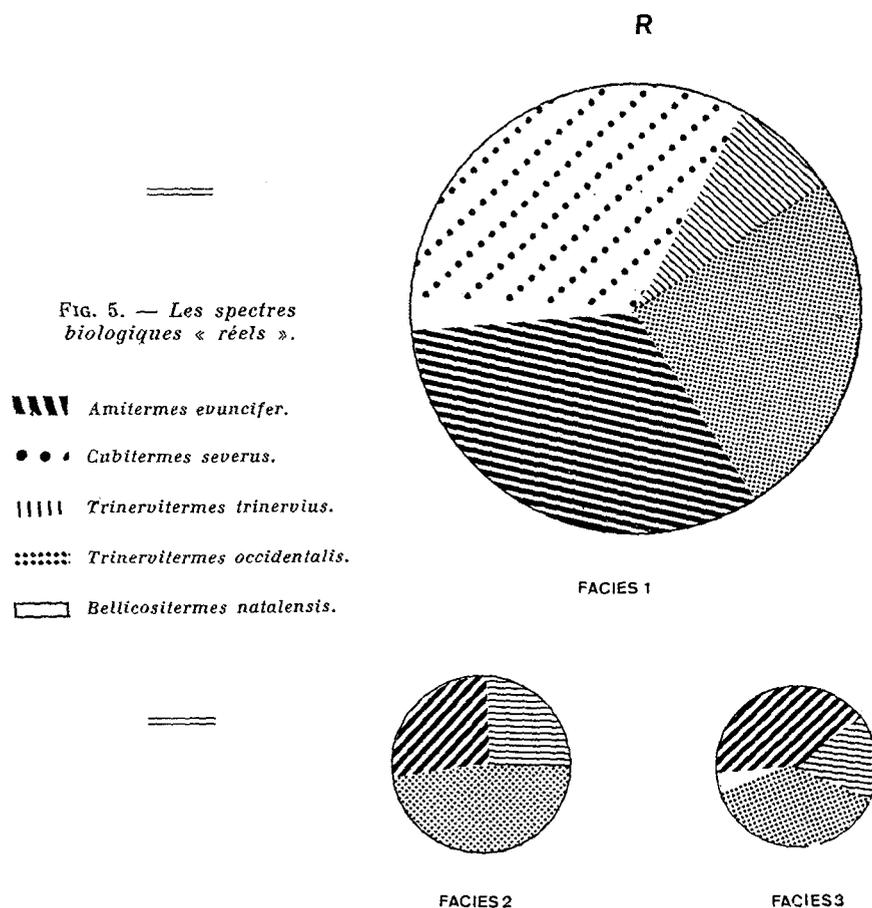
FACIES 2



FACIES 3

occupant ces différents nids, par contre, donne des pourcentages différents : c'est ainsi que par rapport à l'ensemble de la population totale de Termites constructeurs de nids épigés, on enregistre les pourcentages suivants : 31,31 % de *Cubitermes severus*, 1,59 % de *Bellicositermes natalensis*, 6,29 % de *Trinervitermes trinervius*, 25,26 % de *Trinervitermes occidentalis* et 35,27 % d'*Amitermes evuncifer*. Ces résultats enseignent que 20 % des termitières de *Cubitermes severus* sont occupées secondairement par d'autres espèces de Termite, souvent par des *Amitermes* ou par des *Trinervitermes occidentalis* et que de nombreux nids de *Bellicositermes natalensis* ne sont plus vivants.

Dans les faciès II et III, on note une disparition évidente de *Bellicositermes natalensis*. L'étude comparée des nids et des colonies (tableau IV) et l'analyse des spectres biologiques ne font que confirmer le point de vue exprimé par NOIROT, en 1961, qui constate et signale une régression de « *Cubitermes* » et de « *Bellicositermes natalensis* » et un envahissement de « *Trinervitermes* » et surtout d'« *Amitermes* ».



En conclusion, nous dirons que cette faune de Termites est celle d'une savane typique, mais semble-t-il appauvrie, surtout au niveau des faciès II et III. Les espèces construisant des nids épigés sont les suivantes : *Bellicositermes natalensis* Hay., *Amitermes evuncifer* Silv., *Cubitermes severus* Silv., *Trinervitermes trinervius* Ramb. et *Trinervitermes occidentalis* Sjöet. Parmi les espèces souterraines, notons l'abondance des *Ancistrotermes* et d'*Allognathotermes hypogeus* Silv. La simple observation des termitières montre que l'équilibre de cette faune s'est modifié dans un passé très récent et que cette évolution se poursuit sous nos yeux.

TABEAU IV. — EVOLUTION DES COLONIES DE TERMITES CONSTRUCTEURS DE NIDS ÉPIGÉS

(NC : nombre de colonies; C : colonie; Nsp : nid sans population; NOS : nid occupé secondairement; COS : colonie occupant secondairement un nid) (Chaque colonne de chiffres correspond à l'inventaire d'une parcelle).

