

**Comportement et activité de récolte
de *Macrotermes falciger* (Isoptera, Termitidae)
dans une forêt claire zambézienne
du Shaba (Zaire) ***

par

ALONI Komanda **, François MALAÏSSE ***
& MBENZA Muaka**

MOTS-CLÉS. — Domaine zambézien ; Forêts claires ; *Macrotermes* ; Termitidae ; Zaire.

RÉSUMÉ. — Les auteurs ont pu mettre en évidence pour *Macrotermes falciger*, principal Macrotermitinae champignoniste des forêts claires zambéziennes de type miombo humide, qui érige des nids épigés de grande taille : 1) qu'il effectue des campagnes d'approvisionnement périodiques spectaculaires qui se situent principalement de mi-décembre à mi-février (pleine saison de pluies), ainsi qu'en début de saison sèche ; 2) que de 1000 à 1500 ouvriers par m² peuvent être engagés dans celles-ci ; 3) que l'aire de récolte d'une colonie s'étale sur un dixième à un quart d'hectare ; 4) que les termites y accèdent par des galeries souterraines auxquelles sont connectés des orifices dont le nombre varie de 5 à 23 par m², soit quelque quinze mille orifices pour une sortie, ce qui, extrapolé à l'hectare, donnerait une valeur de l'ordre de 126 000 orifices ; 5) que les déplacements en surface sont facilités par la construction de tunnels épigés ; le poids de terre sèche ainsi remuée est de l'ordre de 69 g par m² et de 85 kg pour une sortie ; 6) que les fragments de brindilles et de chaume transportés dans ceux-ci mesurent de 1,4 à 12,9 mm de long avec une valeur moyenne de $6,0 \pm 1,9$ mm ; 7) qu'il a aujourd'hui abandonné la majorité des monticules qu'il a érigés ; un bourgeon apical actif ne s'observant que dans 9,3% de ceux-ci ; 8) qu'il existe toutefois dans certains monticules des colonies (fondatrices ou de substitution) dont l'activité est latente pendant plusieurs années ; en conséquence qu'il habite encore aujourd'hui environ 15% d'entre eux en forêt claire zambézienne.

* Communication présentée à la séance de la Classe des Sciences naturelles et médicales tenue le 20 décembre 1988. Texte reçu le 10 janvier 1990. — Note 58 des Contributions à l'étude de l'écosystème forêt claire (Miombo).

** Département de Géographie, Université de Lubumbashi, B.P. 1825, Lubumbashi (Zaire).

*** Laboratoire d'Écologie, de Phytogéographie et de Phytosociologie, Faculté des Sciences agronomiques de Gembloux, B-5800 Gembloux (Belgique).

SAMENVATTING. — *Gedrag en foeragerenactiviteit van Macrotermes falciger (Isoptera, Termitidae) in een Zambezisch ijle woud van Shaba (Zaire).* — De auteurs hebben in het licht kunnen stellen voor *Macrotermes falciger*, de voornaamste Macrotermitinae paddenstoelenkweker van de ijle Zambezische vochtige miombowouden, die bijzonder grote bovengrondse nesten bouwt : 1) dat hij spectaculaire bevoorradingscampagnes onderneemt vooral tussen half december en half februari (midden in het regenseizoen) maar ook in het begin van het droge seizoen ; 2) dat 1000 tot 1500 werktermieten per m² daaraan meehelpen ; 3) dat het oogstgebied zich van een tiende tot een vierde ha uitstrekt ; 4) dat de termieten daaraan toegang hebben met ondergrondse galerijen die van 5 à 23 uitmondingen per m² hebben, hetzij ongeveer 15 000 gaten voor één uitmonding, hetgeen per ha berekend 126 000 gaten zou betekenen ; 5) dat het bouwen van bovengrondse tunnels de verplaatsingen aan de oppervlakte vergemakkelijken ; 69 g aarde per m² en 85 kg voor één uitgang worden zo omgewoeld ; 6) dat fragmenten twijgjes en stro die hierin vervoerd worden 1,4 à 12,9 mm lang zijn, gemiddeld $6,0 \pm 1,9$ mm ; 7) dat hij vandaag bijna al de gebouwde heuvels verlaten heeft ; een actieve bot aan de top wordt slechts voor 9,3% van de nesten waargenomen ; 8) dat er echter in sommige heuvels (stichtings- of substitutie) kolonieën bestaan waarvan de activiteit jarenlang latent blijft ; bijgevolg overleven er nog ongeveer 15% in het ijle Zambezische woud.

SUMMARY. — *Behaviour and foraging activity of Macrotermes falciger (Isoptera, Termitidae) in a Zambezian woodland of Shaba (Zaire).* — The authors were able to point out, for *Macrotermes falciger*, the main fungus-growing Macrotermitinae of the Zambezian woodland of the wet miombo type, building large epigeal nests, that : 1) the foraging activity takes place from mid December to mid February (main rainy season), as well as in early cold dry season ; 2) 1000 to 1500 workers per m² are involved in this foraging activity ; 3) the foraging area for a whole nest covers a tenth to a quarter of hectare ; 4) termites are led outwards by underground passages through pits, whose number varies from 5 to 23 per m², with about 15,000 foraging holes for one foraging activity or some 126,000 pits if extrapolated to one hectare ; 5) surface foraging is made easier by covered aboveground runways, the amount of soil removed for these shelters being about 69 g dry weight per m² and 85 kg for one foraging activity ; 6) the fragments of thin woody twig and thatch found in these covered runways were measured ; the range was 1.4-12.9 mm long with mean of 6.0 mm ($\sigma = 1.9$) ; 7) he has nowadays forsaken most of the mounds that he has set up, only 9.3% of them still possessing an active apical bud ; 8) nevertheless exist, in some mounds, (founder or substitution) colonies, which activity remains hidden during several years ; accordingly that 15% of the mounds are still inhabited by him in the Zambezian woodland.

Introduction

Deux genres de Macrotermitinae champignonnistes, constructeurs de nids épigés, se rencontrent fréquemment dans la forêt claire zambézienne de type miombo humide (WHITE 1983), à savoir *Macrotermes* Holmgren et *Odonotermes* (Holmgren).

Macrotermes falciger (Gerstäcker) est l'espèce bâtisseuse des hautes termitières (GOFFINET 1976). Elles atteignent 5 à 8 m de haut sur 10 à 15 m de diamètre de base, sont disséminées à raison de 1 à 5 tumuli par hectare (ALONI *et al.* 1981).

Odontotermes sp. érige à même le sol et sur les tumuli habituellement désertés des exoécies dont la taille atteint parfois deux mètres de haut, très labiles et rapidement détruites par l'érosion pluviale. Ces deux espèces construisent des grosses meules à champignons avec du bois transformé en sciure par trituration.

Le tumulus est également habité par d'autres espèces locataires qui ne construisent pas de nids épigés, mais qui établissent fréquemment leurs meules dans les hautes termitières. Ce sont notamment *Pseudocanthotermes militaris* Sjöstedt, *P. spiniger* (Sjöstedt), *Allotermes sp.*, *Ancistrotermes latinotus* Silvestri et *Microtermes sp.*

Les termites et les termitières de la région zambézienne en général, et du Shaba en particulier, ont fait l'objet d'études et de considérations multiples. Elles abordent la reconnaissance des espèces (BOUILLON 1958, 1970, BOUILLON & MATHOT 1964) et leur distribution (RUELLE 1969, 1978), l'étude des populations (GOFFINET 1973, POMEROY 1976, DARLINGTON 1984), les aspects pédologiques (HESS 1955, SYS 1955, 1957, JOTTRAND & DETILLEUX 1959, WATSON 1962, 1976, ALONI 1975, 1978, TRAPNELL *et al.* 1976, WATSON 1976, PULLAN 1979) et agronomiques (WATSON 1977, MIELKE & MIELKE 1982), ou encore les aspects phytogéographiques de la flore qui s'y développe (WILD 1952, MALAISSE 1976, MALAISSE & ANASTASSIOU-SOCQUET 1977, 1983).

Certaines études réalisées dans l'Afrique de l'Est ou en Afrique occidentale apportent également des informations qui nous intéressent. Elles permettent entre autres de mieux saisir l'abondance (POMEROY 1977), la durée de vie, la croissance volumétrique et l'évolution des monticules établis par divers *Macrotermes*, notamment *M. bellicosus* (Smeathman) en Uganda (POMEROY 1976, 1978), au Kenya (POMEROY 1983 a et b) et en Côte-d'Ivoire (LEPAGE 1984b).

