

## Table des matières

Table des matières .....	i
Remerciements .....	ii
Résumé .....	iv
Abstract .....	v
<b>1. Introduction .....</b>	<b>1</b>
<b>2. Matériels et méthodes .....</b>	<b>6</b>
2.1 Site d'étude .....	6
2.2 Caractérisation des termitières .....	8
2.3 Echantillonnage des termitières .....	10
2.4 Influence des termites sur le sol .....	11
<b>3. Résultats .....</b>	<b>17</b>
3.1 Caractérisation des termitières .....	17
3.2 Relations entre les caractéristiques physico-chimiques des sols .....	19
3.3 Analyses physico-chimiques des échantillons de sol .....	20
<b>4. Discussion.....</b>	<b>29</b>
4.1 Caractérisation des termitières : <i>De très grandes termitières, mais en faible densité.</i>	29
4.2 Statut : <i>Faible occupation des termitières par M. muelleri</i> .....	30
4.3 Influence des termites sur les propriétés du sol .....	31
<b>5. Conclusion .....</b>	<b>38</b>
<b>6. Bibliographie .....</b>	<b>39</b>
<b>7. Annexes.....</b>	<b>48</b>



## Remerciements

Ce stage a été réalisé en collaboration entre le département Forêts et Sociétés du Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (Cirad), l'Université Paris-Est Créteil, l'Université Libre de Bruxelles et la société forestière CIB-OLAM.

Mes remerciements les plus sincères sont destinés à toutes les personnes ayant contribué de près ou de loin à la réalisation de ce stage.

En premier, je souhaite remercier Vincent FREYCON, pédologue au CIRAD, de m'avoir fait confiance pour ce stage de master 2 qui correspond parfaitement à mes désirs et attentes. Je tiens également à lui montrer ma plus grande gratitude pour son aide éclairée, son écoute attentive et ses conseils avisés qui m'ont permis d'acquérir de nouvelles compétences.

Mes remerciements vont également à mes deux autres co-promoteurs Nouredine BOUSSERRHINE, microbiologiste des sols et Maître de Conférences associé à l'Université Paris Est-Créteil, et Yves ROISIN, entomologiste spécialisé dans le domaine des termites et professeur à l'ULB, pour avoir accepté de m'encadrer pour cette expérience, pour m'avoir accueilli au sein de leur laboratoire et évidemment pour avoir répondu inlassablement à mes questions.

Je tiens à remercier Sylvie GOURLET-FLEURY, chercheuse en écologie forestière, et Fabrice BÉNÉDET, Ingénieur informaticien scientifique, tous deux travaillant au Cirad, pour leurs précieux conseils et pour leur relecture avisée de mon rapport.

Ensuite, je tiens à remercier Eric FORNI, Coordinateur du Projet DynAffFor, et Vincent ISTACE, Chef du service aménagement à la CIB-OLAM, et Thierry KIZOT, chef du site de Loundoungou à la CIB-OLAM pour le temps qu'ils ont consacré à la gestion de la logistique sur le terrain afin que le stage se déroule dans les meilleures conditions.

Ma gratitude va également aux équipes des deux laboratoires d'analyses fréquentés durant ce stage. Ainsi pour le laboratoire US *Analyses des eaux, sols et végétaux* du Cirad, je tiens à remercier très chaleureusement Frank ENJALRIC, Gaël SENEAL, Marie TELLA, Vivien BAUDASSE, Mathilde VALETTE et Martine NAUDAN d'avoir consacré de leur précieux temps, de m'avoir accueilli au sein de leur équipe et de m'avoir présenté les différentes analyses. Pour le laboratoire LEESU, Nouredine BOUSSERRHINE, Vanessa ALPHONSE, Alexandre LIVET, Ewan COUIC et Tiana TORELLI sont eux aussi remerciés pour leur assistance durant ce stage et tous les bons

moments passés autour d'un bokit. Je remercie aussi tous les étudiants de ce laboratoire d'avoir fourni un travail colossal lors de l'analyse des échantillons de sol.