| | FACÈS I | | | | | | | | | | FACÈS II | | | | | | | | | | FACÈS III | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|------------------------------------|---------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|----|-----|-----|----------|-----|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|----|-----------|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|
| <i>Cubitermes severus.</i> | NC | 89 | 195 | 130 | 177 | 170 | 28 | 32 | 146 | 108 | 150 | 160 | 50 | 32 | 135 | 165 | 260 | 145 | 265 | 80 | 106 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | C | 30 | 100 | 60 | 70 | 35 | 12 | 0 | 102 | 84 | 35 | 85 | 17 | 7 | 25 | 80 | 5 | 10 | 85 | 30 | 36 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | Nsp | 28 | 50 | 20 | 45 | 30 | 16 | 12 | 44 | 20 | 60 | 25 | 17 | 10 | 60 | 40 | 50 | 85 | 100 | 20 | 30 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | NOS | 30 | 45 | 50 | 60 | 105 | 0 | 20 | 0 | 4 | 55 | 50 | 16 | 15 | 50 | 45 | 5 | 50 | 80 | 30 | 40 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Amitermes evunctifer.</i> | NC | 45 | 50 | 46 | 70 | 95 | 32 | 12 | 20 | 20 | 65 | 40 | 38 | 44 | 50 | 64 | 75 | 49 | 113 | 56 | 55 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | CNP | 25 | 5 | 6 | 20 | 20 | 28 | 0 | 20 | 12 | 10 | 5 | 23 | 29 | 20 | 24 | 15 | 10 | 25 | 26 | 15 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | Nsp | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 4 | 0 | 0 | 4 | 10 | 0 | 4 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 8 | 4 | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | COS | 20 | 45 | 40 | 45 | 75 | 0 | 12 | 0 | 4 | 45 | 35 | 11 | 13 | 30 | 40 | 60 | 39 | 80 | 26 | 40 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Trinervitermes trinervius.</i> | NC | 15 | 12 | 8 | 10 | 10 | 16 | 8 | 8 | 8 | 0 | 5 | 3 | 11 | 10 | 15 | 15 | 20 | 8 | 12 | 6 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | CNP | 15 | 10 | 8 | 10 | 10 | 16 | 4 | 8 | 4 | 0 | 5 | 2 | 11 | 5 | 15 | 10 | 20 | 8 | 8 | 4 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | Nsp | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | 1 | 0 | 5 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 2 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | COS | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Trinervitermes occident.</i> | NC | 45 | 35 | 23 | 65 | 35 | 84 | 36 | 28 | 20 | 65 | 105 | 29 | 14 | 84 | 95 | 95 | 69 | 32 | 28 | 15 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | CNP | 25 | 20 | 10 | 30 | 30 | 68 | 16 | 28 | 20 | 40 | 70 | 21 | 9 | 55 | 60 | 50 | 0 | 12 | 10 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | Nsp | 10 | 15 | 3 | 30 | 5 | 16 | 16 | 0 | 0 | 20 | 20 | 3 | 3 | 15 | 30 | 0 | 0 | 32 | 12 | 5 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | COS | 10 | 0 | 10 | 5 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | 5 | 15 | 5 | 0 | 15 | 5 | 45 | 19 | 0 | 4 | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Bellicositermes natalensis.</i> | NC | 100 | 50 | 81 | 40 | 30 | 152 | 68 | 104 | 108 | 185 | 160 | 15 | 108 | 17 | 20 | 15 | 30 | 35 | 14 | 18 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | CNP | 0 | 0 | 1 | 5 | 0 | 8 | 4 | 8 | 4 | 0 | 0 | 2 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | Nsp | 100 | 50 | 80 | 35 | 30 | 144 | 64 | 96 | 104 | 185 | 160 | 13 | 108 | 12 | 20 | 15 | 30 | 35 | 14 | 18 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | COS | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

III. — LES FACTEURS DE RÉPARTITION ET D'ÉVOLUTION DES GROUPEMENTS DE TERMITES

Dans le milieu clos de leur nid, les Termites paraissent largement à l'abri des fluctuations du milieu extérieur : les larves, les nymphes et les reproducteurs qui restent enfermés dans la termitière et qui reçoivent des ouvriers une alimentation exclusivement liquide, sous forme de salive, ne dépendent pas directement du milieu extérieur pour leur alimentation et leur approvisionnement en eau. Néanmoins, les sociétés de Termites constituées d'individus étroitement liés par des rapports inter-individuels subissent l'action des facteurs écologiques par l'intermédiaire des ouvriers qui jouent alors un rôle important, par leur nombre et par la variété des activités qui les conduisent hors du nid.

Nous allons donc envisager successivement les différents facteurs écologiques qui régissent la répartition des Termites inventoriés et les facteurs qui détruisent l'équilibre de cette faune.

Les facteurs écologiques de répartition.

1° *Le sol.* — Toutes les espèces de Termites inventoriées possèdent un nid en rapport avec le sol : souvent celui-ci n'est qu'un lieu de passage où les ouvriers creusent leurs galeries, mais souvent il fournit les matériaux de construction du nid partiellement ou complètement souterrain; dans certains cas il représente l'aliment du Terme. Ces remarques nous conduisent à penser que l'importance des sols doit être recherchée essentiellement dans sa texture et, pour les Termites humivores, dans la richesse en matières humiques.

La texture des sols intervient de deux façons : d'une façon directe, car elle conditionne les déplacements et elle favorise l'aération et le drainage, d'une manière indirecte, car de ces qualités physicochimiques dépendent le développement plus ou moins important de la végétation, source des matériaux celluloseux indispensables à la vie des colonies, et la dégradation lente de la matière végétale.