L'existence de relations approximativement linéaires entre les paramètres de la population, le poids de la reine et des meules à champignons a été mise en évidence pour *M. michaelsoni* (Sjöstedt) par DARLINGTON & DRANSFIELD (1987), tandis que ARSHAD (1981, 1982) précisait la localisation de ces meules. Or, l'importance de ces dernières dans la dynamique des colonies a été établie, par exemple par COLLINS (1981a) pour *M. bellicosus* au Nigeria, où le rôle de diverses espèces de termites dans la décomposition du bois et des feuilles mortes a été illustré (COLLINS 1981b). La complémentarité des niches écologiques des différentes espèces présentes (WOOD *et al.* 1977) parfois au sein d'un même genre, comme signalé pour 5 espèces de *Trinervitermes* dans les environs de Zaria au Nigeria (SANDS 1965), souligne la complexité de la dynamique des termites dans le processus de décomposition. D'autre

part DARLINGTON (1984) a montré les difficultés de l'estimation de la population de termites pour les hautes termitières.

Plusieurs aspects écologiques en rapport avec les termites ont déjà été étudiés à la Luiswishi (28 km au N.E. de Lubumbashi) par ALONI & SOYER (1987), ALONI *et al.* (1983, 1985), GOFFINET (1973, 1976), GOFFINET & FRESON (1972), MALAISSE (1973, 1978a, 1978b, 1985), MALAISSE & BUHENDWA (1982) et MALAISSE *et al.* (1975). Des études relatives à l'écologie des termites et notamment aux activités de récolte ont été menées ailleurs en Afrique dans divers milieux, à savoir des savanes arborées du Transvaal (FERRAR 1982a-d), des savanes de Basse-Côte-d'Ivoire (BODOT 1967a, 1967b), des pâturages semi-arides du Kenya (DARLINGTON 1982a, 1982b, LEPAGE 1981a, 1981b, 1984), en forêt galerie de la zone des savanes guinéennes du Nigeria (WOOD *et al.* 1982).

Les présentes observations portent sur les stratégies de récolte de *Macrotermes falciger*. Elles concernent le comportement, les systèmes d'accès de ce termite aux aires de cueillette, la densité de voies au m², l'étendue explorée et la terre remuée. Elles donnent en outre une idée du moment, de la saison préférentielle, de la périodicité de ces sorties d'approvisionnement, ainsi que de la nature du matériel végétal récolté.

Site d'étude

Les observations ont été principalement effectuées dans les environs de Lubumbashi (27°29'E, 11°40'S, alt. 1230 m). Les expériences en forêt claire se sont déroulées au site de la Luiswishi (27°36'E, 11°29'S, alt. 1208 m), dont les caractéristiques climatiques, pédologiques et botaniques ont fait l'objet de descriptions détaillées qui ont été présentées à plusieurs reprises (notamment MALAISSE 1973, 1985).

Nous nous bornerons à rappeler que nous avons affaire à une forêt claire à *Marquesia macroua* Gilg et *Julbernardia globiflora* (Benth.) Troupin sous un climat Cw6s de Köppen. Le peuplement ligneux présente une surface terrière de 19,25 m² par hectare et quelque 1500 tiges de plus de 5 cm de diamètre à 1,3 m de hauteur par hectare. Le sol appartient à la série de Kaponda.

La figure 1 résume l'information actuellement disponible relative à la situation spatiale des nids du peuplement de termites dans la forêt claire de Luiswishi.

Observations et discussion

CARACTÉRISTIQUES DES HAUTES TERMITIÈRES.

Les observations réalisées sur un bloc de forêt claire de trente hectares au site de la Luiswishi ont permis de dégager les caractéristiques suivantes : la

densité moyenne est de 3,2 hautes termitières par hectare, la surface basale moyenne de 174,1 m², la hauteur moyenne de 5,05 (± 1,33) mètres, le volume moyen de 255,8 m³ (MALAISSE 1985).

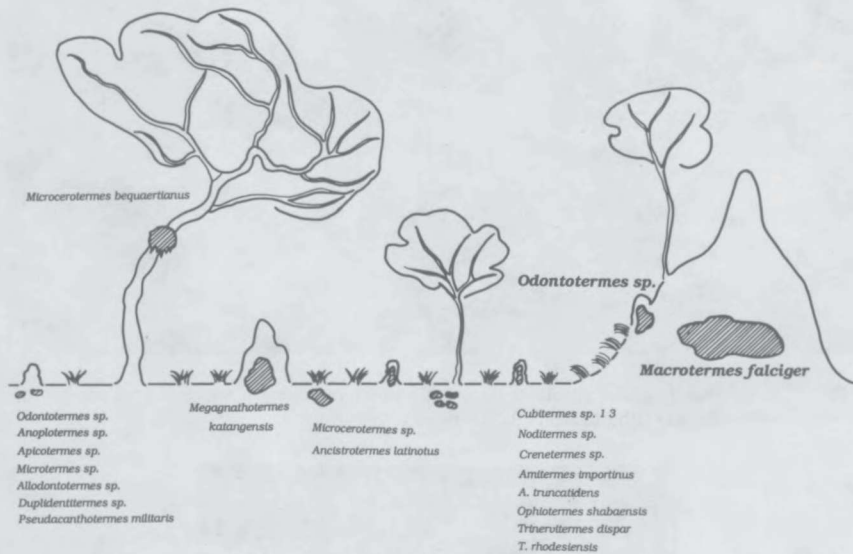


FIG. 1. — Situation spatiale des nids du peuplement de termites dans la forêt claire de Luiswishi.

TERMITIÈRES ACTIVES ET/OU TERMITIÈRES ABANDONNÉES.

D'après GOFFINET (1976), deux tumuli sur cinq seraient actuellement occupés par *Macrotermes falciger* en forêt claire de Luiswishi. Il faut toutefois souligner que l'activité primaire, c'est-à-dire celle qui est assurée par le constructeur présumé, est difficile à identifier, tout comme il est difficile de juger de la mort d'une colonie d'après les manifestations extérieures (LEPAGE 1974). Le caractère massif des termitières rend quasi impossible, l'exploration à peu de frais, de leurs centres vitaux profondément enfouis au sein du tumulus et protégés par de véritables murailles épaisses et compactes. L'unique moyen qui subsiste pour s'en rendre compte est la présence d'un bourgeon apical non ou peu délabré, qui atteste que celui-ci est entretenu. Il suffit alors d'y vérifier la présence des occupants à l'aide de petites ouvertures. Celles-ci sont rapidement colmatées par les ouvriers lorsque la termitière est active (Fig. 2).

Pour les mêmes raisons, la détermination de l'effectif de la population et de sa biomasse est une tâche encore plus ardue car, en plus, les termites se

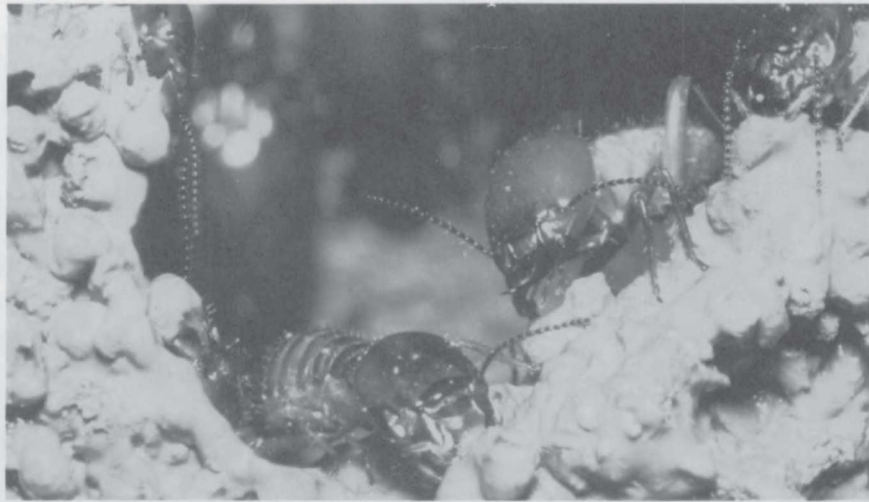


FIG. 2. — Colmatage d'une ouverture dans une haute termitière par les ouvriers d'une colonie de *Macrotermes falciger* (Photographie L. LEMAIRE).