Je tiens également à remercier toutes les personnes travaillant au sein de l'UR *Forêts et Sociétés* du Cirad où les 3 mois passés à Montpellier se sont merveilleusement bien déroulés. Une attention toute particulière est adressée à Aline MOSNIER et Elodie BLANCHARD pour les bons moments passés dans notre petit bureau et Frédéric MORTIER pour m'avoir éclairé quant à l'utilisation du modèle statistique.

Ce stage n'aurait pas été le même sans les moments inoubliables passés sur le terrain. Pour cela, je remercie Kouadio Aimé KOUASSI et Fofana LATTIFA, tous deux élèves ingénieurs à l'institut National Polytechnique de Yamoussoukro en Côte d'Ivoire pour les moments passés en forêt mais aussi à Pokola (ou « Abidjan » pour les connaisseurs). Je remercie aussi Bertrand VARICHON, étudiant en master 2 Bio-ingénieur en Gestion des forêts et des Espaces Naturels à Gembloux Agro-Bio Tech/ULg, pour nous avoir hébergé lors de nos sorties. Les travailleurs de la CIB-OLAM (Ati, Isaac, Urbain, Alain, Patchely et Raoul) ont également droit à leur moment de gloire. De par leur présence, ils ont fortement contribué au bon déroulement de ce stage et principalement lors des soirées autour du feu. Isaac et sa famille sont également remerciés pour leur accueil. De même, je remercie MÉGANE CROSSET, étudiante en master 2 Bio-ingénieur en Science et Techniques de l'Environnement à Gembloux Agro-Bio Tech/ULg, pour avoir été ma partenaire de randonnée, visite, gastronomique durant ces 3 mois passés à Montpellier.

Je tiens aussi à remercier les autres étudiants du master GSSE pour les mois passés dans la bonne humeur et la convivialité. Morgan CURIEN et Alexia CAMPAT sont évidemment remerciés spécifiquement pour m'avoir hébergé lors de mon passage à Paris après mon retour du Congo.

Je remercie très chaleureusement ARNAUD COLLARD et ELODIE BLANCHARD pour leur relecture finale et leurs nombreuses suggestions faites sur mon travail.

En dernier lieu mais non des moindres, ma gratitude et ma reconnaissance sont tout particulièrement adressées à Marine LOGNOUL pour m'avoir accompagné, assisté (et attendu) durant cette année d'étude à l'étranger.

## Résumé

L'influence des termitières géantes du genre *Macrotermes* sur les propriétés des sols tropicaux est avérée en savane mais a été très peu étudiée en forêt. De plus, cette influence semble dépendre de leur statut (*Actif, Abandonné, Recolonisé*). L'objectif de cette étude était d'estimer l'influence de termitières géantes sur des sols forestiers tropicaux en tenant compte de leur statut et de la distance à la termitière.

Après avoir caractérisé la taille et le statut de 89 termitières géantes au sein de 4 parcelles de 9 ha du dispositif forestier de Loundoungou au nord du Congo, nous avons sélectionné 8 termitières géantes, 4 actives et 4 abandonnées. Nous avons prélevé des échantillons de sol à la surface du dôme central de chaque termitière, à 4 distances de la termitière et 5 profondeurs (0-20, 30-40, 50-60, 70-80 et 90-100 cm). Nous avons aussi prélevé des échantillons au niveau de 2 sols jugés témoins. Les propriétés physico-chimiques ( $\text{pH}_{\text{eau}}$ ,  $\text{pH}_{\text{KCl}}$ , granulométrie, CEC, principaux cations, Carbone organique, N total, nitrate et ammonium) ont été mesurées sur les échantillons de sol.