Dans le faciès I, le rapport A/S peu différent de 13 (cf. tableau I, S symbolisant les matériaux grossiers, A les éléments fins) indique que le sol, dans les 40 premiers centimètres, est plus sableux qu'argileux. Les groupements de Termites se révèlent comme étant les plus riches en genres et en espèces. On remarque, en particulier, l'abondance de Termites humivores ainsi que paraît l'annoncer la multiplicité des termitières en « champignon » de *Cubitermes* (cf. fig. B); les Termites fourrageurs et surtout les Termites champignonnistes constructeurs de nids épigés (*Bellicositermes natalensis*) se localisent dans les combes ou au bas des pentes, dans des endroits où le rapport A/S a tendance à devenir supérieur à 13, conséquence directe des apports de matériaux

fins par les eaux de ruissellement. Cette observation qui, au niveau du faciès I, n'apparaît que comme un détail expliquant les variations qualitatives et quantitatives d'un relevé à l'autre, se concrétise d'une façon spectaculaire au niveau du faciès III. En effet, dans la région de Pass, et d'une manière quasiment générale le long de la lagune, partout où la strate herbacée graminéenne domine, la faune de Termites s'appauvrit : on note la disparition totale des Termites humivores et on relève que A/S est égal à 28. Il semble donc que les Termites humivores, et en particulier *Cubitermes severus*, s'accommodent d'un sol de texture plus grossière que les Termites champignonnistes et fourra-



Fig. B. — Savane à *Loudetia ambiens* de Youhouli. On notera l'abondance des termitières en forme de « champignon » construites par *Cubitermes*, quelques nids de *Bellicositermes* érodés et envahis par la végétation.

geurs. Néanmoins, dès que le sol devient trop sablonneux ($A/S = 10$) les Termites humivores ne peuvent pas vivre ainsi que l'ont démontré des tentatives de transplantation de nids de *Cubitermes severus* aux environs de Dabou.

En conclusion, nous dirons que les Termites humivores sont essentiellement localisés sur les faibles pentes où s'accumulent les résidus grossiers de l'érosion des plateaux et où courent des rigoles de drainage. Par contre, *Bellicositermes natalensis*, grand remueur de terre, peut vivre dans des faciès de texture pédologique différente, marquant toutefois une préférence pour les zones les plus argileuses. Sur ce dernier point nous tombons en plein accord avec BOYER (1966) qui démontre que la répartition géographique de *Bellicositermes natalensis* est influencée par la nature géologique de la roche et le type de sol qu'elle engendre. Cette répartition des Termites en fonction de la texture du sol est liée au mode de vie différent des deux catégories de Termites envisagées : l'un, tel *Cubitermes* vivant dans les couches superficielles

du sol, formant des colonies relativement peu peuplées, habitant des nids peu isolés du milieu extérieur, l'autre, *Bellicositermes natalensis*, s'enfonçant profondément dans le sol, atteignant la nappe phréatique, constituant de puissantes sociétés, vivant dans des termitières isolées du milieu extérieur par une imposante muraille et un système de grandes cavités.

2° *L'eau*. — L'importance du problème de l'eau a été déjà soulignée par GRASSÉ et NOÏROT (1948). En effet, les mangeurs d'humus prennent leur eau dans la terre chargée de débris organiques dont ils se nourrissent, la majorité des autres genres couvrent leurs besoins en eau par l'absorption de l'eau en nature. Deux problèmes se posent alors : comment les Termites humivores vivant dans les zones superficielles du sol peuvent-ils s'accommoder d'un sol qui, en saison sèche, se déshydrate fortement et où, de surcroît, sévissent les feux de brousse ? comment les Termites fourrageurs et champignonnistes se procurent-ils de l'eau en pleine saison sèche ?

Dans le faciès I, les Termites humivores sont abondants ; le sol de texture grossière n'est pas particulièrement humide. Pour apporter quelques précisions, prenons en considération les données pluviométriques : on constate alors qu'il tombe en moyenne 14 millimètres d'eau, un jour sur trois. Par ailleurs, des analyses de fragments de « chapeau » et de morceaux de socle de termitière de *Cubitermes* montrent que les constructions de *Cubitermes severus* en saison sèche ne renferment que 0,54 % d'eau dans les parties supérieures et que 10 à 15 % dans le socle souterrain. Les exigences de ce Terme en eau pour les constructions sont donc limitées et l'établissement de colonies dans des endroits bien drainés ne doit pas surprendre : l'eau indispensable à l'organisme se trouvant dans l'alimentation et des migrations verticales journalières de population soustrayant les colonies à la déshydratation.

Il n'en est pas de même pour la majorité des autres genres dont l'alimentation et l'approvisionnement en eau sont plus ou moins dissociés : *Bellicositermes* et *Trinervitermes* se nourrissent d'aliments secs et, par conséquent, leurs besoins en eau sont couverts par l'absorption de l'eau en nature. Les besoins en eau de *Bellicositermes natalensis* sont très grands. L'eau contenue dans les couches superficielles du sol est insuffisante et, par l'intermédiaire de véritables puits s'enfonçant dans le sol, creusés sous le nid, les ouvriers vont chercher l'eau jusqu'à la nappe phréatique pour leurs besoins physiologiques : salive et aliment stomodéal, pour le maintien et la régulation du microclimat du nid et des galeries et pour l'édification de constructions nouvelles. L'orientation de notre travail ne nous permet pas d'évaluer la quantité d'eau nécessaire à l'élaboration de l'aliment stomodéal des ouvriers, c'est-à-dire de préciser un bilan en eau « nutritive » ; cependant, on peut apprécier, d'une façon très approximative certes, la quantité d'eau nécessaire à l'entretien d'une hygrométrie saturante de l'habitable, par