FIG. 3. — Termitière de taille moyenne (volume épigé de 280 m³) éventrée lors d'une étude en forêt claire de Luiswishi. Elle permet de distinguer l'existence en périphérie de larges tunnels d'accès (Photographie F. MALAISSE).

mettent rapidement hors de portée, dès que les centres vitaux de la termitière sont menacés. Une expérience de ce genre tentée par GOFFINET (1973) en forêt claire de Luiswishi en éventrant une termitière de taille moyenne (volume épigé de 280 m³) a toutefois permis d'estimer sa population à environ deux millions d'individus (Fig. 3). La caste des ouvriers représentait 85% de l'ensemble. La population totale des termites dans cette forêt claire était à son tour estimée à quelque seize millions d'individus par hectare (MALAISSE & BUHENDWA 1982).

En nous basant uniquement sur l'activité du bourgeon apical, un contrôle effectué en 1978 sur 30 hectares de forêt claire a montré qu'il y avait seulement 9 termitières occupées par *M. falciger* sur un total de 96. Pendant le même temps, *Odontotermes* sp. érige au moins une construction annuelle sur pratiquement chaque haute termitière.

Un comportement surprenant s'est également révélé au cours des années. L'une de ces termitières actives a cessé de manifester toute activité extérieure en 1979. Son cône sommital, de 2 m de haut sur 3 m de circonférence à la base en 1978, a été détruit en deux saisons de pluie. Il n'a depuis plus été reconstruit. Néanmoins, deux et trois ans après la cessation apparente d'activités, de nombreuses sorties de récolte ont cependant été observées autour de celle-ci. En 1980 et 1986, deux autres termitières apparemment abandonnées ont montré un comportement analogue. Nous avons de plus, en 1980 et 1982, eu l'occasion d'assister à deux abondantes fructifications de *Termitomyces microcarpus* (Berk et Br.) Heim sur des meules à champignons dispersées sur le flanc de deux autres termitières que pourtant rien d'apparent ne permettait de soupçonner d'être actives. L'une de ces meules était étalée sur plus de 10 m² (4,5 m × 2,5 m) et a produit plus de 40 000 carpophores de ce champignon comestible fort apprécié (PARENT & THOEN 1977).

L'explication de ces comportements n'a pas encore été trouvée. *M. falciger* mènerait-il une activité uniquement hypogée avant la dégénérescence de la colonie, ou les activités observées correspondent-elles à une réorganisation avant la reprise de constructions externes ?

L'activité des hautes termitières en forêt claire contraste avec celle observée en zone péri-urbaine savanisée. Ainsi, l'observation de 64 termitières exploitées pour la fabrication de briques adobes autour de Lubumbashi (ALONI *et al.* 1981) n'a révélé qu'une seule termitière active. Certains auteurs, dont HEGH (1920-21), pensent qu'en milieu modifié par l'homme (déboisement, savanisation, urbanisation) les termites opèreraient pour une vie entièrement souterraine. Cependant, dans certains centres urbains, dont l'extension est toutefois plus récente, tels que Kolwezi, Kabondo-Dianda et leurs environs immédiats, cet abandon n'est pas aussi marqué qu'à Lubumbashi. Les termites, tant les soldats que les ailés, y sont même l'objet d'une cueillette abondante quasi annuelle.

STRATÉGIES DE RÉCOLTE

1. *Attaque du bois*

De nombreuses observations directes relatives aux stratégies de récolte de *M. falciger* ont été effectuées lors d'une expérience destinée à évaluer la consommation de matière ligneuse par les termites lignivores en forêt claire de Luiswishi.

L'expérience comprenait plusieurs séries d'échantillons de bois qui étaient examinés hebdomadairement ou bimensuellement. À plusieurs reprises, *M. falciger* a été observé en colonies nombreuses en train de récolter le bois des échantillons expérimentaux. D'après MALAISSE *et al.* (1975) une population de 1000 à 1500 ouvriers par m² peut être engagée dans ces opérations.

Contrairement aux autres termites lignivores, également abondants dans la forêt claire, tels que *Amitermes spp.* (620 000 individus par hectare), *Microtermes sp.*, *Ancistrotermes latinotus*, *Odontotermes sp.* (150 000 individus par hectare), *Pseudocanthotermes militaris*, *Allodontotermes sp.*, etc., qui substituent systématiquement au bois consommé un volume équivalent de terre de remplissage (ALONI 1978), *Macrotermes falciger* affiche deux comportements différents selon l'état de décomposition du matériel. Lorsque les sections cylindriques de branches déposées sur le sol étaient constituées de bois dans un état de décomposition suffisamment avancé — en général une perte pondérale supérieure à 45% du poids initial — celles-ci étaient quasi totalement évidées, seule l'écorce subsistant. *M. falciger* y laissait peu ou pas de terre (Fig. 4 et 5).

Par contre, en présence d'un matériel peu altéré ou frais, l'attaque était limitée, comme pour les autres espèces de termites, à la partie externe de l'écorce. Dans ce dernier cas, l'échantillon était entouré d'un manchon de terre humide, c'est l'enrobage (ALONI 1978).

Un choix sélectif des matériaux ligneux consommés a été signalé à plusieurs reprises. ABE (1980) a noté que *Macrotermes malaccensis* (Haviland) et *Odontotermes sp.* attaquent en dernier lieu l'écorce en forêt dense équatoriale de Malaisie occidentale. De plus, ils apportent une grande quantité de sol dans le bois.

2. *Voies de sorties et surfaces prospectées*

Macrotermes falciger accède périodiquement à l'aire de récolte par des orifices connectés à des galeries souterraines, elles-mêmes reliées au nid d'origine. C'est à partir de ces orifices que l'animal rayonne sous de fragiles tunnels en terre mal maçonnés, parfois même inachevés, construits à même le sol. Il arrive aussi qu'il se hasarde à l'air libre sans protection aucune. Le nombre d'orifices est élevé. Les résultats de comptage effectués lors d'une razzia sont donnés au tableau 1. Le nombre d'orifices de sortie varie de 5 à 23 par m², avec une moyenne de 13, ce qui, extrapolé à l'hectare, donne

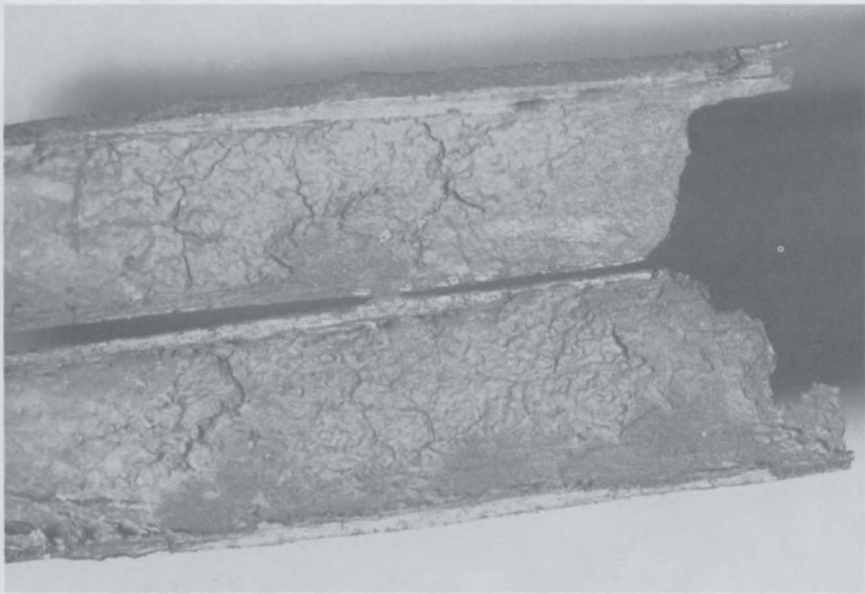
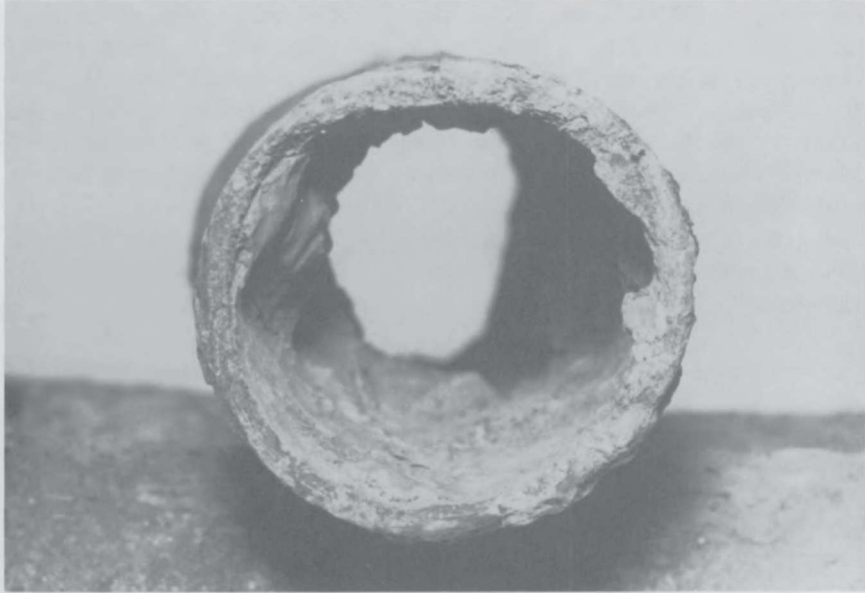


