

DEBRIS VEGETAUX STOCKES PAR *TRINERVITERMES* SP.
(ISOPTERA TERMITIDAE NASUTITERMITINAE)
DANS LA SAVANE DE LUISWISHI (SHABA)

Plant debris stocked by *T. sp.* in the Luiswishi savanna (Shaba).

ALONI K., KAGOMA N., NOTI M. *

ABSTRACT

Among the 5,000 mounds ha^{-1} built by *Cubitermes* sp., termites of the *Trinervitermes* genus occupy 1.2% by substitution and 10.3 % by cohabitation. Estimation of the population based on the only mounds occupied by substitution give a density ranging about 434,000 individuals per hectare with 76 to 80 % representatives of the worker caste. Straw found in those nests amounted to 2.3 $Kg\ ha^{-1}$. Such a value, even if estimated at about ten Kg (considering also the mounds in cohabitation) remains negligible compared with the 7.5 tons ha^{-1} of herbaceous products destroyed by fire every year.

RESUME

Des quelque 5.000 termitières par hectare construites par les *Cubitermes*, les termites du genre *Trinervitermes* occupent en substitution environ 1,2 % et 10,3 % en cohabitation. La population estimée sur base des seules termitières où les *Trinervitermes* sont les seuls occupants est de l'ordre de 434.000 individus ha^{-1} parmi lesquels la caste des ouvriers représente 76 à 80 %. La paille trouvée dans ces nids est de 2,3 $Kg\ ha^{-1}$. Cette valeur même portée à une dizaine de Kg , si l'on considère que le stock est de moitié dans cas de cohabitation, reste négligeable comparée aux 7,5 tonnes ha^{-1} de production herbacée qui est consommée par le feu chaque année (FRESON, 1973).

* Université de Lubumbashi, Département de Géographie, B.P. 1825, Lubumbashi, Zaïre.

INTRODUCTION

Le site de Luwiswishi (28 Km au Nord-Est de Lubumbashi), a fait l'objet de plusieurs travaux : MALAISSE (1973, 1978, 1982), MALAISSE & BUHENDWA (1982), FRESON (1973), SOYER *et al.* (1982), ALONI *et al.* (1983, 1985).

GOFFINET (1973, 1975, 1976) y a étudié plus particulièrement la faune du sol qui comprend plusieurs groupes zoologiques : collemboles, lombricides (oligochètes), fourmicides, hémiptères, coléoptères, isoptères, etc...

En ce qui concerne les isoptères ou termites, GOFFINET (1973, 1976) a caractérisé chacun des trois écosystèmes présents (forêt dense sèche ou *Muhulu*, forêt claire ou *Miombo* et savane boisée) à l'aide de la population de chaque nid, la densité des constructions, du mode d'occupation des nids par les diverses espèces ainsi que de leur signification écologique.

On rencontre à Luwiswishi les deux types principaux de termitières épigées du Shaba méridional :

- les hautes termitières édifiées par *Macrotermes falciger* (GOFFINET, 1976), espèce présente et en activité actuellement dans un certain nombre de tertres. Le volume de ceux-ci représente plusieurs centaines voire un millier de m³ (ALONI, 1975; ALONI *et al.*, 1981). Au site de Luwiswishi, les valeurs observées sur une superficie de 30 ha varient de 280 à 420 m³ et la densité de 1 à 5 unités ha⁻¹.
- les petites termitières dont les dimensions dépassent rarement 20 cm de hauteur et 50 cm de circonférence sont particulièrement abondantes dans la savane. Leur densité dépasse la valeur très élevée de 5.000 calies ha⁻¹. Ce sont de tels groupements denses que BOUILLON (1958) qualifiait de "champs de termitières". Ces constructions sont érigées par plusieurs espèces appartenant en ordre principal au genre *Cubitermes*. Six espèces au moins y sont présentes et occupent plus de 80 % des nids.

Parmi les autres espèces figurent *Trinervitermes* sp. à raison de 1,2 % des nids où ils représentent les seuls occupants et de 10,3 % des nids où ils vivent en cohabitation avec *Cubitermes* notamment (ALONI & SOYER, 1985), soit une densité de 63 et 333 termitières ha⁻¹, respectivement.