des pesées de morceaux des différentes parties du nid d'une part, au moment de leur récupération, d'autre part, après dessiccation par exposition à l'air libre, durant 30 à 40 heures. La plupart des constructions du nid (habitable, chambres à meules, muraille) ont une humidité totale comprise entre 15 et 30 % de l'échantillon sec. Ces teneurs en eau concordent avec celles annoncées par BOYER (1966). Si l'on s'en tient à ces estimations et si l'on prend en considération une termitière de volume apparent 2 m³, on est en mesure de penser que le mètre cube de maçonnerie contient environ 200 litres d'eau. Nous n'avons aucune mesure relative à l'évaporation de l'eau d'imbibition dans les conditions climatiques du nid afin d'établir un bilan de l'eau nécessaire au cours d'une année, mais l'évaluation grossière précédemment faite incline à penser que la présence d'un point d'eau est obligatoire aux colonies de *Bellicositermes natalensis*. Ces Termites sont effectivement plus prospères au voisinage des nappes phréatiques repérables par des fissures ou par des boqueteaux et près des galeries forestières.

Dans les faciès II et III, les nids épigés de *Trinervitermes trinervius* et *occidentalis* et d'*Amitermes evuncifer* se localisent le long des rigoles de drainage. L'abondance de ces trois espèces par rapport à *Bellicositermes natalensis* dans ces faciès est certainement en partie expliquée par des besoins en eau moins importants : les zones épigées des constructions, en saison sèche, ne renferment que 10 % d'eau.

La répartition des Termites constructeurs, en particulier, paraît donc étroitement liée à l'hydrologie des sols. L'installation de *Bellicositermes natalensis* sur des sols dont les horizons de surface sont relativement secs pendant une partie de l'année est possible grâce à la présence de plans de retenue d'eau temporaires au contact de niveaux sous-jacents plus argileux et de nappes aquifères permanentes en profondeur.

3° **Les aliments.** — La diversité des régimes alimentaires des différentes espèces de Termites inventoriées ne masque pas le fait fondamental selon lequel les Termites se nourrissent aux dépens de matériaux cellulosiques; par voie de conséquence, leur distribution est étroitement liée à l'aspect floristique des faciès envisagés.

Dans le faciès I, une luxuriance de Graminées fortement cespitueuses (Andropogonées), au système racinaire à caractère arénicole parfois très accentué, comme *Loudetia ambiens*, caractéristique de l'association végétale, est synonyme d'abondance de matériaux cellulosiques. Corrélativement, 16 espèces de Termites y sont récoltées et tous les 38 m² on trouve un nid épigé. Cette densité de termitières au mètre carré semble traduire un bon développement des colonies installées et des conditions adéquates à de nouvelles installations de sociétés. Les mangeurs de végétaux trouvent une nourriture abondante; par ailleurs, la lente décomposition des matériaux cellulosiques permet aux Termites humivores de subsister en se localisant au sein même de la matière organique.

Dans les faciès II et III, la végétation est claire, voire absente sur certaines étendues. On ne compte en moyenne que 7 à 8 espèces de Termites, tandis que la densité de nids épigés n'est plus que d'une termitière tous les 400 ou 500 m². L'absence de couche humifère et la rareté des végétaux ne favorisent que le développement de colonies de Termites qui ne sont pas strictement inféodés à un espace étroitement délimité.

Trois facteurs écologiques interviennent dans la distribution des Termites inventoriés : le sol, l'eau et la végétation. Le sol conditionnant en grande partie les deux autres, on peut affirmer qu'il joue un rôle de tout premier plan.

L'évolution de la faune de Termites.

La simple observation des termitières montre que l'équilibre de la faune termitique s'est profondément modifié dans un passé très récent et que cette évolution se poursuit encore sous nos yeux. Les caractères essentiels de cette évolution sont :

- la disparition de *Bellicositermes natalensis*;
- l'expansion d'*Amitermes evuncifer*.

Rien ne permet de penser que le climat, le sol ou la végétation aient évolué dans un passé très récent. De nombreuses observations indiquent que les Fourmis Dorylines jouent un rôle de premier plan dans la régression de *Bellicositermes natalensis*, tandis qu'une compétition interspécifique semble expliquer l'expansion d'*Amitermes evuncifer*, au détriment souvent de *Cubitermes severus*.

1° **Le rôle des Fourmis.** — La régression de *Bellicositermes natalensis* est attestée par la présence de nids « morts ». Nous avons trouvé des termitières vivantes, de taille variable, plus ou moins importantes, dans la partie Nord de la savane de Dabou (Youhouli, Cosrou), aux environs de N'Zida, dans la savane du Bandama. Partout ailleurs les nids, souvent très nombreux, sont déserts ou occupés secondairement par d'autres espèces de Termites. Les termitières abandonnées montrent tous les stades de dégradation : érosion de la muraille qui donne à la construction un aspect ruiniforme et ouvre à l'extérieur le système complexe des cavités internes; démolition progressive des parties supérieures de la termitière qui se transforme en cône surbaissé; invasion par la végétation.

Des observations régulières nous ont permis, en 4 ans, d'assister à la mort brutale de 60 jeunes colonies (1). Nous pensons qu'est responsable une Fourmi : *Dorylus (Typhlopone) dentifrons* Wasmann (2).

(1) Jeunes si l'on juge de l'âge en fonction des dimensions du nid (hauteur moyenne : 1,20 mètre; diamètre de base : 1 mètre).

(2) Nous remercions le R. P. VAN BOVEN qui a bien voulu déterminer cette Doryline.