FIG. 4 et 5. — Aspects d'échantillons de bois de 7 cm de diamètre après la visite de *Macrotermes falciger*. On notera l'attaque préférentielle du bois et la substitution d'un volume relativement peu important de terre (Photographie L. LEMAIRE).

une valeur de 126 000 orifices ! Ces valeurs sont du même ordre de grandeur que celles signalées dans la littérature, à savoir de 10 à 15 orifices par m² au Kenya et au Nigeria — mais 20 à 60 par m² en savane sahélienne (LEPAGE 1984) — et des valeurs à l'hectare de 150 000 pour *M. michaelseni* au Kenya (DARLINGTON 1982a), 100 000 pour *M. bellicosus* au Sénégal (LEPAGE 1974). Quant à l'étendue explorée, elle atteint en forêt claire de Luiswishi en gros un dixième à un quart d'hectare (Fig. 6). D'après DARLINGTON (1982b), *M. michaelseni* peut manifester son activité jusqu'à 50 m du nid, tandis que *M. bellicosus* peut couvrir des aires de récolte de l'ordre de 1100 m² au Sénégal (LEPAGE 1983) et 3100 m² au Nigeria (WOOD & OHIAGU 1976).

Tableau 1

Nombre d'orifices de sortie percés par *Macrotermes falciger* et poids de terre remuée (en g de matière sèche) par m² lors d'une sortie d'approvisionnement (forêt claire de Luiswishi, janvier 1982).

N° carré	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Moyenne (± écart-type)
Nombre d'orifices	5	13	10	18	15	23	12	13	11	6	12,6 (± 5,0)
Terre remuée	10,6	101,1	88,3	112,3	25,7	130,1	30,2	69,1	98,5	21,8	68,8 (± 41,1)

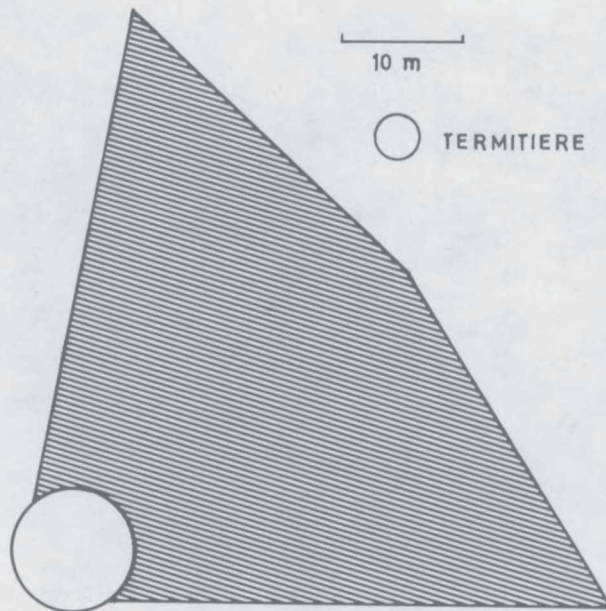


FIG. 6. — Étendue explorée.

3. Matériel végétal récolté

Le matériel végétal récolté par *M. falciger* est très varié. Il comprend du bois sous diverses formes (brindille, écorce — davantage du phellogène que du phelloderme —, aubier et duramen), des fragments du limbe des feuilles (Fig. 7) et folioles de dicotylédones, des fragments de rachis — surtout de Césalpiniacées, des segments — des entre-nœuds — de chaume, etc. La longueur de 200 fragments de chaume et de brindilles trouvés sous des tunnels et mesurés au binoculaire varie de 1,4 à 12,7 mm de longueur avec une valeur moyenne de $6,02 \pm 1,93$ (Fig. 8).

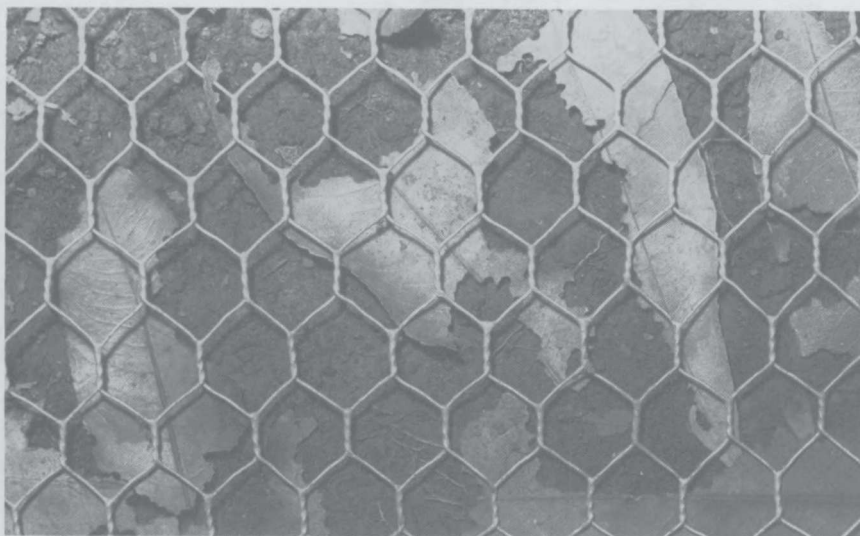


FIG. 7. — Feuilles mortes d'*Ochna schweinfurthiana* F. Hoffm. ayant subi une consommation par *Macrotermes falciger* lors d'une campagne d'approvisionnement (Photographie L. LEMAIRE). — Des traces de consommation analogues ont été observées par Matsumoto et Abe (1979) dans une forêt dense équatoriale de Malaisie occidentale ; elles y étaient le fait de *M. carbonarius*, *M. malaccensis* et *Odontotermes* spp.

Des valeurs semblables ont été observées chez *M. carbonarius* Hagen et *M. malaccensis* en forêt de Pasoh, ils y sectionnent des feuilles et du bois en morceaux de 1,5 à 4,5 mm de long (ABE 1979), chez *Trinervitermes trinervius* (Rambur) en Côte-d'Ivoire dont les morceaux mesurent de 2 à 6 mm de longueur et chez *T. rhodesiensis* (Sjöstedt) au Transvaal (FERRAR 1982b) où les fragments mesurent de 2,0 à 9,3 mm de long et 0,2 à 1,2 mm de large avec une longueur moyenne de $4,38 \text{ mm} \pm 1,57$.

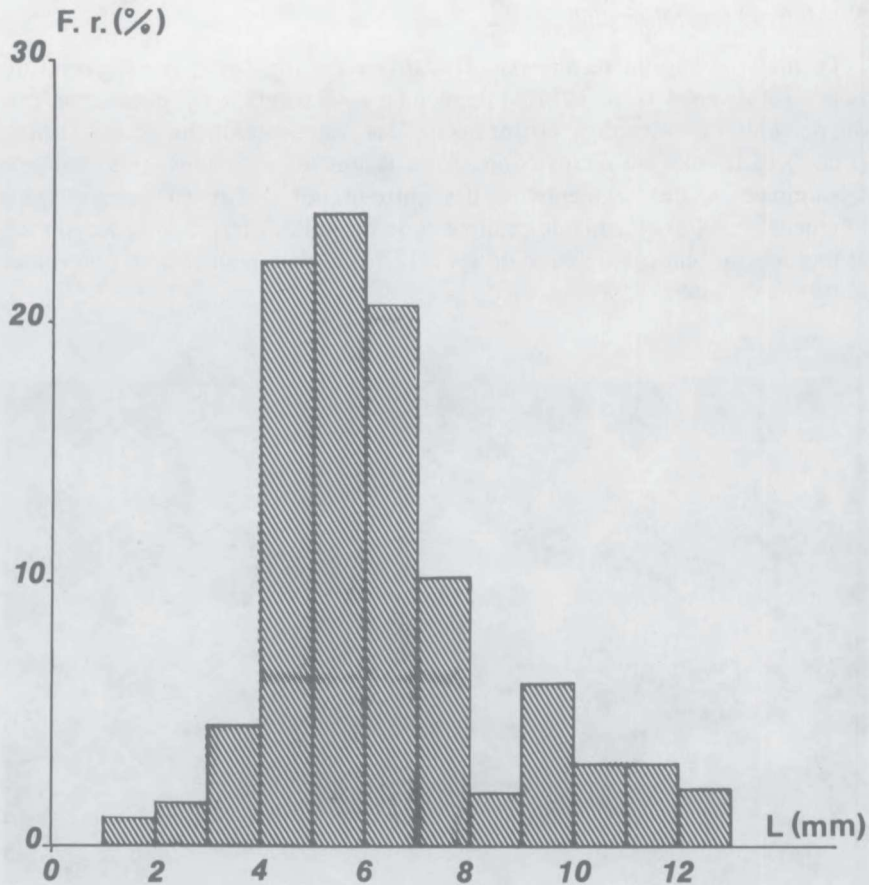


FIG. 8. — Longueur de 200 fragments de chaume et de brindilles trouvés sous des tunnels.