Le présent travail concerne uniquement les termitières de *Trinervitermes* et tente d'évaluer la quantité de débris végétaux emmagasinés par ce termite fourrageur dans les nids qu'il occupe.

Milieu d'étude.

La savane boisée de Luiswishi est le résultat d'une dégradation anthropique de la forêt claire qui couvre elle-même près de 80 % du Shaba méridional (MALAISSE, 1973). La végétation dominante y est constituée par *Loudetia simplex* associé à quelques arbustes (surface terrière : 5 à 15 m² ha⁻¹, MALAISSE, 1982). Cette savane est parcourue chaque année par le feu de brousse.

Les sols sont ferrallitiques, ocre-jaune (7,5 YR 3/3 à 5/8), bien drainés, profonds (plus de 2 m), à texture argileuse.

Le climat est du type Cw de Köppen. Il comprend une saison des pluies (novembre à mars), une saison sèche (mai à septembre) et deux mois de transition (avril d'une part et octobre d'autre part). Les précipitations et les températures moyennes annuelles sont de l'ordre de 1.230 mm et de 20,3° C (MALAISSE, 1978; SOYER & NTOMBI, 1982; NTOMBI, 1982).

METHODE

Afin de comparer la quantité de paille trouvée dans chaque nid avec la population qui l'a amassée, les termitières ont été extirpées d'une seule venue, d'un coup de houe à la base. Les échantillons ont été prélevés uniquement des termitières occupées en totalité par *Trinervitermes*.

Les échantillons ainsi récoltés ont été enfermés dans un sachet en papier puis ramenés au laboratoire. Dès l'arrivée, la termitière a été fragmentée par petites parties sur un papier d'un mètre carré étalé sur une table. Les termites encore vivants ont alors été triés et comptés manuellement. Dans deux termitières cependant, les castes ont été dénombrées séparément. Les larves et les nymphes ont été exclues du comptage dans tous les cas, ceci dans le but d'évaluer la population ouvrière récoltante.

Après cette opération, la paille et la terre ont été séchées à l'étuve à 105° C. Le tout a ensuite été versé dans un béccher de deux litres rempli d'eau en agitant à l'aide d'une baguette en verre. Les

débris végétaux qui surnageaient ont été recueillis puis laissés à ressuier sur un papier buvard avant d'être remis à l'étuve puis pesés sur une balance Mettler avec une précision de 0,05 g.

La longueur des fragments végétaux a été mesurée au binoculaire Wild M₄ à l'aide d'une échelle micrométrique incorporée.

RESULTAT

Population

Au total, sept termitières ont été étudiées, totalisant quelque 60.000 termites, soit une moyenne de 8.600. Leur population montre une grande variété d'un nid à l'autre (de 1.500 à 21.100), relevant du même ordre de grandeur que celle signalée au Nigéria par SANDS (1965) pour *Trinervitermes ebenerianus* (19.000 à 52.000). De même, le pourcentage d'ouvriers (76,3 à 80 %) établi à partir de deux termitières est du même ordre de grandeur que celui de *T. ebenerianus* (80,8 %) (SANDS, 1965) et de *T. rhodesiensis* (90 %) étudié par FERRAR (1982) en Afrique du Sud.

N° Termitière	nombre de termites	Termites ouvriers		Débris végét. (gr).
		effectif	%	
1	13.902	11.122	80,0	95,00
2	3.779	-	-	10,00
3	21.102	-	-	40,10
4	10.843	-	-	20,10
5	6.261	4.779	76,3	34,00
6	1.506	-	-	21,30
7	2.990	-	-	40,30
Total	60.383	-	-	260,70
Moyenne	8.626	-	-	37,24
Moyenne ha ⁻¹	534.450 *	427.558	-	2.346,30

Tab. I : Effectif des termites par caste et poids des débris végétaux recueillis dans les termitières occupées par *Trinervitermes sp.*

* Calcul basé sur une fréquence de 1,2 % de nids ha⁻¹ avec 80 % d'ouvriers.