En effet, on constate qu'une termitière tout à fait normale quelques jours auparavant présente de larges perforations dans la muraille qui acquiert alors un aspect très similaire à celui des termitières trouvées désertes (BODOT, 1961). La démolition de la muraille permet de voir dans l'habitacle une concentration de Doryles parfois aussi importante que la population de Termites d'un nid normal. La population de *Bellicositermes* est presque complètement éliminée : on ne trouve plus dans les ruines de l'habitacle que des téguments céphaliques de soldats et, dans les anfractuosités des meules à champignons, quelques larves. La



FIG. C. — Savane de Yassap. Remarquer la localisation des termitières de *Cubitermes* sur la pente du plateau.

concomitance du percement de la muraille et de la présence de Doryles laisse supposer que ces dernières en sont les artisans. Nous n'avons jamais eu l'occasion d'assister au début de l'attaque, mais des expériences précédemment décrites (BODOT, 1961) montrent que les Fourmis peuvent en être responsables. Rappelons l'attaque expérimentale du nid 400, dans la savane de Youhouli, et la mise en évidence, au laboratoire, de l'agressivité des Doryles vis-à-vis des différentes castes de *Bellicositermes natalensis*.

Ces attaques peuvent être massives; c'est ainsi que :

— le 3 février 1961, à proximité du village de Youhouli, les nids n^{os} 20, 2000, 9000 et 5000 sont envahis par des Doryles, mais l'agression est repoussée;

— le 15 octobre 1961, les termitières n^{os} 500, 3000, 200, 80, 300, 60 et 6 de Yassap sont attaquées et trois d'entre elles voient leur population disparaître;

— le 28 janvier 1963, les nids n^{os} 20, 2000, 80000, 5000, 201 et 202

sont envahis et les trois colonies subissant leur deuxième attaque périssent;

— le 15 juillet 1964, dans la station de Yassap, 15 nids sont très sérieusement perforés et, le 17 du même mois, 6 d'entre eux n'ont pas rebouché les trous de la muraille.

Ces attaques se manifestent à différentes périodes de l'année; elles sont cependant plus importantes à la petite saison des pluies et pendant la grande saison des pluies. Sans pouvoir parler de cycle saisonnier d'attaque, on peut considérer les précipitations comme un facteur favorisant les attaques mais ne les déclenchant pas. Ces attaques



FIG. D. — Savane de Lopou. On notera d'une part, la localisation des arbustes à proximité des termitières de *Bélicositermes natalensis*, et d'autre part, la rareté des nids de *Cubitermes* dans cette combe.

paraissent être une conséquence de l'extension des défrichements précédant l'implantation de nouvelles cultures industrielles (Palmiers à huile, Hévéas). Si nous comparons les périodes d'attaque massive avec le plan d'expansion du Palmier à huile, nous remarquons :

— qu'au défrichage de la savane Youhouli-Ousrou de 1960-1961, précédant l'installation de plantations d'Hévéas (1961-1962), correspond une importante invasion de Dorylines détruisant 20 nids voisins et suivis régulièrement;

— qu'au défrichage du triangle déterminé par la route de Dabou et la piste de Yassap en 1961 correspond l'invasion de Dorylines de fin 1961 exterminant 11 colonies;

— qu'au défrichage de mars 1964, annonçant la plantation de Palmiers au nord-ouest de Lopou, paraît liée la destruction de 15 colonies constatée à la mi-juillet 1964;

— qu'à l'implantation de Palmiers et d'Hévéas (1960-1964) à Toupah

et à Cosrou correspond la disparition de tous les nids qui, vivants en 1960-1961, sont pratiquement tous creusés et abandonnés de leur population. De ces constatations il ressort que l'action des Dorylines, particulièrement importante actuellement, provient d'un déséquilibre biologique provoqué par l'Homme. Si cette hypothèse est exacte, ainsi se trouverait expliqué le caractère récent de la disparition de *Bellicositermes natalensis*.

Dans certains cas, la termitière arrive à surmonter l'agression : la muraille est réparée au bout de 2 ou 3 jours et la colonie poursuit son évolution normale; c'est ainsi que le nid n° 400, attaqué le 2 février, a essaimé le 16 mars de la même année, période d'essaimage normale. Les réactions de défense des Termites se traduisent de différentes façons :

- enfouissement d'une grande partie de la population dans le sol, les ouvriers transportant le couvain;
- obstruction des galeries, par des diaphragmes granuleux et des orifices équatoriaux de la loge royale par des bouchons;
- combats entre soldats de Termites et Doryles attaquées également par des ouvriers de *Bellicositermes*.

Un nid attaqué une première fois est vite réattaqué et la colonie est alors décimée.

Cette élimination rapide d'une espèce dominante paraît donc être un cas frappant de concurrence biologique directe.

Les autres espèces de Termites de cette savane paraissent beaucoup plus rarement attaquées. Nous avons observé cependant :

— d'une part, des nids de *Cubitermes severus* occupés par des Dorylines (*Dorylus* [*Alaopone*] *conradti* Emery); la population de Termites était réduite très souvent à la caste des ouvriers, les larves étant pratiquement absentes et les soldats rarissimes. Actuellement, je ne connais pas exactement la relation qui existe entre ces deux phénomènes et je n'en conclurai pas à l'attaque des *Cubitermes* par les Doryles.

— d'autre part, j'ai assisté au délogement de certaines espèces de leurs galeries, par des Doryles (*Dorylus* [*Typhlopone*] *fulvus badius* var. *obscurior* Santschi) qui, dès leur émergence à la surface du sol, capturent le couvain et les nymphes des Termites attaqués.

