

**La récolte en strate herbacée
de *Macrotermes aff. subhyalinus*
(Isoptera : Macrotermitinae)
dans un écosystème semi-aride
(Kajiado-Kenya)**

PAR

Michel G. LEPAGE

Laboratoire de Zoologie, E.N.S., 46 rue d'Ulm, F-75230, Paris Cedex 05

Summary

We studied the foraging and food consumption of the fungus-growing termite, *Macrotermes n. subhyalinus* in a semi-arid pasture, near Kajiado (Kenya).

During the course of three years, rainfall differed deeply, inducing a large seasonal variation of grass biomass (minimum : 0.6/0.8 tons/ha in november 1976, maximum : more than 7 t. in may 1978).

The daily measure of the foraging activity was based on the number of foraging holes open. The seasonal pattern of the activity showed three peaks per year, and was related partly to temperature (positive relationship) and to rainfall (negative relationship). But the internal economy of the colony (sexual brood production) played a key-role : only one yearly peak was seen on four months moving average, parallel to food availability within the nest.

Macrotermes food offtake varied between 850 and 1200 Kg/ha in 1976 and from 1250 to 1600 Kg in 1977. Quantities were therefore 25 to 30 % below in the former year, as food availability was poor. Comparison with large mammals is outlined : though their offtakes were similar, their peaks of activities were quite different, rainy seasons for mammals, dry seasons for termites.

The comparison between lean and good years enlightened the way how *Macrotermes* could become a pest in this semi-arid ecosystem.

Introduction

Ce travail, effectué entre 1975 et 1978 au Kenya, expose les principales caractéristiques de la récolte en strate herbacée des populations du termite champignoniste et constructeur de termitières épigées, *Macrotermes aff. subhyalinus*.

Le but de ces recherches était de mesurer l'impact des populations récoltantes et leur compétition éventuelle avec les mammifères herbivores (domestiques et sauvages), afin de permettre aux zootechniciens une meilleure gestion future des pâturages.

Présentation de la zone d'étude

Les recherches sont entreprises à 80 km au sud de la capitale, Nairobi, dans une savane arborée semi-aride, dont la strate herbacée est composée essentiellement de graminées pérennes. Cette zone est utilisée pour le pâturage du bétail Masai.

Les expériences sont implantées à l'intérieur ou à proximité d'une surface de 1 ha qui a été protégée des grands mammifères et qui est située sur le trajet que les animaux empruntent journallement pour se rendre dans le lit de la rivière, où ils trouvent l'eau nécessaire durant la saison sèche, ainsi que les sels minéraux.

Le climat tropical présente une répartition bimodale des précipitations, en avril-mai et en novembre-décembre. Mais les variations interannuelles des pluies sont importantes. Les trois années étudiées couvrent en fait une année très déficitaire : 1976 (306 mm) et deux années aux pluies abondantes : 1977 (647 mm) et surtout 1978 (839 mm). Les histogrammes mensuels des pluies sont indiqués sur la figure 1.

La quantité d'herbe sur pied et la production de litière au sol sont suivies mensuellement. L'évolution de la végétation est calquée sur la répartition des pluies, ainsi que le montre la figure 1. Au cours de la sécheresse de 1976, l'herbe sur pied décroît pour atteindre un minimum pour l'écosystème de 0,6-0,8 t à la fin de l'année. Puis cette biomasse remonte à plus de 5 t en 1977 et à plus de 7 t/ha en 1978.