Débris végétaux stockés

La quantité de débris végétaux présents dans une calie (Tab.I) est très variable d'un nid à l'autre (de 10 à 95 g de poids sec) et ne semble avoir aucun rapport avec le volume de la population correspondante. La proportion des castes calculée pour deux termitières a permis d'estimer le nombre d'ouvriers récoltants à environ 48.500 pour les sept termitières étudiées. Ces derniers ont stocké quelque 260 g de fourrage représentant près de 2,3 Kg ha⁻¹ pour une densité de 63 constructions occupées entièrement par *Trinervitermes* sp. Cette valeur peut être portée à une dizaine de Kg ha⁻¹ si l'on prend en considération les termitières avec cohabitation dont la fréquence est de 10,3 % du total des petites termitières présentes dans la savane, le stockage étant estimé pour moitié l'oeuvre de *Trinervitermes* sp.

L'examen au binoculaire a en outre fait apparaître que les fragments accumulés dans les termitières se composent quasi exclusivement de feuilles et de chaumes de graminées. Les racines ont été très rarement observées. Il semble donc que *Trinervitermes* sp. de la savane de Luiswishi récolte préférentiellement en surface.

Longueur des fragments

2.400 fétus de paille sectionnés par les termites ont été tirés des stocks recueillis dans les deux termitières et mesurés au microscope binoculaire. Les résultats présentent dans les deux cas une très grande diversité de longueurs. L'échantillon de 1.200 pailles de chacune des termitières montre en effet des longueurs comprises entre 0,53 et 9,05 mm \pm 2,00 pour la première calie et entre 0,53 et 8,15 mm \pm 2,10 pour la seconde.

Afin de comparer la distribution de ces débris, des classes ont été établies suivant la méthode de Sturge (*in* MAURICE, 1969) (fig.1, a et b). L'allure des deux graphiques est en tous points comparable. La moyenne des séries est de 2,49 mm \pm 1,2 pour la première termitière et de 2,85 mm \pm 1,3 pour la seconde termitière. Le coefficient de variation (47,8 et 46,5 %) et l'indice de diversité (2,75 et 2,67) quasi semblables indiquent que les deux échantillons appartiennent à la même population.

Enfin, la position intermédiaire de la médiane par rapport au mode et à la moyenne tel que 1,72 < 2,20 < 2,50 pour la termitière N°1