Le 4 décembre 1963, des centaines d'ouvriers d'*Allognathotermes hypogeus* se répandent sur le sol, se groupent sur quelques mottes relativement fraîches du sol nouvellement charrué. Quelques instants plus tard, toujours sous le soleil, sortent de galeries s'ouvrant en surface quelques ouvriers de Termites et des Dorylines. En creusant, on trouve, dans une même galerie, Termites et prédateurs. La capture des *Allognathotermes*, en surface, ne laisse plus subsister aucun doute. Une observation analogue a été faite à Abidjan, le 21 octobre 1963 : par plusieurs trous, dans une pelouse, sortent, des heures durant, des flots d'*Anoplotermes* sp., composés d'ouvriers, de couvain, de nymphes, d'ailés et de la reine, et, d'orifices voisins, des Dorylines, qui s'attaquent à la colonne de Termites.

Dans l'état actuel, nous pensons que les Doryles sont des prédateurs très importants pour les Termites (WHEELER, 1936; WILLIAMS, 1959; KALSHOVEN, 1959). Les Fourmis-cadavres (Ponérines des genres *Megaponera* et *Paltothyreus*) semblent se nourrir essentiellement de Termites, mais leurs sociétés ne comptent que quelques centaines d'ouvriers. Des *Cremastogaster*, des *Pheidole* ont été trouvés, dans des nids de *Cubitermes*, mais aucune étude précise n'a été réalisée, afin de déterminer le rôle précis joué par ces Fourmis.

2° La compétition interspécifique entre les Termites eux-mêmes. — *Amitermes evuncifer* paraît se multiplier notablement et concurrencer efficacement les autres espèces de Termites. Assez fréquemment, il établit son nid sur la construction abandonnée par *Bellicositermes natalensis*, mais bien souvent, il envahit les nids vivants de *Cubitermes severus* et de *Trinervitermes trinervius*. L'extension d'*Amitermes evuncifer* est mise en évidence par les spectres biologiques. Les quatre cinquièmes des colonies d'*Amitermes* occupent secondairement des nids bâtis par d'autres espèces. Les deux cinquièmes des termitières de *Cubitermes severus* contiennent des *Amitermes*.

L'étude de différents nids de *Cubitermes severus*, plus ou moins envahis par les *Amitermes*, illustre le processus évolutif des constructions et la destinée des deux populations en présence. Arbitrairement, on peut distinguer trois catégories de nids de *Cubitermes* occupés secondairement par des *Amitermes* :

— Dans une première catégorie, nous grouperons tous les nids en « champignon » qui présentent une allure générale normale. Rien extérieurement ne traduit l'existence interne d'*Amitermes*. La structure interne est une série de chambres, plus ou moins régulières, séparées par de minces cloisons perforées d'orifices à la taille des occupants.

La population de *Cubitermes* se compose des différentes castes : ouvriers, larves, soldats, réparties suivant des pourcentages normaux. Il semble donc que la colonie soit « saine ».

Si nous déracinons le nid nous observons des ouvriers et des soldats d'*Amitermes* qui circulent dans le socle hypogé.

— La deuxième catégorie comprend des nids apparemment normaux et abritant une population de *Cubitermes severus* normale, mais dont les chambres supérieures et périphériques du « chapeau » sont envahies par des ouvriers et des soldats d'*Amitermes* qui se sont tracé un réseau de galeries à travers les zones périphériques de la colonne du nid.

— Les termitières de la troisième catégorie prennent une allure plus massive : le « chapeau » n'a plus sa surface finement mamelonnée, ses bords s'épaississent. La colonie de *Cubitermes* devient moins importante et présente une composition anormale : le couvain se raréfie, on

ne voit pas de soldat blanc, seuls les ouvriers sont encore nombreux. Par contre, les *Amitermes* paraissent bien installés; ils ont remanié les chambres qui se sont aplaties par épaissement des cloisons, du toit et du plancher. L'ensemble des cavités est tapissé d'un enduit marron noirâtre. Malgré la pauvreté de notre information et la rareté des documents relatifs à l'évolution d'un seul et même nid, il semble bien que la compétition interspécifique entre les Termites soit à l'origine de l'extension d'*Amitermes* au détriment de *Cubitermes*. Si l'on fait foi des observations précédentes, l'évolution des nids de *Cubitermes* occupés secondairement par des *Amitermes* s'effectue progressivement par un remaniement de l'architecture, puis par la disparition de la colonie envahie. Dans un stade ultime la société d'*Amitermes* façonne le milieu à ses mesures.

Cet exemple de compétition n'est certainement pas le seul. Etant donné la densité des Termites dans le sol de ces savanes, il n'est pas douteux que s'exercent des interactions entre les espèces peuplant un même faciès, entrant en compétition pour l'espace vital et pour la nourriture.

3° **Les conséquences de cette évolution.** — Les Termites que nous avons inventoriés ont une action agrologique certaine qui se traduit par des modifications d'ordre mécanique et d'ordre qualitatif.

Depuis DRUMMOND (1888), pédologues et agronomes, que nous ne citerons pas ici en raison de leur nombre, s'intéressent aux rapports des Termites avec le sol. Les différents points de vue purement pédologiques ont été repris par BOYER en 1958 et GRASSÉ et NOIROT en 1959. Par le biais de recherches sur la flore des termitières de *Bellicositermes natalensis*, nous sommes en mesure de mettre en lumière le rôle de certains Termites et, en particulier, celui de *Bellicositermes natalensis*, sur le sol des savanes de basse Côte-d'Ivoire.