4. Quantification des prélèvements effectués

Il n'a pas été possible, à l'instar de ce qui fut fait pour *Macrotermes michaelseni* par LEPAGE (1983), de quantifier, même approximativement, les prélèvements effectués lors des sorties de récolte. Ces prélèvements sont importants, comme l'indiquent déjà les nombreux fragments abandonnés sur l'aire de récolte. Les raisons qui rendaient le dénombrement de la population difficile, restent d'application en ce qui concerne la quantification du matériel récolté. En effet, pour y parvenir, il eût fallu accéder aux emplacements de stockage peu après la récolte afin d'en retirer les matériaux transportés ou, à défaut, les parties récentes de la meule.

Dans ce dernier cas, encore faudrait-il disposer ou établir un coefficient de transformation du matériel végétal en meule, afin d'effectuer les conversions nécessaires.

Enfin, rappelons que les termitières actives sont difficiles à identifier, que les sorties d'approvisionnement se font de manière imprévisible, de telle sorte qu'elles ne sont généralement pas observables et que ce n'est qu'après coup et pour autant que la pluie n'en ait pas effacé les traces, tels que les tunnels, que l'on prend conscience de leur existence.

5. Terre remuée

Des estimations du poids de terre remuée par les termites en général et par *Macrotermes falciger* en particulier, ont pu être réalisées à différentes occasions.

Ainsi, lors d'une sortie de récolte observée en janvier 1982, le poids des tunnels épigés érigés par *M. falciger* a été estimé à $68,8 \pm 41,1$ g de terre sèche par m² (Tableau 1). Extrapolé pour une aire de récolte de 1230 m² (Fig. 6), on obtient des valeurs de l'ordre de 85 kg de terre sèche remuée pour une sortie de récolte.

Cette quantité de terre est toutefois inférieure aux rares données publiées. WOOD & SANDS (1978) avancent des valeurs de 300 kg.ha⁻¹.an⁻¹ pour *Macrotermes bellicosus* dans les forêts claires sud-guinéennes du Nigeria, sous 1100 m de précipitations annuelles, tandis que LEPAGE (1974) estime que *Macrotermes subhyalinus* (Rambur) déplace de 675 à 900 kg.ha⁻¹.an⁻¹ de terre dans une savane sahélienne du Ferlo septentrional recevant 750 mm de précipitations annuelles. BAGINE (1984) avance pour deux espèces d'*Odontotermes* [*O. latericius* (Haviland) et *O. boranicus* Ghidini] dans une zone aride (précipitations moyennes annuelles de 200 mm) du Kenya septentrional un transport de terre de 1059 kg.ha⁻¹.an⁻¹.

Il semble donc que le poids de terre remuée en surface augmenterait avec l'aridité du climat, à moins qu'avec l'augmentation des précipitations, les constructions épigées ne soient plus rapidement et davantage détruites, entraînant ainsi une sous-estimation de ces transports de terre suite à des mesures faites par défaut par les observateurs.

D'autre part, une expérience de décomposition de bois a été réalisée à la Luiswishi en vue de suivre les pertes de matière des échantillons et de quantifier en même temps les quantités de terre brassée tant pour l'enrobage que le remplissage (Tableau 2). Il en ressort que le poids de terre remué pour l'enrobage est beaucoup plus important que celui utilisé pour le remplissage (de l'ordre de six fois).

6. Nombre et poids des meules

La rareté des informations concernant les meules, leur caractère souvent préliminaire, nous ont encouragés à rapporter ici les quelques observations que nous avons réalisées dans les environs de Lubumbashi.

Ainsi, en forêt claire de Luiswishi, une moitié d'une haute termitière à activité primaire et de taille moyenne (volume épigé de 280 m³) a été détruite par

Tableau 2

Quantités (en g de matière sèche) de bois consommé et de terre remuée par *Macrotermes falciger* en forêt claire de Luiswishi

N° d'ordre	Échantillon de bois				Terre remuée		
	Espèce	Longueur (mm)	Classe de grosseur (diam. en cm)	Poids initial (g)	Perte pondérale (g)	Remplissage	Enrobage
1	D	196	2-3	56	40	48	—
2	D	203	2-3	46	30	—	101
3	D	205	3-5	55	15	—	104
4	D	205	2-3	227	205	—	205
5	D	204	1-2	26	26	—	21
6	D	198	1-2	15	11	—	—
7	C	95	3-5	87	59	59	—
8	C	200	5-7	274	184	57	702
9	C	203	3-5	157	120	—	474
10	C	197	3-5	121	81	9	101
11	A	217	5-7	196	115	52	401
12	A	195	3-5	112	67	—	240
13	A	203	2-3	73	52	—	125
14	A	210	1-2	30	22	—	43
15	A	215	1-2	13	9	—	10
16	M	200	5-7	298	276	215	750
17	P	191	5-7	95	46	—	36
18	P	198	2-3	51	30	—	—
19	P	202	3-5	122	39	—	190
20	S	200	7-10	504	88	—	510
21	B	100	3-5	84	54	32	200
22	B	202	5-7	289	129	434	—
23	B	193	5-7	229	194	—	—
24	B	198	7-10	610	497	—	733
Total	—	—	—	3770	2439	854	4985
Moyenne	—	—	—	157	102	36	208

A : *Anisophyllea boehmii* ; B : *Baphia bequaertii* ; C : *Combretum mechowianum* ; D : *Diplo-rynchus condylocarpon* ; M : *Marquesia macroua* ; P : *Parinari curatellifolia* ; S : *Syzygium guineense* subsp. *macrocarpum*.

GOFFINET (1973). Au cours de ce travail, auquel l'un de nous (F.M.) a participé, quelques 150 cellules à meules, appartenant à diverses espèces locataires de la termitière, furent inventoriées (Fig. 9). D'autre part, au cours de l'exploitation d'une termitière aux abords de Lubumbashi en vue de la fabrication de briques adobes, les meules d'une colonie d'*Odontotermes* sp. furent récupérées dans cinq cavités. Le poids des meules fraîches avoisinait 10 kg (ALONI *et al.* 1983). Or ce terme est plus petit et construit des nids moins peuplés (150 000 individus par nid) que *M. falciger* (de l'ordre de 2 millions d'individus par nid).

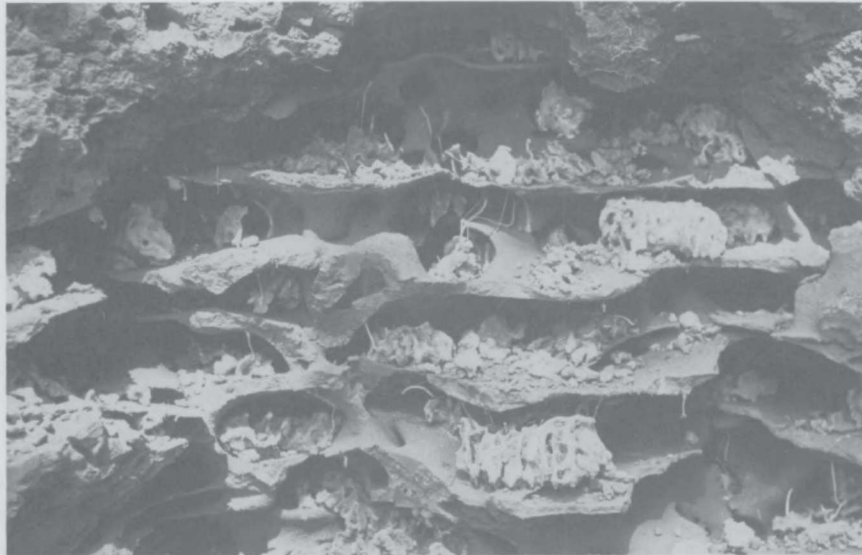


FIG. 9. — Vue de détail de la termitière représentée en fig. 3. — On distingue les meules du nid et les orifices des couloirs servant au déplacement et à l'aération (Photographie L. LEMAIRE).