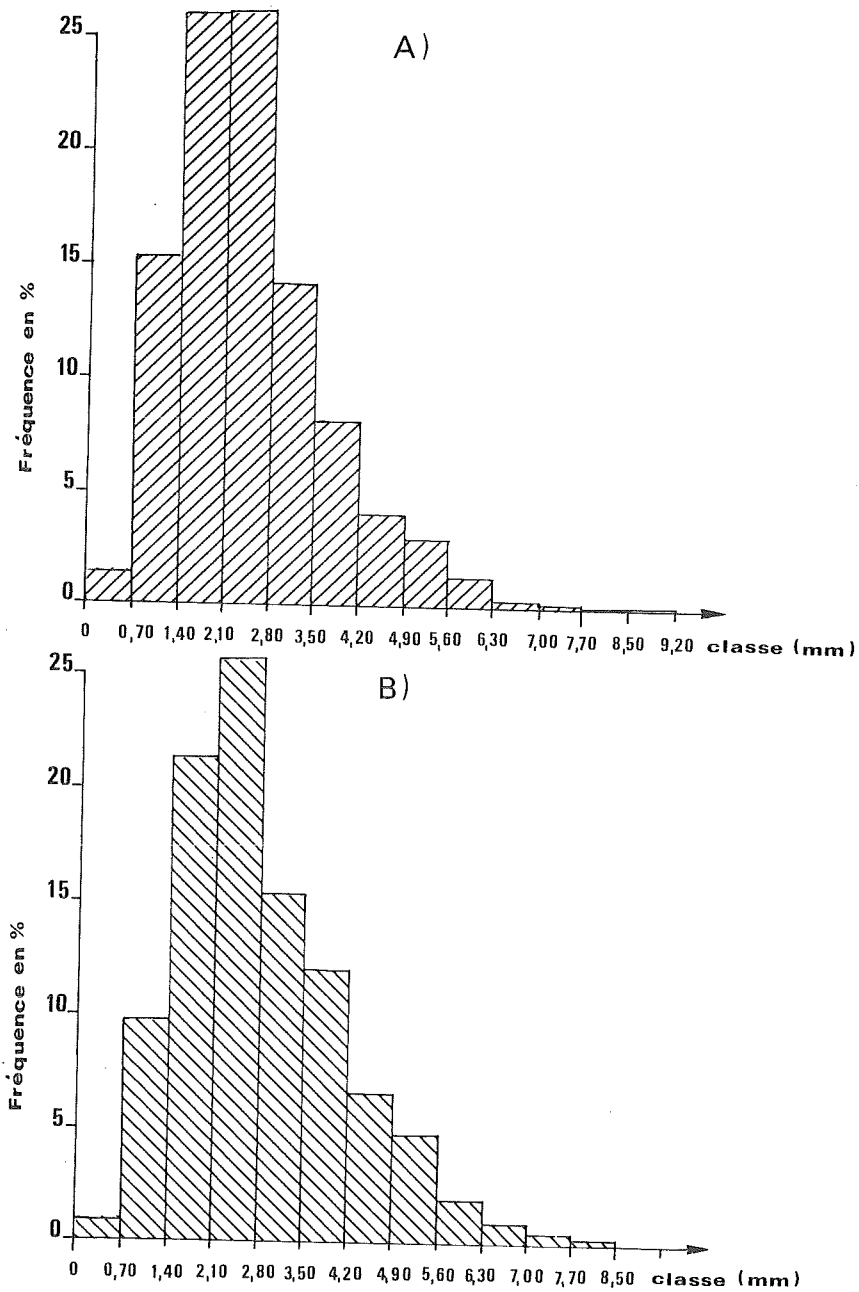


Fig. 1 : Distribution en longueur des fragments récoltés par les fourrageurs de la savane de Luiswishi. A : termitière N° 1, B : termitière N° 2.

et $1,97 < 2,53 < 2,89$ pour la termitière N° 2 confirme la distribution des longueurs des deux tas de paille selon une répartition lognormale déjà apparente sur les deux graphiques par une kurtosis positive plus ou moins prononcée.

DISCUSSION

La complexité de structure et des activités des populations de termites dans un écosystème n'autorise qu'une discussion prudente. En effet, l'étude de cette pédofaune est aujourd'hui encore difficile tant les paramètres qui contrôlent son organisation et ses activités sont nombreux.

On ne peut néanmoins s'empêcher de relever ici certaines similitudes d'observations faites sur *Trinervitermes* sp. de la savane de Luiswishi avec les informations obtenues sur d'autres fourrageurs. C'est ainsi par exemple que la longueur des fragments de paille ($0,53$ à $9,05$ mm \pm $2,10$) est comparable à celle de *T. trinervius* de la Côte d'Ivoire (2 à 6 mm) (BODOT, 1965), de *T. rhodesiensis* de l'Afrique du Sud (2 à $9,5$ mm \pm $1,57$) (FERRAR, 1982 b) et même celle de *Macrotermes carbonarius* et *M. malacensis*, lignivores de Malaisie qui sectionnent des feuilles et brindilles de bois en morceaux de $1,5$ à $4,5$ mm de long (ABE, 1979).

La grande variabilité de la population d'un nid à l'autre a été également signalée par certains auteurs qui l'attribuent aux conditions externes et internes influençant le comportement des termites. Parmi ceux-ci, BOUILLON (1970) a insisté sur les conditions météorologiques ainsi que sur l'heure de l'échantillonnage. Par temps chaud par exemple, les termites auraient tendance à rechercher en profondeur un micro-climat plus clément. A ce sujet, SANDS (1965) a noté que dans le Nord du Nigéria, les nids de *T. ebenerianus* contenaient relativement moins de termites dans les échantillons prélevés à 4 heures que dans ceux de 12 heures et de 20 heures. LEPAGE (1981 a) fait aussi intervenir les sorties en vue de récolte de *Macrotermes michaelsoni* du Kenya, sorties qui peuvent laisser passer jusqu'à 1.000 individus par minute.