Nous avons comparé la flore récoltée sur les termitières « cathédrale » avec celle de la savane environnante. Pour préciser nos observations nous avons entrepris des mesures des appareils végétatifs et remarqué les différences d'ordre biologique. L'inventaire de la végétation croissant autour des nids de *Bellicositermes natalensis* ou sur leur muraille comprend des espèces ne figurant pas dans le cortège caractéristique de l'association végétale environnante définie par ADJANOHOUM (1962). En effet, on récolte :

— les espèces forestières suivantes :

| | |
|-------------------------------------|--|
| <i>Rauvolfia vomitoria</i> Afz. | <i>Gærtnera paniculata</i> Benth. |
| <i>Morinda lucida</i> Benth. | <i>Pycnanthus angolensis</i> Warb. |
| <i>Ficus exasperata</i> . | <i>Funtumia latifolia</i> Stapf. |
| <i>Alchornea cordifolia</i> Müll. | <i>Oslundia opposita</i> Vahl. |
| <i>Anthocleista nobilis</i> G. Don. | <i>Harungana madagascariensis</i> Lam. |
| <i>Turrea heterophylla</i> Sm. | |

— les espèces rudérales :

| | |
|------------------------------------|-------------------------------------|
| <i>Kalanchæ crenata</i> Harv. | <i>Euphorbia hirta</i> Linn. |
| <i>Desmodium adscendens</i> D. C. | <i>Solanum torvum</i> Swartz. |
| <i>Passiflora fœtida</i> Linn. | <i>Calopogonium mucunoides</i> . |
| <i>Cyathula prostrata</i> Blume. | <i>Momordica charantia</i> Linn. |
| <i>Ageratum conyzoides</i> Linn. | <i>Psidium goyava</i> Linn. |
| <i>Triumfetta rhomboïdea</i> Jacq. | <i>Clerodendron scandens</i> Beauv. |
| <i>Spermacoce pilosa</i> D. C. | <i>Mikania scandens</i> Willd. |

— les espèces savanicoles particulièrement localisées sur les nids de *Bellicositermes natalensis* sont :

Sarcocephalus esculentus Afz.
Bridelia ferruginea Benth.
Ficus capensis Thumb.

— ces espèces sont des arbustes qui voisinent avec les herbacées suivantes :

| | |
|---|--|
| <i>Lanea acida</i> Rich. | <i>Hyparrhenia subplumosa</i> Stapf. |
| <i>Mariscus umbellatus</i> Vahl. | <i>Hyparrhenia diplandra</i> Stapf. |
| <i>Cyperus schweifurthianus</i> Boeck. | <i>Aspilia latifolia</i> Oliv. et Hiern. |
| <i>Bulbostylis aphyllantoïdes</i> C. B. | |

De cette étude détaillée il ressort clairement que les espèces arbustives forestières ou savanicoles, les Cypéracées avides d'eau et les herbacées rudérales se développent essentiellement sur des matériaux accumulés et remaniés par *Bellicositermes natalensis*.

Les études biométriques et les remarques d'ordre biologique confirment ce point de vue. Les touffes de Graminées et surtout celles d'*Hyparrhenia* sont plus fournies (de 7 à 9 tiges contre 1 ou 2), plus hautes (1,50 m contre 60 à 80 cm) aux abords des nids que dans la savane environnante. Les feuilles, d'un beau vert foncé, contrastent avec les feuilles jaunâtres, plus ou moins scarieuses, des échantillons récoltés dans l'association environnante. La présence des nids de *Bellicositermes natalensis* dans les savanes semble donc favoriser :

— le maintien et le développement d'espèces forestières essentiellement arbustives;

— la croissance maximale de l'ensemble végétatif et le développement précoce des appareils reproducteurs de certaines Graminées et des Cypéracées.

Il est certain que cette influence est limitée à d'étroites couronnes entourant les nids vivants ou morts, larges de 2 mètres environ, mais il faut préciser qu'elle dépend surtout de l'importance de la population habitant ou ayant habité le nid. En effet, les végétaux recueillis sur les jeunes nids sortant à peine du sol et ne présentant pas la teinte ocre

caractéristique des hydroxydes de fer sont en tout point comparables à leurs homologues de savane.

La présence de plantes hygrophiles ainsi que le développement d'arbustes suggèrent une intervention directe et immédiate des colonies susceptibles, par l'intermédiaire des ouvriers, de remonter à la surface ou dans les couches superficielles du sol, de l'eau puisée en profondeur, constatations qui mettraient en jeu l'importance des populations composées de 50 à 70 % d'ouvriers, tandis que le fait de trouver une flore identique sur les nids vivants et sur les nids abandonnés incite à attribuer une importance particulière aux modifications qualitatives durables que les ouvriers font subir au sol, en prélevant dans les différents horizons du sol sous-jacent de fins éléments colloïdaux et des matériaux divers. Ces modifications augmentent le pouvoir de rétention de l'eau et, par suite, le maintien d'une certaine humidité, ce qui améliore l'aération des sols hygrophiles et favorise certaines réactions chimiques.

La disparition de *Bellicositermes natalensis* peut nuire à la fertilité des sols des savanes de basse Côte-d'Ivoire et, par suite, entraver le développement luxuriant des espèces graminéennes susceptibles de satisfaire à un élevage de bétail intensif.

Les autres espèces de Termites, et notamment *Amitermes evuncifer*, ont une biologie différente et leur action sur le sol, dont nous soupçonnons l'importance, mais sur laquelle nous sommes mal renseignés, est certainement d'une autre nature. Le sol est constamment remanié, mais on ne peut apprécier et préciser avec plus de détails l'action des *Amitermes*, *Cubitermes* et *Trinervitermes* qui contribuent à l'évolution des sols.