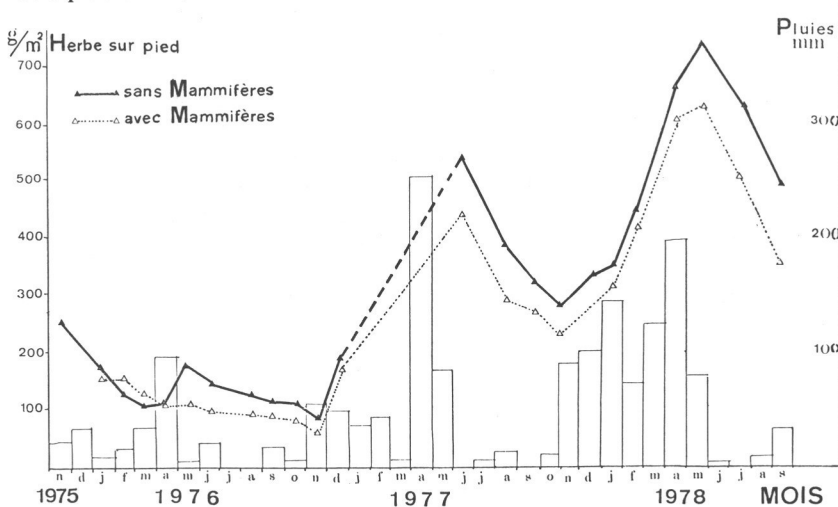


Fig. 1 — Variation de la biomasse herbacée (herbe sur pied) et de la pluviométrie (histogramme).

On note également une décroissance de la quantité de litière au sol au cours de l'année 1976 : plus de 1 t/ha en janvier, moins de 200 kg à la fin de novembre.

L'activité de récolte de *Macrotermes*

Le schéma de la figure 2 précise les modalités de la récolte en strate herbacée : les ouvriers utilisent des galeries rayonnant de la termitière. Ces galeries circulent près de la surface du sol et débouchent à l'extérieur par des sorties de récolte. Au cours du cycle de récolte, en grande partie nocturne, les ouvriers prélèvent des fragments végétaux qu'ils ramènent au nid.

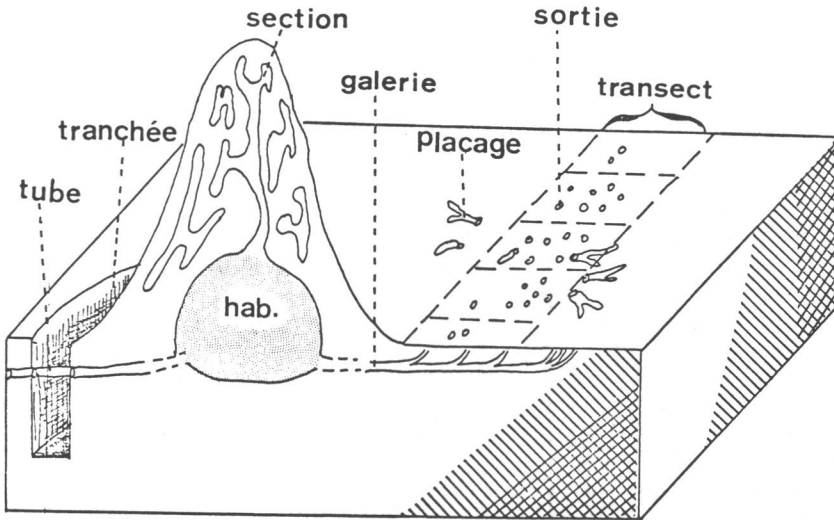


Fig. 2 — Dispositif expérimental utilisé (bloc diagramme d'une section sagittale d'une termitière et du système de galeries).

Le nombre de sorties de récolte utilisées lors d'un cycle de 24 heures permet de déterminer l'intensité de la récolte de nourriture (LEPAGE, 1977). Ce nombre est obtenu sur un transect de 200 m², où 2000 à 3000 sorties sont repérées et suivies quotidiennement.

La variation annuelle de la récolte est indiquée sur la figure 3 (moyennes mensuelles des sorties utilisées par m² et par cycle de 24 heures). Cette activité de récolte présente une périodicité de 4 mois, avec deux pics principaux, avant et après la grande saison des pluies, c'est-à-dire durant les deux saisons sèches.

La récolte est déterminée partiellement par les variables du climat, essentiellement les précipitations et les températures (LEPAGE, sous presse a). La perturbation de la récolte causée par des pluies abondantes (action principalement mécanique) est visible sur la figure 3 (diminution pendant les pluies en avril et baisse quasi continue entre octobre 1977 et mai 1978). La récolte est

également proportionnelle à la température maximale du jour précédant la récolte (LEPAGE, 1977 ; sous presse a).