Nous avons trouvé que l'espèce *Macrotermes muelleri* est présente dans seulement 7% des termitières. Les modifications des propriétés du sol se limitent principalement au niveau du dôme et sont d'autant plus importantes que les termitières sont encore actives. Ainsi, les teneurs des principaux cations sont 5 à 15 fois supérieures au niveau du dôme des termitières actives alors qu'elles ne sont plus que de 2 à 5 fois pour les termitières abandonnées. Le  $\text{pH}_{\text{eau}}$  au niveau des termitières actives est moins acide que le sol voisin alors que le  $\text{pH}_{\text{eau}}$  des termitières abandonnées et du sol témoin sont similaires. Les teneurs en argile du dôme –indifféremment du statut – sont de 40% alors qu'elles ne sont que de 17% au niveau du sol témoin. La CEC, la teneur en argile et la concentration en cations échangeables diminuent faiblement avec la distance à la termitière dans l'horizon de surface. Par contre, les modifications sont négligeables en profondeur. Notre étude suggère que l'activité des termites modifie les propriétés physico-chimiques du sol sur une distance allant de 5 à 10 mètres de la termitière.

## **Abstract**

In the savanna, the influence of large termite mounds of *Macrotermes* on soil properties is well known but it is not the case in forests. Moreover, this influence seems to depend on the status of the termite mound (Active, Abandoned, Recolonized). The objective of this study was to estimate the influence of termite mounds on forest tropical soil according to its status, distance et depth.

The height and status of 89 giant termite mounds have been characterized on 4 parcels of 9 ha in Loundoungou, in the north of the Republic of Congo. In fact, 8 large termite mounds (4 Abandoned and 4 Active) have been selected for our experiments. Soil samples haven been collected at 4 distances and 5 depths (0-20, 30-40, 50-60, 70-80 et 90-100 cm). We took soil samples from the walls of mounds and in a "control" zone where the activity of termites can be neglected. Some physical-chemical properties have been analyzed on soil samples ( $\text{pH}_{\text{water}}$ ,  $\text{pH}_{\text{KCl}}$ , granulometry, exchangeable cations, SOC, CEC, Nitrogen-total).

Our results show that the percentage of inhabited mounds by this species is only 7%. The action of this species on soil properties is mainly limited at the mound. They have more influence in active mounds than in abandoned ones. The amount of exchangeable cations is 5 to 15 time greater in sides of active termite mounds than on the surrounding soil. For abandoned mounds, this amount is only 2 to 5 more important. The  $\text{pH}_{\text{water}}$  is greater in active mounds than in both abandoned mounds and surrounding soil, which are similar. For both status (Active and Abandoned), the percentage of clay in the walls is of 40%, while the control soil only has a percentage of 17%. CEC, percentage of clay and exchangeable cations concentration decrease weakly with the distance from the mounds on the surface. However, the action by termites in depth is insignificant. Our study suggests that termites activity can influence the physical-chemical properties of soil between 5 and 10 m around a mound.

## 1. Introduction

Les forêts tropicales possèdent une grande diversité en espèces (Condit 2002; Slik *et al.* 2015) où 50% des espèces sont présentes alors que cet écosystème ne représente que 7 % des terres émergées (Dupuy, Maître, et Amsallem 1999).

Les facteurs environnementaux, et notamment le sol, peuvent être considérés comme moteurs de la diversité et de la structure des forêts ainsi que de la répartition des espèces (Gentry 1988; John *et al.* 2007; Gourlet-Fleury *et al.* 2011; Fayolle *et al.* 2012). Les termites, de par leur action sur le sol et sa formation, sont considérés comme des agents de la pédogenèse (Lobry de Bruyn & Conacher 1990; Bignell & Eggleton 2000; Bignell 2006; Orhue *et al.* 2007).

Les termites, insectes appartenant au clade *Isoptera*, comprennent plus de 2600 espèces réparties dans 281 genres et 9 familles (Kambhampati & Eggleton 2000; Engel *et al.* 2009; Krishna *et al.* 2013). Ils sont qualifiés d'*eusociaux* par l'existence de différentes castes – fertiles ou non– au sein d'une même colonie (Howard & Thorne 2011). Les termites sont principalement présents en régions tropicales et subtropicales (Lee & Wood 1971; Eggleton *et al.* 1994; Jones & Eggleton 2010) où leur biomasse peut représenter 10% de la biomasse animale totale (Wilson 2001) et 95 % de la biomasse des insectes (Watt *et al.* 1997 ; Bignell 2006).