Il n'est donc pas impossible qu'à la longue la rupture d'équilibre entre les différentes espèces de Termites amène des modifications notables du milieu. C'est une hypothèse qui mérite examen.

RÉSUMÉ

Après une description du milieu choisi, des points de vue pédologique, hydrologique et climatique, nous envisageons la répartition qualitative et quantitative des diverses espèces et nous distinguons 3 types de faciès caractérisés chacun par une formation végétale et un groupement déterminé d'espèces de Termites.

Nous avons dégagé les facteurs écologiques (pédologie, topographie, hydrologie et végétation) responsables de cette répartition.

Nous décrivons une évolution récente de la faune déterminée par le défrichement des savanes et régie principalement par des facteurs biologiques (Fourmis Dorylines; compétition interspécifique entre Termites).

SUMMARY

After a pedologic, hydrologic and climatic description of the Ivory Coast South savannah, we consider the qualitative and quantitative distribution of the different species and we distinguish three facies, each one being distinguished by floral association and characteristic species group of Termites; we specify ecologic factors laying down this distribution. Recent fauna evolution is attributed to savannah grubbling which modifies factors (attack by Ants : Dorylines; inter-specific competition between Termites).

BIBLIOGRAPHIE

- ADJANOHOUM (E.), 1957. — Etude phytosociologique des savanes de basse Côte-d'Ivoire. *Végétatio*, **II**, p. 1-38. — 1962-1964. Végétation des savanes et des rochers découverts en Côte-d'Ivoire centrale. *Mémoires Orstom*, Paris.
- AUBREVILLE (A.), 1949. — Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale. *Soc. Ed. Géogr. Marit. Col.*, Paris.
- BODOT (P.), 1961. — La destruction des termitières de *Bellicositermes natalensis* par une fourmi : *Dorylus (Typhlopone) dentifrons* Wassman. *C. R. Acad. Sc., Paris*, **253**, p. 3053.
- BONNEFOY (C.), 1954. — Tiagba, note sur un village Aizi. *Et. Eburnéenne*, **III**, I.F.A.N.
- BOUTILLIER (J. L.) et DUPIRÉ (M.), 1954. — Etudes sur la société Adioukrou et la région de Dabou. *Serv. Inf. Abidjan*.
- BOYER (P.), 1958 a. — Sur les matériaux composant la termitière géante de *Bellicositermes rex*. *C. R. Acad. Sc., Paris*, **247**, p. 488-490. — 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. Sc., Paris*, **247**, p. 749-751. — 1966. *Communication personnelle*.
- DABIN (R.) et LENEUF (N.), 1957. — Analyse des sols de savane de basse Côte-d'Ivoire. *Communication personnelle*.
- DRUMMOND (H.), 1888. — The white Ant. A theory. *Tropical Africa*, London, p. 123-158.
- GRASSÉ (P. P.) et NOIROT (CH.), 1948. — La climatisation de la termitière par ses habitants et le transport de l'eau. *C. R. Acad. Sc., Paris*, **227**, p. 869-871. — 1959. Rapports des Termites avec les sols tropicaux. *Rev. Geom. Dyn.*, p. 35-40.
- GUÉRIN-VILLEAUCREIL (G.), 1954. — Hydrogéologie en Côte-d'Ivoire. *Mémoires du bureau de rech. géol. min.* Technip, édit., Paris.
- HOLAS (B.), 1954. — Les peuplements de la Côte-d'Ivoire. *Cahier Ch. de Foucault : La Côte-d'Ivoire*.
- KALSHOVEN (L. E. G.), 1930. — De biologie van de Djatermiet in verband met Zijnbestrijding. *Med. Inst. Plantzenz*, **7**, p. 1-154.
- KEMP (P. B.), 1955. — The Termites of North-Eastern-Tanganyika : their distribution and biology. *Bull. Entom. Res.*, **46**, p. 113-135.
- LEBRUN (J.), 1937-1938. — La végétation de la plaine alluviale, au sud du Lac Edouard. *Expl. Nat. Albert. Mission J. Lebrun. Inst. Parcs Nat. Congo belge*. Fasc. 1.
- LENEUF (N.) et DABIN (R.), 1956. — Sur l'origine des savanes de la basse Côte-d'Ivoire. *C. R. Acad. Sci., Paris*, **243**, p. 857-860.

- MIÈGE (J.), 1953. — Relations entre savanes et forêts en basse Côte-d'Ivoire. *Comm. Congr. Afric. de l'Ouest, Abidjan*, p. 27-29.
- NOIROT (CH.), 1959. — Sur le nid et la biologie de *Macrotermes gilvus* Holm. dans les rizières du Cambodge. *Ins. Soc.*, **6**, p. 179-184. — 1961. L'évolution de la faune des Termites des savanes côtières de Côte-d'Ivoire. *Verh. IX. Internat. Kongress. Entom. Wien*, **1**, p. 583-585.
- PORTÈRES (R.), 1950. — Problèmes sur la végétation de la basse Côte-d'Ivoire. *Bull. Soc. Bot. Fv.*, **97**, n° 7-9.
- WHEELER (W. M.), 1936. — Ecological relations of Ponerines and other Ants to Termites. *Proc. Amer. Acad. Arts Sci.*, **71**, p. 159-243.
- WILLIAMS (R. C. M.), 1959. — Flight and colony foundation in two *Cubitermes* species (Isoptera : Termitidæ). *Ins. Soc.*, **6**, p. 203-218.
-