7. Moment, saison et périodicité des récoltes

Contrairement aux autres termites lignivores qui opèrent à la Luiswishi pendant pratiquement toute l'année et dont certains, comme par exemple *Microcerotermes* sp. 1, s'installent en permanence dans le bois mort jusqu'à sa consommation complète, *M. falciger* effectue des récoltes d'approvisionnement limitées dans le temps.

Le moment préférentiel semble être le soir et le matin par temps couvert. Les attaques sont intermittentes ; elles peuvent se répéter à plusieurs reprises, à intervalles variables. Elles ont été observées de mi-décembre à mi-février d'une part, c'est-à-dire en pleine saison des pluies, et en mai d'autre part, donc au début de la saison sèche (Tableau 3).

Cette dernière sortie correspond à un sol déjà desséché en surface ; l'hydratation, en pourcentage du poids de sol sec, est de l'ordre de 14% à 20 cm de profondeur (MALAISSE & KAPINGA 1987). Mais des observations réalisées dans un puits creusé en bordure du site d'étude ont montré que la nappe phréatique se situait en mai à quelque 8 mètres de profondeur, un niveau facilement atteint par les Macrotermitinae (LEPAGE 1974).

Ces sorties de récolte sont spectaculaires. Elles sont le fait principalement de grands ouvriers. La périodicité des récoltes est à mettre en relation avec notamment le renouvellement des meules. En effet, chaque fois qu'un tel

Tableau 3

Dates où des sorties d'approvisionnement de *Macrotermes falciger* ont été observées en forêt claire de Luiswishi. — Cet écosystème a fait l'objet de visites hebdomadaires pour réaliser des études écologiques variées de novembre 1968 à juin 1987.

Mois/ Année	1972	1980	1982	1986
décembre	12,19	—	16,22	—
janvier	—	7,14	21	—
février	—	8,15	3,29	—
mai	—	—	—	16

renouvellement fut observé, il fut suivi, presque immédiatement après, d'une intense activité récoltante autour des termitières concernées. On a fait remarquer ailleurs, que le renouvellement pourrait être partiel et continu (GRASSÉ & NOIROT 1958) ; rien ne nous permet de confirmer cette hypothèse pour *M. falciger*. Par contre, il n'est pas exclu que ses récoltes d'approvisionnement soient annuelles.

La coexistence de rythmes différents dans un même écosystème a encore été reportée ailleurs. Ainsi COLLINS (1981b) a observé dans une même forêt claire sud-guinéenne du Nigeria trois rythmes différents parmi les Macrotermitinae : *Microtermes* spp. et *Ancistrotermes cavithorax* (Sjöstedt) montrent des pics importants d'activité en saison des pluies, *Macrotermes subhyalinus* une activité plus importante en saison sèche, tandis que *M. bellicosus* est plus constant tout au long de l'année.

GERBER *et al.* (1988) ont montré pour cette dernière espèce, en Côte-d'Ivoire, que ces récoltes étaient le fait principalement de «vieux ouvriers» (79% de la population engagée) ; il en est de même pour *M. ukuzii* Fuller au Ngwane (ROHRMANN 1977). Au Shaba, avant l'essaimage, la colonie de *M. falciger* compte 40% de grands ouvriers, pour 46% de petits ouvriers, 11% de stades larvaires, 0,4% de grands soldats, 0,6% de petits soldats et 3% d'ailés (GOFFINET 1976).

Conclusions

Le peuplement en termites montre des variations importantes le long d'un transect allant des steppes prédésertiques aux forêts denses équatoriales. La diversité spécifique, la densité des populations, la production et la consommation sont profondément influencées par le gradient climatique ainsi que la production primaire et la vitesse de décomposition de la litière qui lui sont liées (JOSENS 1972, 1983).

Au contraire des forêts denses humides établies sous climat équatorial, les forêts denses sèches et les forêts claires soumises à des précipitations moins élevées et à une saison sèche de plus de trois mois voient la prépondérance des Macrotermitinae dans leur peuplement de termites (COLLINS 1980, BUXTON 1981).

M. falciger, principal Macrotermitinae champignoniste des forêts claires zambéziennes de type miombo humide, construit, à l'instar des autres représentants du genre *Macrotermes* en Afrique, des nids épigés de grande taille qui ne facilitent pas la quantification de l'impact de ses sorties de récolte. Les lieux de stockage sont protégés par des murailles épaisses et compactes, peu accessibles sans gros travaux onéreux.

Néanmoins, au cours de plusieurs années d'observations, voire d'expérimentations, certains aspects ont pu être approchés dans les environs de Lubumbashi.

Ainsi l'apparente contradiction entre la présence de «termitières fossiles géantes» mise en exergue par AUBREVILLE (1957) et les relativement rares mais spectaculaires sorties d'approvisionnement a trouvé son explication et une première approche quantitative est fournie. Malgré l'importance des recherches effectuées en région zambézienne, notamment au Shaba, plusieurs lacunes subsistent. L'étude des facteurs qui contrôlent les sorties d'approvisionnement constitue un thème de recherches prioritaire. Il conviendrait encore de vérifier si les récoltes d'approvisionnement ne s'effectuent pas en deux étapes, la première consistant dans la collecte à la surface du sol et l'emmagasinage dans le sol, la seconde correspondant à un transfert souterrain jusqu'au nid central, comme cela fut déjà rapporté pour *M. michaelsonii* (LEPAGE 1981a, DARLINGTON 1982a, 1982b) et *Hodotermes mossambicus* (Hagen) (LEUTHOLD 1973). De même, les conditions optimales et limites d'établissement de nouvelles colonies devraient être précisées ; elles permettraient de mieux comprendre l'évolution de l'impact de *Macrotermes falciger* en particulier et des Macrotermitinae en général suite à la savanisation, et de prévoir ainsi les conséquences de ces modifications tant sur la forêt claire que sur l'environnement en région zambézienne.

BIBLIOGRAPHIE

- ABE, T. 1979. Studies on the distribution and ecological role of termites in a lowland rain forest of West Malaysia (2) Food and feeding habits of termites in Pasoh Forest Reserve. — *Jap. J. Ecol.*, **29** : 121-135.
- ABE, T. 1980. Studies on the distribution and ecological role of termites in a lowland rain forest of West Malaysia (4) The role of termites in the process of wood decomposition in Pasoh Forest Reserve. — *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **17** (1) : 23-40.
- ALONI K. 1975. Le sol et l'évolution morphologique des termitières géantes du Haut-Shaba (Rép. Zaïre). — *Pédologie* (Gand), **25** (1) : 25-39.