Qualifiés d'ingénieurs du sol (Lavelle *et al.* 1997), les termites modifient leur environnement à différentes échelles spatio-temporelles (Lavelle *et al.* 2006; Bottinelli *et al.* 2015; Jouquet *et al.* 2016). Du point de vue spatial, les termites ont un effet sur le profil du sol lors du creusement de galeries et lors de l'édification de termitières (Bottinelli *et al.* 2015 ; Jouquet *et al.* 2016) qui les protègent de l'environnement extérieur (Korb 2011).

Du point de vue temporel, la genèse des termitières suit un processus dynamique dans le temps. Elle commence par l'édification d'un dôme épigé, continue avec l'agrandissement de celui-ci lors de l'augmentation de la colonie, et se termine par son abandon lorsque la colonie meurt (Grassé & Noirot 1957; Pullan 1979). La longévité des termitières peut varier de quelques semaines à vingt voire plusieurs centaines d'années selon les espèces (d'après la revue de Lobry de Bruyn & Conacher 1990). A la suite de son abandon, la termitière peut être colonisée par une autre colonie de la même espèce ou par une ou plusieurs espèces différentes, voire être complètement abandonnée (Grassé & Noirot 1957; Pullan 1979; Darlington 2012). Les propriétés physico-chimiques du sol varient au cours de ces différents stades mais peu de recherches se sont attelées à cette étude (Rückamp *et al.* 2012 ; Menichetti *et al.* 2014 ; Chen *et al.* 2018).

L'action des termites sur les propriétés physico-chimiques du sol est fonction de leur régime alimentaire. Celui-ci permet de les classer en 3 groupes principaux : les xylophages, qui se nourrissent de bois, les humivores, qui se nourrissent d'un mélange d'humus et de matières minérales et les champignonnistes qui collectent de la matière organique non décomposée dans leur environnement afin de cultiver un champignon symbiotique au sein de leur termitière et se nourrissent du digestat du champignon (Lee & Wood 1971; Bignell & Eggleton 2000; Jouquet *et al.* 2011).

Au sein des termites, le genre *Macrotermes* est considéré comme étant un grand « bioturbateur » lors de la réalisation de leurs constructions (Jouquet *et al.* 2016). En effet, ces termites peuvent remuer de 750 à 2500 kg de sol par hectare annuellement (Holt et Lepage 2000). De plus, ils sont à l'origine de la construction de larges édifices atteignant 2,5 à 5 m de hauteur, 15 à 60 m de diamètre pour un volume de 100 à 1200 m<sup>3</sup> (Grassé et Noirot 1949; Lee & Wood 1971). Ce genre joue aussi un rôle important dans le cycle du carbone et de l'azote

lors de son alimentation (Collins 1981; Bignell & Eggleton 2000; Ndiaye *et al.* 2004 ; Yamada *et al.* 2005 ; Brauman *et al.* 2015)

Le genre *Macrotermes* est principalement présent en Afrique et comporte 14 espèces de savanes et 6 espèces forestières (Eggleton 2000; Aanen & Eggleton 2005).

L'alimentation fortement carbonée de ce genre (bois, feuilles, herbacées,) pose quelques problèmes dont la difficulté de digestion de la lignocellulose (Bignell 2018) et la nécessité de développer des stratégies permettant de rééquilibrer le ratio C:N (Higashi *et al.* 1992; Eggleton & Tayasu 2001). Ce rôle est rempli par des microorganismes endosymbiotiques (Bignell 2000; Sapountzis *et al.* 2016) et par un champignon exosymbiotique, du groupe des *Termitomyces* spp. (Wood & Thomas 1989; Rouland-Lefèvre 2000). Cette exosymbiose qualifie *Macrotermes* de champignonniste.