Il convient également de tenir compte du stade de développement, de la prédation par les fourmis (GRASSE, 1949 ; BODOT, 1961), fréquemment observée à Luiswishi (ALONI & SOYER, 1985), et de la mortalité

parfois élevée qui peut frapper les colonies des termites. Sur ce point, DARLINGTON (1982 a) signale une mortalité frappant jusqu'à 50 % de la population adulte (3 à 5 ans) chez le *Macrotermes michael-seni*.

En ce qui concerne la paille récoltée, on aurait pu s'attendre à une corrélation plus étroite entre la quantité des débris stockés et les effectifs d'ouvriers. Elle est au contraire assez faible (0,45). Ce fait ne doit toutefois pas surprendre étant donné que des termitières sans le moindre occupant étaient cependant truffées de fétus de paille. La cause de la variabilité de population d'un nid à l'autre pourrait être rapprochée de la discordance entre les effectifs et la quantité de paille emmagasinée. En effet, des colonies en déclin ou en voie de réorganisation peuvent occuper des nids où le volume de débris n'est plus proportionnel au nombre d'individus restants. Il en est de même des colonies de substitution qui peuvent rencontrer, dans une termitière désertée ou ancienne, un stock de réserves accumulées par une population originellement plus nombreuses.

Certains auteurs retiennent également les relations entre l'activité de récolte des termites et les conditions physiologiques et climatiques.

Les causes physiologiques sont prises en compte entre autres par BODOT (1967 a) qui signale chez *T. trinervius* la coïncidence du maximum de récolte avec l'apparition des nymphes sexuées et une diminution avec la mue.

Quant aux conditions climatiques, NOIROT (1958-59) rapporte qu'il y aurait d'autant plus de réserves dans les greniers que la nourriture se raréfie dans le milieu ambiant, c'est-à-dire en saison sèche. BODOT (1967 a et b) insiste pour sa part sur la corrélation positive (+ 0,60) entre l'indice de récolte et le nombre de jours de pluie et négative (- 0,76) entre cet indice et l'évaporation dans le cas de *T. trinervius*. En Afrique du Sud, *T. rhodesiensis* aurait une activité en surface maximum la nuit au cours de l'été quand la température n'est pas trop élevée, et en hiver pendant la journée, quand la température n'est pas trop basse (FERRAR, 1982 b).

Des observations sur le climat et l'activité de récolte ont également été rapportées par GOFFINET (1973), DARLINGTON (1982 a et b) et LEPAGE (1981 b) à propos de diverses espèces de *Macrotermitinae*.

Il n'a pas été possible dans le cas de Luiswishi de procéder à des observations concluantes sur ces aspects. L'approche qui nous a semblé la plus fiable et qui consistait à établir des moyennes à partir d'un échantillonnage à différentes périodes de l'année a été fortement perturbée par les faits suivants : un inquilinisme important (10,3 %) mais apparemment temporaire ; la faible densité (1,2 %) des nids occupés en totalité par *Trinervitermes*, souvent à la suite d'une substitution, les termitières ayant été bâties par les *Cubitermes* par ailleurs assez nombreux. Ces particularités déjà soulignées par GOFFINET (1973) semblent vérifiées ici. En effet, sur plus de 300 termitières nouvelles recensées sur un champ expérimental de 2 ha, aucune n'était occupée par *Trinervitermes* alors qu'avec un pourcentage de 1, on aurait pu s'attendre à en trouver au moins 3.

De tels comportements ne facilitent naturellement pas l'identification des termitières habitées par les fourrageurs sans que l'on soit obligé d'ouvrir plusieurs centaines de constructions.

Il n'y a par conséquent que peu de chance d'aboutir à des résultats fiables. Si par ailleurs, on tient compte de la concordance des résultats rapportés par la plupart des chercheurs sur les activités de récolte chez les fourrageurs, les caractéristiques de la population et des produits récoltés, il apparaît peu probable de pouvoir encore inscrire à propos de ces aspects des éléments véritablement neufs.

La stratégie des récoltes en surface est fortement suggérée à Luiswishi par la quasi absence des organes souterrains dans les stocks. Elle serait, selon certains auteurs, fonction de la protection de la colonie contre les prédateurs. Les *Macrotermitinae* à faible pourcentage de soldats (1,2 à 2,8 %) procéderaient plutôt à des récoltes à partir de galeries souterraines (LEPAGE, 1984), contrairement aux *Trinervitermes* mieux pourvus en soldats (17 à 29 %) qui pourraient opérer en plein jour et en surface (ABE, 1979).