- ALONI K. 1978. Le rôle des termites dans la mise en place des sols de plateau dans le Shaba méridional. — *Geo-Eco-Trop*, **2** (1) : 81-93.
- ALONI K., BINZANGI K., DIKUMBUA N., LOOTENS, M. & MALAÏSSE, F. 1981. À propos des volumes apparent et réel des hautes termitières au Shaba méridional (Zaïre). — *Geo-Eco-Trop*, **5** (4) : 251-265.
- ALONI K., KAGOMA N. & NOTI, M. 1985. Débris végétaux stockés par *Trinervitermes* sp. (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae) dans la savane de Luiswishi (Shaba, Zaïre). — *Geo-Eco-Trop*, **9** (1-2) : 39-50.
- ALONI K., MALAÏSSE, F. & KAPINGA I. 1983. Rôle des termites dans la décomposition du bois et le transfert de terre dans une forêt claire zambézienne (Shaba, Zaïre). — In : LEBRUN, P. *et al.* (eds.), *New trends in soil biology*. Dieu-Brichart, Louvain-la-Neuve, pp. 600-602.
- ALONI K. & SOYER, J. 1987. Cycle des matériaux de construction des termitières d'humivores en savane au Shaba méridional (Zaïre). — *Rev. Zool. afr.*, **101** (3) : 229-257.
- ARSHAD, M. A. 1981. Physical and chemical properties of termite mounds of two species of *Macrotermes* (Isoptera, Termitidae) and the surrounding soils of the semiarid savanna of Kenya. — *Soil Science*, **132** : 161-174.
- ARSHAD, M. A. 1982. Influence of the termite *Macrotermes michaelsoni* (Sjost.) on soil fertility and vegetation in a semi-arid savannah ecosystem. — *Agro-ecosystems*, **8** : 47-58.
- AUBRÉVILLE, A. 1957. Échos du Congo belge : Climax yangambiens — *Muhulus*, termitières fossiles géantes et forêt claire katanguiens. — *Bois Forêts Trop.*, **51** : 28-39.
- BAGINE, R. K. N. 1984. Soil translocation by termites of the genus *Odontotermes* (Holmgren) (Isoptera : Macrotermitinae) in an arid area of Northern Kenya. — *Oecologia* (Berlin), **64** : 263-266.
- BODOT, P. 1964. Études écologiques et biologiques des termites africains. — In : BOUILLON, A. (ed.), *Études sur les termites africains*, Univ. Léopoldville, Kinshasa, pp. 251-262.
- BODOT, P. 1967a. Étude écologique des termites de savanes de basse Côte-d'Ivoire. — *Insectes soc.*, **14** : 229-258.
- BODOT, P. 1967b. Cycles saisonniers d'activité collective des termites des savanes de Basse-Côte d'Ivoire. — *Insectes soc.*, **14** : 359-388.
- BOUILLON, A. 1958. Les termites du Katanga. — *Natur. belges*, **39** : 198-209.
- BOUILLON, A. & MATHOT, G. 1964. Quel est ce termite africain ? — *Zooleo*, Univ. Léopoldville, **1** : 115 pp.
- BOUILLON, A. 1970. Termites of the Ethiopian region. — In : KRISHNA, K. & WEESNER, F. M. (eds.), *Biology of termites*. Academic Press, New York & London, vol. **2**, pp. 158-280.
- BUXTON, R. D. 1981. Changes in the composition and activities of termite communities in relation to changing rainfall. — *Oecologia*, **51** : 371-378.
- COLLINS, N. M. 1980. The effect of logging on termite (Isoptera) diversity and decomposition processes in lowland dipterocarp forests. — *Tropical Ecol. & Development*, **1980** : 113-121.
- COLLINS, N. M. 1981a. The role of termites in the decomposition of wood and leaf litter in the Southern Guinea savanna of Nigeria. — *Oecologia*, **51** : 389-399.

- COLLINS, N. M. 1981b. Populations, age structure and survivorship of colonies of *Macrotermes bellicosus* (Isoptera : Macrotermitinae). — *J. anim. Ecol.*, **50** : 293-311.
- DARLINGTON, J. P. E. C. 1982a. The underground passages and storage pits used in foraging by a nest of the termite *Macrotermes michaelseni* in Kajiado, Kenya. — *J. Zool. Lond.*, **198** : 237-247.
- DARLINGTON, J. P. E. C. 1982b. Population dynamics in an African fungus-growing termite. — In : BREED, M. D., MICHENER, C. D. & EVANS, H. E. (eds.), *The biology of social insects*. Westview Press, Boulder, Colorado, pp. 54-58.
- DARLINGTON, J. P. E. C. 1984. A method for sampling the populations of large termite nests. — *Ann. appl. Biol.*, **104** : 427-436.
- DARLINGTON, J. P. E. C. & DRANSFIELD, R. D. 1987. Size relationship in nest populations and mound parameters in the termite *Macrotermes michaelseni* in Kenya. *Insectes soc.*, **34** : 165-170.
- FERRAR, P. 1982a. Termites of a South African savanna I. List of species and sub-habitat preferences. — *Oecologia* (Berlin), **52** : 125-132.
- FERRAR, P. 1982b. Termites of a South African savanna II. Densities and populations of smaller mounds, and seasonality of breeding. — *Oecologia* (Berlin), **52** : 133-138.
- FERRAR, P. 1982c. Termites of a South African savanna III. Comparative attack on toilet roll baits in subhabitats. — *Oecologia* (Berlin), **52** : 139-146.
- FERRAR, P. 1982d. Termites of a South African savanna IV. Subterranean populations, mass determinations and biomass estimations. — *Oecologia* (Berlin), **52** : 147-151.
- GERBER, C., BADERTSCHER, S. & LEUTHOLD, R. H. 1988. Polyethism in *Macrotermes bellicosus* (Isoptera). — *Insectes soc.*, **35** : 226-240.
- GOFFINET, G. 1973. Synécologie comparée des milieux édaphiques de quatre écosystèmes caractéristiques du Haut-Shaba (Zaïre). — Thèse de doct., Univ. Liège, Liège, 302 pp.
- GOFFINET, G. 1976. Écologie édaphique des écosystèmes naturels du Haut-Shaba III. Le peuplement en termites épigés au niveau des latosols. — *Rev. Écol. Biol. Sols*, **13** : 459-475.
- GOFFINET, G. & FRESON, R. 1972. Recherches synécologiques sur la pédofaune de l'écosystème forêt claire (Miombo). — *Bull. Soc. Écol.*, **3** : 138-150.
- GOODLAND, R. J. A., 1965. On termitaria in a savanna ecosystem. — *Can. J. Zool.*, **43** : 641-650.
- GRASSÉ, P. P. & NOIROT, C. 1958. La meule des termites champignonnistes et sa signification symbiotique. — *Ann. Sc. nat., Zool.*, sér. 11 : 113-127.
- HEGH, E. 1920-1921. Les termites. — *Bull. agric. Congo belge*, **9** (3-4) : 287-345, **11** (3-4) : 252-352, **12** (2) : 353-411, **12** (3) : 567-621, **12** (4) : 745-846.
- HESS, P. R. 1955. A chemical and physical study of the soils of termite mounds in East Africa. — *J. Ecol.*, **43** : 449-461.
- JOSENS, G. 1972. Études biologiques et écologiques des termites (Isoptera) de la savane de Lamto-Pakobo (Côte-d'Ivoire). — Thèse de doct. Sc., Univ. Libre de Bruxelles, Bruxelles, 262 pp.
- JOSENS, G. 1983. The soil fauna of tropical savannas. III. The termites. — In : BOURLIÈRE, F. (éd.), *Tropical savannas*. Elsevier, Amsterdam, *Ecosystems of the world*, **13** : 505-524.

- JOTTRAND, M. & DETILLEUX, E. 1959. Le problème des termitières dans la région d'Elisabethville. — *Bull. Information I.N.E.A.C.*, **8** : 111-129.
- LEPAGE, M. G. 1974. Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : influence de la sécheresse sur le peuplement en termites. — *Terre & Vie*, **28** : 76-94.
- LEPAGE, M. G. 1981a. L'impact des populations récoltantes de *Macrotermes michaelsoni* (Sjöstedt) (Isoptera, Macrotermitinae) dans un écosystème semi-aride (Kajiado-Kenya) I — L'activité de récolte et son déterminisme. — *Insectes soc.*, **28** (3) : 297-308.
- LEPAGE, M. G. 1981b. L'impact des populations récoltantes de *Macrotermes michaelsoni* (Sjöstedt) (Isoptera, Macrotermitinae) dans un écosystème semi-aride (Kajiado-Kenya) II — La nourriture récoltée, comparaison avec les grands herbivores. — *Insectes soc.*, **28** (4) : 309-319.
- LEPAGE, M. 1984a. Foraging of *Macrotermes* spp. (Isoptera : Macrotermitinae) in the tropics. — *In* : JAISON, P. (ed.), *Social insects in the tropics*. Université Paris-Nord, Paris, pp. 205-218.
- LEPAGE, M. 1984b. Distribution, density and evolution of *Macrotermes bellicosus* nests (Isoptera : Macrotermitinae) in the North-East of Ivory Coast. — *J. anim. Ecol.*, **53** : 107-117.
- LEPAGE, M. G. & JAISON, P. 1982. Foraging of *Macrotermes* spp. (Isoptera : Macrotermitinae) in the tropics. — *In* : JAISON, P. (ed.), *Social insects in the tropics*. Proc. 1st Int. Symp. Int. Un. Study Soc. Ins. (Cocoyoc, Morelos, Mexico), vol. 2 : 205-218.
- LEUTHOLD, R. H. 1973. Orientation of the harvesting termite *Hodotermes mossambicus* (Hagen). — Proc. 7th Int. Congr. IUSI (London), Central Print. Unity, Univ. Southampton, pp. 244-247.
- MALAISSÉ, F. 1973. Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (Miombo). Note 8 : Le projet Miombo. — *Ann. Fac. Sci. Abidjan*, sér. Écol., **6** : 227-250.
- MALAISSÉ, F. 1976. De l'origine de la flore termitophile du Haut-Shaba (Zaïre). — *In* : MIÈGE, J. & STORK, A. (eds.) : *Origine des flores africaine et malgache*. C. R. VIII Réunion A.E.T.F.A.T., vol. 2, *Boissiera*, **24b** : 505-513.
- MALAISSÉ, F. 1978a. The miombo ecosystem. — *In* : *Tropical forest ecosystems, a state-of-knowledge report prepared by UNESCO/UNEP/FAO*. Unesco, Paris, Natural Resources Research, **16** : 589-606.
- MALAISSÉ, F. 1978b. High termitaria. — *In* : WERGER, M. J. A. (ed.), *Biogeography and Ecology of Southern Africa*. W. Junk Publ., The Hague, pp. 1279-1300.
- MALAISSÉ, F. 1985. Comparison of the woody structure in a regressive Zambezian succession with emphasis on high termitaria vegetation (Luiswishi, Shaba, Zaïre). — *Bull. Soc. r. Bot. Belg.*, **118** (2) : 244-265.
- MALAISSÉ, F. & ANASTASSIOU-SOCQUET, F. 1977. Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (Miombo). Note 24 : *Phytogéographie des hautes termitières du Shaba méridional (Zaïre)*. — *Bull. Soc. r. Bot. Belg.*, **110** : 85-95.
- MALAISSÉ, F. & ANASTASSIOU-SOCQUET, F. 1983. Spectres biologiques, surfaces foliaires, types de fruit et modes de dissémination des diaspores des plantes des hautes termitières établies en forêts claires du Shaba méridional. — *Ann. Fac. Sci. Lubumbashi*, **3** : 13-39.