L'influence du *Macrotermes* sur les propriétés physico-chimiques du sol au sein de leur termitière a été déjà bien étudiée en savane (Watson 1977; Arshad 1981; Maduakor *et al.* 1995 ; Jouquet *et al.* 2004 ; Mujinya *et al.* 2010 ; Seymour *et al.* 2014 ; Erens *et al.* 2015). Une des caractéristiques de ce genre est d'avoir des teneurs en carbone et en azote organique plus faibles au sein de leur termitière que dans le sol avoisinant. Cela est expliqué par le fait que les ouvriers de *Macrotermes* n'incorporent pas leurs fèces au sein des constructions (Watson 1977; Arshad 1981; Garnier-Sillam *et al.* 1989). Bien que les teneurs en matière organique soient inférieures, plusieurs travaux (Watson 1977; Ndiaye *et al.* 2004; Menichetti *et al.* 2014; Muvengwi *et al.* 2016) ont révélé des concentrations en nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ) et/ou en ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ) plus importantes dans le sol remanié par les termites que dans le sol adjacent. L'activité des termites a pour conséquence de remonter le pH mais également d'augmenter la capacité



d'échange cationique (Watson 1977; Mujinya *et al.* 2010; Seymour *et al.* 2014; Muvengwi *et al.* 2016).

Pour l'édification de leurs constructions (termitières, galeries,...), les termites utilisent des particules de faibles dimensions – principalement des argiles – qu'ils peuvent prélever à plusieurs mètres voire dizaines de mètres de profondeur (Lepage *et al.* 1974 ; Boyer 1982 ; Holt & Lepage 2000). Cette ségrégation particulière a pour conséquence de modifier la texture du sol en surface en augmentant le pourcentage d'argile (Jouquet *et al.* 2002). Les termites du genre *Macrotermes* ne se limitent pas à ériger des édifices mais participent également à l'élaboration de galeries horizontales souterraines utilisées lors de l'opération de « *foraging* » (recherche de nourriture). Bien que le réseau de galeries souterraines varie au sein de *Macrotermes* spp., celles-ci se situent généralement entre 30 et 80 cm, voire 100 cm de profondeur, et s'étalent sur une distance d'environ 10 mètres autour de la termitière (Miedema & Van Vuure 1977; Darlington 1982; Lys & Leuthold 1991).

Les études s'intéressant à l'influence des termites sur les différentes propriétés du sol comparent généralement le sol perturbé par les termites au sein de la termitière avec un sol témoin où aucune influence des termites n'est supposée (Arshad *et al.* 1988; Garnier-Sillam *et al.* 1988; Mujinya *et al.* 2010; Afolabi *et al.* 2014; Seymour *et al.* 2014), ou avec des sols situés à différentes distances (Konate *et al.* 1999). Dans certains cas, les études ne donnent pas d'information sur la distance à laquelle le témoin a été positionné par rapport à la termitière (Lobry de Bruyn & Conacher 1990). De manière générale, l'étude de l'influence bidimensionnelle (distance et profondeur) des termitières n'a que très peu été réalisée (Watson 1962; Miedema & Van Vuure 1977). Ainsi, il existe une méconnaissance sur le volume de terre réellement influencé par la présence de termites. Qui plus est, les espèces de savane

du genre *Macrotermes* ont largement été étudiées mais ce n'est pas le cas pour les espèces forestières.

Dans le cadre du projet DynAfFor (*Dynamique des Forêts d'Afrique centrale*) le site forestier de Loundoungou au nord du Congo est caractérisé par la présence de termitières géantes construites, à priori, par *Macrotermes muelleri* (Sjöstedt) (Y. Roisin, comm. pers.).

Notre travail souhaite répondre à la question : « Est-ce que l'espèce *Macrotermes muelleri*, espèce forestière présente sur le site de Loundoungou, modifie les propriétés physico-chimiques du sol ? Si oui, une estimation de l'aire d'influence des termitières de cette espèce sera menée.