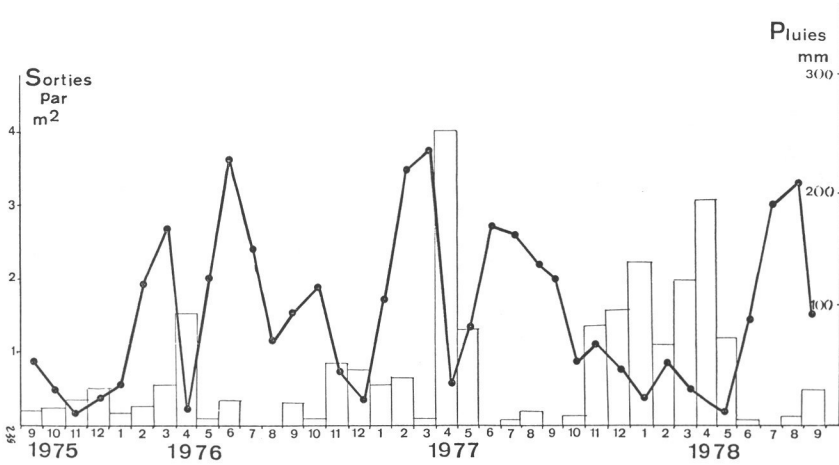


Fig. 3 — Variation saisonnière de l'activité de récolte (sorties utilisées/m²). Les pluies sont également représentées (histogramme).

Mais la récolte dépend également de l'activité interne de la colonie : par exemple, les jours d'essaimage correspondent à une faible activité de récolte. D'autre part, en utilisant une moyenne mobile de quatre mois (qui atténue les disparités occasionnelles de la récolte), il apparaît un seul maximum annuel, de juin à septembre (figure 4), qui coïncide avec la production des nymphes de sexués dans les nids.

Sur la même figure 4 est reportée la variation des réserves disponibles dans la colonie, d'après les résultats de J. DARLINGTON (rapport entre la quantité de meules à champignons et la biomasse des populations). Cette courbe montre un certain parallélisme avec la courbe de la récolte.

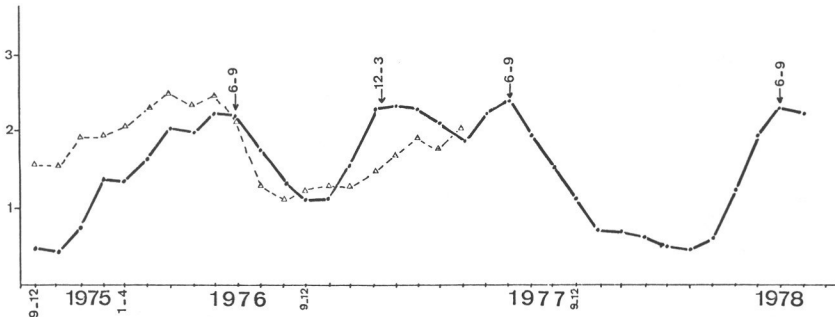


Fig. 4 — Variation de la récolte (sorties utilisées par m², courbe continue) et des réserves à l'intérieur du nid (rapport entre le poids de meules et la biomasse des populations, courbe en pointillé). Moyennes mobiles de 4 mois.

Cette variation concomitante de la récolte de nourriture et de la production du couvain reproducteur est, semble-t-il, un fait général chez les *Macrotermitinae* (BODOT, 1967; LEPAGE, 1974), car cette dernière production représente une proportion considérable (près de 50%) de la biomasse des neutres (LEPAGE, 1974; JOSENS, 1973), qui grève par conséquent le budget de la colonie. Le déroulement normal de ce cycle reproducteur n'est sans doute possible que grâce à l'homéostasie que réalisent les meules à champignons.

Prélèvement herbacé et comparaison avec les grands mammifères herbivores

La mesure de la consommation des populations de termites dans les conditions naturelles est toujours une opération délicate (LEPAGE sous presse b). C'est pourquoi plusieurs méthodes conjointes ont été utilisées afin de pouvoir les comparer entre elles.