- MALAISSÉ, F. & BUHENDWA M. 1982. Biologie de *Microcerotermes bequaertianus* (Sjöstedt) (Isoptera, Termitidae, Amitertinae) dans les environs de Lubumbashi (Shaba, Zaïre). — *Geo-Eco-Trop*, 6 (3) : 201-217.
- MALAISSÉ, F., FRESON, R., GOFFINET, G. & MALAISSÉ-MOUSSET, 1975. Litterfall and litter breakdown in miombo. — In : GOLLEY, F. & MEDINA, E. (eds.), Tropical ecological systems, trends in terrestrial and aquatic research. Springer Verlag, Berlin-New York, *Ecol. Studies*, 11 : 137-152.
- MALAISSÉ, F. & KAPINGA I. 1987. The influence of deforestation on the hydric balance of soils in the Lubumbashi environment (Shaba, Zaire). — *Bull. Soc. r. Bot. Belg.*, 119 : 161-178.
- MATSUMOTO, T. & ABE, T. 1979. The role of termites in an equatorial rain forest ecosystem. II. The role of termites in the decomposition of leaf litter on the forest floor. — *Oecologia* (Berlin), 38 : 261-274.
- MIELKE, H. W. & MIELKE, P. W. 1982. Termite mounds and chitemene agriculture — a statistical analysis of their association in southwestern Tanzania. — *J. Biogeography*, 9 (6) : 499-504.
- PARENT, G. & THOEN, D. 1977. Food value of edible mushrooms from Upper-Shaba region. — *Econ. Bot.*, 31 : 436-445.
- POMEROY, D. E. 1976. Studies on a population of large termite mounds in Uganda. — *Ecol. Entomol.*, 1 : 49-61.
- POMEROY, D. E. 1977. The distribution and abundance of large termite mounds in Uganda. — *J. appl. Ecol.*, 14 : 465-476.
- POMEROY, D. E. 1978. The abundance of large termite mounds in Uganda in relation to their environment. — *J. appl. Ecol.*, 15 : 51-63.
- POMEROY, D. E. 1983a. Distribution and abundance of large termite mounds in a semi-arid area of southern Kenya. — *Kenya J. Sci. Technol.*, ser. B, *Biol. Sc.*, 4 : 77-87.
- POMEROY, D. E. 1983b. A striking increase in a population of termite mounds in eastern Kenya. — *Kenya J. Sci. Technol.*, ser. B, *Biol. Sc.*, 4 : 89-96.
- PULLAN, R. A. 1979. Termite hills in Africa : their characteristics and evolution. — *Catena*, 6 : 267-291.
- ROHRMANN, G. F. 1977. Biomass, distribution, and respiration of colony components of *Macrotermes ukuzii* Fuller (Isoptera : Termitidae : Macrotermitinae). — *Socio-biology*, 2 : 283-295.
- RUELLE, J. E. 1969. Répartition des principales espèces de *Macrotermes* (Isoptera, Termitidae) de la faune éthiopienne. — Proc. VIth Congr. International Union for the Study of Social Insects (Bern) : 249-253.
- RUELLE, J. E. 1978. Isoptera. — In : WERGER, M. J. A. (ed.), Biogeography and Ecology of Southern Africa. W. Junk Publ., The Hague, pp. 747-762.
- 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, Nasutermitinae). — *J. anim. Ecol.*, 34 : 557-571.
- SYS, C. 1955. The importance of termites in the formation of latosols. — *Sols afr.*, 3 : 392-395.
- SYS, C. 1957. L'aménagement des sols de la région d'Elisabethville d'après leurs caractéristiques morphologiques et analytiques. — *Bull. Agric. Congo belge*, 48 : 1425-1432.

- TRAPNELL, C. G., FRIEND, M. T., CHAMBERLAIN, G. T. & BIRCH, H. F. 1976. The effects of fire and termites on a Zambian woodland soil. — *J. Ecol.*, **64**: 577-588.
- WATSON, J. P. 1962. The soil below a termite mound. — *J. Soil Sci.*, **13** (1): 46-51.
- WATSON, J. P. 1969. Water movement in two termite mounds in Rhodesia. — *J. Ecol.*, **57**: 441-451.
- WATSON, J. P. 1976. The composition of mounds of the termite *Macrotermes falciger* (Gerstäcker) on soil derived from granite in three rainfall zones of Rhodesia. — *J. Soil Sci.*, **27**: 495-504.
- WATSON, J. P. 1977. The use of mounds of the termite *Macrotermes falciger* (Gerstäcker) as a soil amendment. — *J. Soil Science*, **28**: 664-672.
- WHITE, F. 1983. The vegetation of Africa. A descriptive memoir to accompany the Unesco/AETFAT/UNISO vegetation map of Africa.
- WILD, H. 1952. The vegetation of Southern Rhodesia termitaria. — *Rhodesian agric. J.*, **49**: 280-292.
- WOOD, T. G. 1978. Food and feeding habits of termites. — In: BRIAN, M. V. (ed.), Production ecology of ants and termites. Cambridge Univ. Press, New York & London, IBP 13, pp. 55-88.
- WOOD, T. G., JOHNSON, R. A., BACCHUS, S., SHITTU, M. O. & ANDERSON, J. M. 1982. Abundance and distribution of termites (Isoptera) in a riparian forest in the Southern Guinea savanna vegetation zone of Nigeria. — *Biotropica*, **14** (1): 25-39.
- WOOD, T. G., JOHNSON, R. A. & OHIAGU, C. E. 1977. Populations of termites (Isoptera) in natural and agricultural ecosystems in southern Guinea savanna near Mokwa, Nigeria. — *Geo-Eco-Trop.*, **1**: 139-148.
- WOOD, T. G. & OHIAGU, C. E. 1976. A preliminary assessment of the significance of grass-eating termites (Isoptera) in pastures in northern Nigeria. — *Samaru agric. Newsletter*, **18**: 22-30.
- WOOD, T. G. & SANDS, W. A. 1978. The role of termites in ecosystems. — In: BRIAN, M. V. (ed.), production ecology of ants and termites. Cambridge Univ. Press, New York & London, IBP 13, pp. 245-292.
- YONEDA, T. 1975a. Studies on the rate of decay of wood litter on the forest floor. I. Some physical properties of decaying wood. — *Jap. J. Ecol.*, **25**: 40-46.
- YONEDA, T. 1975b. Studies on the rate of decay of wood litter on the forest floor. II. Dry weight loss and CO₂ evolution of decaying wood. — *Jap. J. Ecol.*, **25**: 132-140.