Les hypothèses associées à cette question sont les suivantes : (i) l'influence des termites *M. muelleri* sur les propriétés physico-chimiques de sol décroît avec la distance par rapport à la termitière; ainsi, les teneurs en carbone organique et azote total augmentent avec la distance alors que le pH, la teneur en argile et les éléments nutritifs diminuent avec la distance; (ii) l'activité souterraine des termites contribue à modifier les propriétés physico-chimiques (augmentation de la teneur en argile, du pH, des éléments nutritifs et diminution de la matière organique) du sol dans les 80 premiers centimètres ; (iii) l'influence des termites sur les propriétés du sol est visible quand la termitière est encore active et est atténuée quand la termitière est abandonnée.

## 2. Matériels et méthodes

### 2.1 Site d'étude

Le site d'étude de Loundougou (WGS 84 : 2°22'N ; 17°43'E) se situe dans le nord de la République du Congo au sein de la concession forestière de Cib-Olam. Il fait partie des dispositifs permanents du projet *DynAffor* (Dynamique des forêts d'Afrique centrale. Voir Annexe I). Ce projet étudie l'influence de l'environnement et de l'exploitation forestière sur la dynamique de la forêt (régénération, croissance, mortalité). Le dispositif d'étude s'étend sur deux blocs de 400 hectares dans chacun desquels 2 parcelles permanentes de 9 hectares ont été délimitées (Figure 1). Notre travail s'est limité aux 4 parcelles de 9 ha.

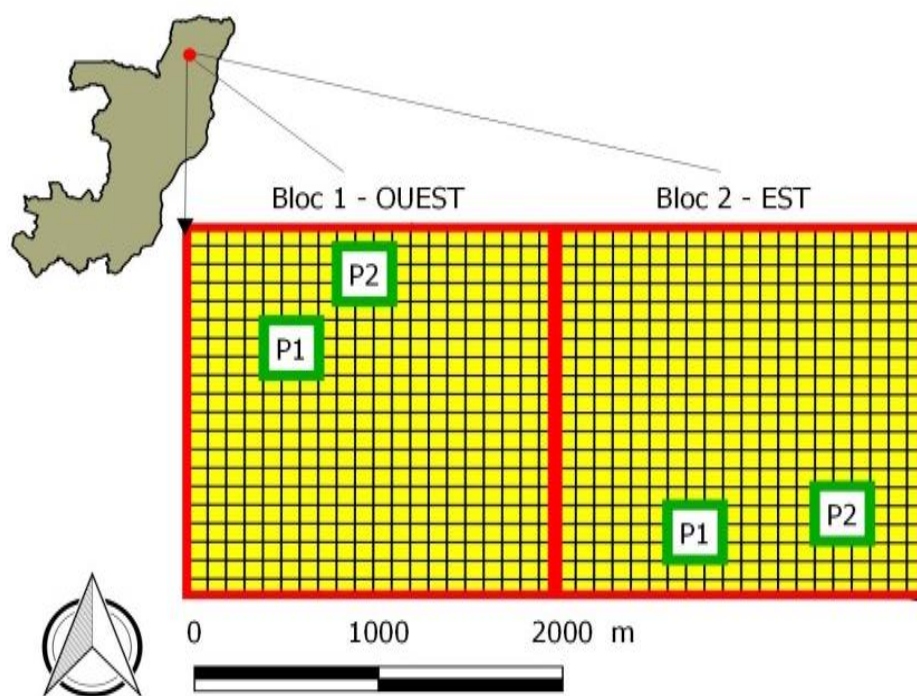


Figure 1 : Localisation du site d'étude en République du Congo. Les blocs de 400 ha sont en rouge tandis que les parcelles de 9 ha sont en vert

La végétation fait partie de l'écorégion Guinéo-congolaise et est une forêt ombrophile semi-sempervirente (White 1986; Fayolle *et al.* 2012). Le climat est de type Am –climat de mousson– selon la classification de Köppen-Geiger. Les précipitations annuelles sont

d'environ 1670 mm (Gillet 2013; Freycon 2014) avec une saison sèche marquée entre décembre et février où les précipitations mensuelles sont inférieures à 60 mm (Samba *et al.* 2008). La température moyenne annuelle est de 25,3°C à Ouesso (Samba *et al.* 2008) avec de faibles variations intra-annuelles (Vennetier 1965; Bauwens *et al.* 2017).