CONCLUSION

Le comportement de *Trinervitermes sp.* de la savane de Luiswishi est à plus d'un égard comparable à celui des fourrageurs d'autres régions :

- une population extrêmement variable (1.500 à 21.000) d'une termi-

- tière à l'autre;
- une répartition entre castes (76 à 80 % d'ouvriers) du même ordre de grandeur.

La longueur des fragments également très variable (0,53 à 9,05 mm \pm 2,10), dont près de 85 % dans l'intervalle de 0,7 à 4,2 mm, s'inscrit dans les limites observées pour les débris sectionnés par *T. ebenerianus* (BODOT, 1965), *T. rhodesiensis* (FERRAR, 1982 b), voire par *Macrotermes carbonarius* et *M. malacensis* (ABE, 1979).

Cependant, si l'on tient compte de la population (435.10^3 minimum; $2,3.10^6$ maximum), on constate que, même si la biomasse végétale prélevée par ce genre est portée à une dizaine de kg ha⁻¹, elle reste insignifiante par rapport à la production végétale herbacée de la savane : 7,5 t. ha⁻¹ a⁻¹ (FRESON, 1973) qui est consommée chaque année par le feu de brousse.

BIBLIOGRAPHIE

- ABE, T., 1979. Studies on the distribution and ecological role of termites in lowland rain forest of West Malaysia (2) Food and feeding habits of termites in Pasoh forest reserve, *Japan J. Ecol.*, 29, 121-135.
- ALONI, K., 1975. Le sol et l'évolution morphologique des termitières géantes du Shaba méridional (Zaïre), *Pédologie*, 25, 1, 25-39.
- ALONI, K., MALAISSE, F. & KAPINGA, I., 1983. Le rôle des termites dans la décomposition du bois et le transfert de terre dans une forêt claire zambézienne (Shaba-Zaïre) in : *New trends in soil biology* (Lebrun et al. edit.).
- ALONI, K., BINZANGI, K., DIKUMBWA, N., LOOTENS, M. & MALAISSE, F., 1981. A propos des volumes apparents et réels des hautes termitières du Shaba méridional. *Geo-Eco-Trop.* 5, 4, 251-265.
- ALONI, K. & SOYER, J., (sous presse). Cycle des matériaux de construction de termitières d'humivores en savane au Shaba méridional (Zaïre), *Rev. Zool. Africa.* (Tervuren).
- BODOT, P., 1961. La destruction des termitières de *Bellicositermes natalensis* par une fourmi *Dorylus* (Typhlopona) *dentiforme* Wasmon, *C.R.A.C.S.C.*, Paris, 233, 3053-3054.
- BODOT, P., 1965. Etude écologique des termites des savanes de basse Côte d'Ivoire.
- BODOT, P., 1967 a. Etude écologique des termites des savanes de