Les résultats obtenus convergent et montrent un prélèvement mensuel de *Macrotermes* en strate herbacée de 70 à 135 kg/ha, ce qui correspond à un total annuel de 850 à 1200 kg en 1976 et de 1250 à 1600 kg en 1977 (LEPAGE, sous presse b).

On constate alors que les quantités prélevées par *Macrotermes* ont été de 25 à 30% inférieures en 1976, lorsque les conditions d'approvisionnement étaient défavorables. La récolte importante constatée au début de 1977 à partir des moyennes mobiles de la figure 4, pourrait alors s'interpréter par une reconstitution des réserves de nourriture lorsque les conditions redevenaient favorables.

L'un des objectifs de ce programme étant de comparer l'impact de *Macrotermes* en strate herbacée à celui des grands mammifères herbivores, l'abondance journalière de ces mammifères est déterminée sur une surface de 11 ha autour de la zone protégée de 1 ha. Ces mammifères appartiennent à la faune domestique (vaches, moutons et chèvres) et à la faune sauvage (impalas, gazelles de Grant et de Thompson, élans). Leur abondance relative est calculée en animal-unités (1 A.U. = 450 kg) (LEPAGE, sous presse b).

D'après les mesures effectuées et les résultats obtenus par les zootechniciens, la densité des mammifères peut être estimée à environ 150 kg/ha/jour, ce qui représente une forte densité pour la région et démontre le rôle important joué par le lieu d'implantation des mesures. Leur consommation journalière serait de 2,9 à 4,3 kg de matière sèche/ha, d'où une consommation annuelle du même ordre que celle calculée pour *Macrotermes* (1 à 1,5 t/ha/an).

Cependant, les impacts des termites et des mammifères n'interviennent pas au même moment sur l'écosystème, ainsi qu'il est mis en évidence sur la figure 5, qui correspond aux moyennes mensuelles sur trois années (1976-1978) de l'activité de récolte de *Macrotermes* (sorties utilisées par m²) et de l'abondance des mammifères (animal-unités). L'impact des mammifères est maximal durant les saisons des pluies, tandis que l'influence de *Macrotermes* s'accroît à mesure que l'écosystème rencontre des conditions difficiles (sécheresse): de janvier à mars et surtout de juin à octobre.

La nourriture prélevée diffère également dans les deux cas : constituée uniquement d'herbe sur pied pour les mammifères, elle est plus variée pour *Macrotermes*, avec un éventail pouvant aller de la litière au sol à l'herbe sur pied. A cet égard, la comparaison entre les années 1976 et 1977 permet des constatations intéressantes. Lors de conditions d'approvisionnement normales (1977), le termite récolte préférentiellement de la litière à terre (66 % de son régime en novembre 1977) (LEPAGE, sous presse b), mais lorsque cet approvisionnement devient difficile, le termite prélève une part toujours plus importante du matériel sur pied (74 % de son régime en novembre 1976). Il a également été montré en d'autres régions (SANDS, 1976) que, après épuisement de l'herbe sur pied, le terme ultime devient une consommation sur les racines, ce qui conduit à une dégradation durable de l'écosystème.