- basse Côte d'Ivoire. *Ins. Soc.*, 14, 229-258.
- BODOT, P., 1967 b. Cycles saisonniers d'activités collectives des termites de basse Côte d'Ivoire. *Ins. Soc.*, 14, 4, 359-388.
- BOUILLON, A., 1958. Les termites du Katanga. *Le Naturaliste belge*. 39, 6, 198-209.
- BOUILLON, A., 1970. Termites of the Ethiopian region. In : K. Krishna et F.M. Weesner éd. : *Biology of Termites*, 2, 158-280, Academic press.
- DARLINGTON, J.P.E.C., 1982 a. Population dynamic in an African frengus growing. In : Bree M.D., Michener. C.D. and Evans, A.E. *The biology of social insects*. West view Press, Colorado 54-58.
- DARLINGTON, J.P.E.C., 1982 b. The underground passages and storage pits used in foraging by a nest of the termite *Macrotermes michaelsoni* in Kajiado (Kenya). *J. Zool.* London, 198, 237-247.
- DARLINGTON, J.P.E.C., 1984. A method for sampling the population of large termite nest. *Ann. Appl. Biol.* 104, 427-436.
- FERRAR, P., 1982 a. Termites of South african savanna. I. list of species and sub-habitat preferences. *Oecologia* (Berlin), 52, 125-132.
- FERRAR, P., 1982 b. Termites of South african savanna II : Densities and populations of smaller mounds and seasonality of breeding. *Oecologia* (Berlin), 52, 133-138.
- FRESON, R., 1973. Aperçu sur la biomasse et la productivité de la strate herbacée au miombo de Luiswishi. *Ann. Univ. Abidjan Série E. Ecol.*, 6, 265-277.
- GOFFINET, G., 1973. Synécologie comparée des milieux édaphiques de quatre écosystèmes caractéristiques du Haut-Shaba (Zaïre). Thèse de doct. Univ. Liège, 302 p.
- GOFFINET, G., 1975. Ecologie édaphique des écosystèmes naturels du Haut-Shaba (Zaïre) I : caractéristiques écotopiques et synécologiques comparées des zones intercaliques, *Rev. Ecol. Biol. sols*, 12, 691-722.
- GOFFINET, G., 1976. Ecologie édaphique des écosystèmes naturels du Haut-Shaba. III. Le peuplement en termites épigées au niveau des latosols. *Rev. Ecol. Biol. sols*, 13, 459-475.
- GRASSE, P.P., 1949. *Traité de zoologie, T.9. Ordre des Isoptères ou termites*, 408-544, Masson, Paris.
- LEPAGE, M.G., 1981 a. L'impact des populations récoltantes des *Macrotermes michaelsoni* Sjöstedt (*Isoptera, Macrotermitinae*) dans un écosystème semi-aride (Kajiado-Kenya). I. L'activité de récolte et son déterminisme, *Ins. Soc.*, 28, 3, 297-308.

- LEPAGE, M.G., 1981 b. L'impact des populations récoltantes des *Macrotermes michaelseni* Sjöstedt (*Isoptera*, *Macrotermitinae*) dans un écosystème semi-aride (Kajiado-Kenya) II. La nourriture récoltée. Comparaison avec les grands herbivores. *Ins. Soc.* 28, 3, 309-319.
- MALAISSSE, F., 1973. Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (Miombo), note N° 8. Le projet Miombo. *Ann. Univ. Abidjan, série E. Ecol.*, 6, 227-250.
- MALAISSSE, F., 1978. The miombo ecosystem. In : Tropical forest ecosystem, a state of knowledge. Report prepared by UNESCO/UNEP/FAO. UNESCO, Paris, *Natural resources research* 14, 589-606.
- MALAISSSE, F., 1982. Comparison of the woody structure in a regressive zambesian succession, dry evergreen forest-open forest-wooded savanna (Luiswishi-Shaba-Zaïre) *Geo-Eco-Trop.* 6, 4, 309-350.
- MALAISSSE, F., MALAISSSE-MOUSSET, M. & SCHOROCOFF, G., 1978. Analyse de la pluviosité à Lubumbashi et dans ses environs immédiats. *Geo-Eco-Trop.* 2, 3, 301-315.
- MALAISSSE, F. & BUHENDWA, M., 1982. Biologie de *Microcerotermes begnaertianus* (Sjöstedt) (*Isoptera* - *Termitidae* - *Amitermitinae*) dans les environs de Lubumbashi. *Geo-Eco-Trop.* 6, 9, 201-217.
- MAURICE, E., 1969. Dictionnaire de statistique, *Société de statistique de France*, Paris, 196 p.
- NOIROT, Ch., 1958-1959. Remarques sur l'écologie des termites. *Soc. Roy. Zool. Belgique, Ann.* 89, 151-167.
- NTOMBI, M.K., 1982. La date du début de la saison des pluies à Lubumbashi (Shaba-Zaïre). *Geo-Eco-Trop.* 6, 3, 183-190.
- SANDS, W.A., 1965. Mound population movements and fluctuations in *Trinervitermes ebenerianus* Sjöstedt (*Isoptera* - *Termitidae*, *Nasutitermitinae*), *Ins. Soc.* 12, 49-58.
- SOYER, J. & NTOMBI, M.K., 1982. Variabilité spatiale des pluies à Lubumbashi (Zaïre). *Geo-Eco-Trop.* 6, 1-20.