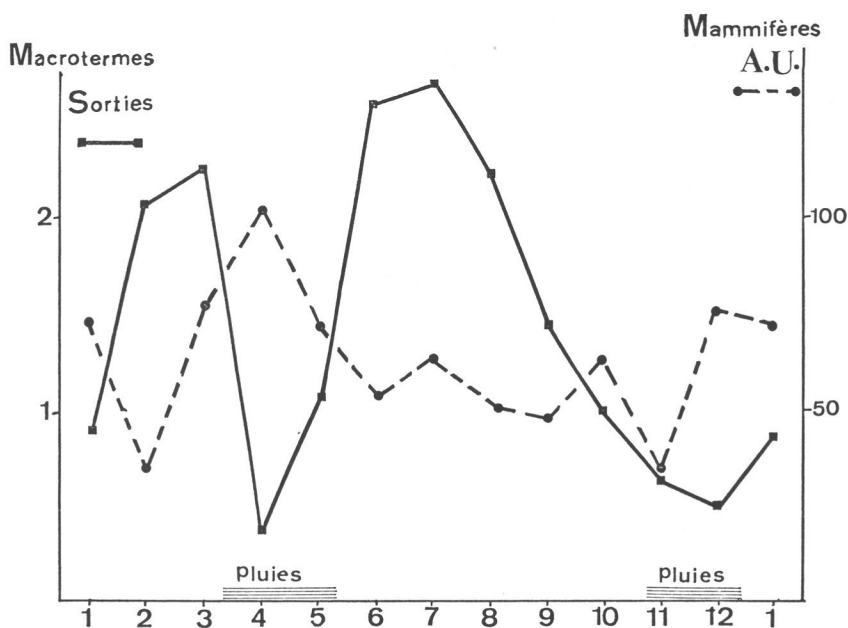


Fig. 5 — Moyennes mensuelles, sur 3 années, de la récolte de *Macrotermes* (sorties/m²) et de l'abondance relative des Mammifères (Animal-Unités).

Conclusions

Dans cet écosystème semi-aride, les termites de l'espèce *Macrotermes aff. subhyalinus* et les mammifères herbivores prélèvent des quantités de matériel végétal du même ordre de grandeur. *Macrotermes* seul prélève 20 à 30 % de la totalité de l'herbe disponible.

Le termite préfère la litière du sol lorsqu'il peut la récolter, compte tenu d'un équilibre entre le nombre des ouvriers en récolte, le chemin qu'ils doivent parcourir (LEPAGE, sous presse b), leur prédation (LEPAGE, sous presse c) et

l'abondance de la nourriture disponible. Si cet équilibre est rompu, par la sécheresse ou le surpâturage, *Macrotermes* consomme une part importante de l'herbe sur pied.

Mais nous remarquons que chaque année, une proportion non négligeable des graminées épigées est consommée car les besoins nutritifs de la colonie de *Macrotermes* atteignent leur point culminant durant la saison sèche.

En période de disette grave, les Macrotermitinae auxquels appartient *Macrotermes aff. subhyalinus* peuvent subsister quelque temps grâce à leurs réserves, alors que le bétail meurt ou émigre. L'action du termite peut alors conduire à une dénudation quasi complète de la surface du sol, ce qui laisse le champ libre à l'érosion et compromet presque définitivement l'équilibre de l'écosystème.

Bibliographie

- BODOT, P., 1967. Cycles saisonniers d'activité collective des termites des savanes de Basse Côte d'Ivoire. *Ins. Soc.*, 14 : 359-388.
- JOSENS, G., 1973. Observations sur les bilans énergétiques dans deux populations de termites à Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Soc. roy. Zool. Belg.*, 103 : 169-176.
- LEPAGE, M., 1974. Les termites d'une savane sahélienne (Ferlo septentrional, Sénégal) : peuplement, populations, rôle dans l'écosystème. Thèse Sciences, Dijon, 344 p.
- LEPAGE, M., 1977. Foraging and food consumption of *Macrotermes aff. subhyalinus*. *Proc. VIIIth Int. Congr. IUSSI*, Wageningen : 249-252.
- LEPAGE, M., sous presse a. L'impact des populations récoltantes de *Macrotermes aff. subhyalinus* (Isoptera : Macrotermitinae) dans un écosystème semi-aride (Kajiado - Kenya). 1. L'activité de récolte et son déterminisme. Soumis à *Ins. Soc.*
- LEPAGE, M., sous presse b. L'impact des populations récoltantes de *Macrotermes aff. subhyalinus* (Isoptera : Macrotermitinae) dans un écosystème semi-aride (Kajiado - Kenya). 2. La nourriture récoltée, comparaison avec les grands herbivores. Soumis à *Ins. Soc.*
- LEPAGE, M., sous presse c. Etude de la prédation de *Megaponera foetens* (F) sur les populations récoltantes de Macrotermitinae dans un écosystème semi-aride (Kajiado - Kenya). Soumis à *Ins. Soc.*
- SANDS, W.A., 1976. A visit to Ethiopia to examine termite problems in Wollega Province, 17 may to 26 may 1976. COPR Report, n° CVR/76/10 (distribution limitée), 11 p.