L'altitude varie entre 395 et 470 mètres (Freycon 2014). Le substrat géologique est constitué d'alluvions du Cénozoïque (Boulvert 1994). La zone correspond à un piedmont entre un plateau et la cuvette congolaise (Freycon 2014).

Le sol principal varie entre une texture argilo-sableuse et sablo-argileuse. Il est qualifié de *Xanthic Acrisol* –Xanthic : sol ferralitique jaune ; Acrisol : enrichissement d'argile en profondeur suite à la migration de celle-ci de la surface vers les horizons inférieurs. Ces sols possèdent une faible activité des argiles et une faible saturation des bases selon l'IUSS Working Group WRB (2015). Dans cette région, la minéralogie principale est composée de kaolinite (type 1:1), de sesquioxydes de fer et d'aluminium (Boissezon *et al.* 1969).

Le site d'étude est caractérisé par la présence de termitières épigées géantes (  $\emptyset$  : 10 m ; H : 5 m ) (Freycon 2014) a priori construites par *M. muelleri* (Roisin, communication personnelle). Les termitières sont caractérisées par la présence d'un **cône central** de terre argileuse durcie, édifié par les termites, et d'un **cône périphérique** de terre meuble qui résulterait de l'érosion du premier (Figure 2).

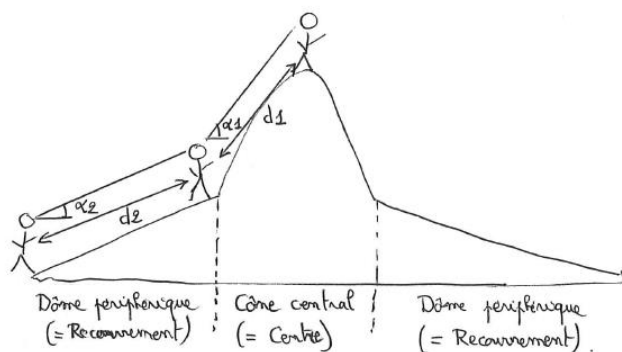


Figure 2 : Représentation schématique d'une termitière caractéristique du site de Loundoungou (Freycon *et al.* 2018)

## 2.2 Caractérisation des termitières

### 2.2.1 Localisation des termitières

Les 4 parcelles de 9 ha de Loundoungou contiennent 89 termitières. Elles avaient été spatialisées sur les fiches de terrain du pré-inventaire réalisé sur les deux blocs. Les données scannées ont constitué un document de référence pour localiser les édifices sur le terrain du bloc Ouest. Concernant le bloc Est, le document n'étant pas disponible lors de la mission, la recherche des termitières s'est reposée sur la connaissance de terrain des opérateurs.

### 2.2.2 Dimensions des termitières

Afin de caractériser les termitières selon leur taille, la hauteur ainsi que les rayons dans les quatre orientations géographiques ont été mesurés à l'aide d'un clinomètre (mesure de l'angle en %) et d'un décimètre (mesure de distance). Afin de limiter l'erreur d'estimation due à la morphologie des termitières, cette opération a été menée sur les deux types de cônes : **central** et **périphérique**. De plus, la présence d'arbres au niveau des termitières ou en dehors du cône périphérique a été notée. Le volume de chaque termitière a été estimé en utilisant la formule que Pomeroy (1976a) a proposée pour les termitières de *M. bellicosus* en savane (Équation 1).

Équation 1: estimation du volume de la termitière (Pomeroy, 1976)

$$V = 0,668 \cdot d \cdot h$$

$V$ (m <sup>3</sup> )	volume moyen
$d$ (m)	diamètre moyen
$h$ (m)	hauteur moyenne

### 2.2.3 Identification des termites et statut des termitières

Les termitières construites par *M. muelleri* ont été caractérisées selon les espèces de termites présentes au sein de l'édifice. L'identification des termites a été opérée par l'observation de critères facilement identifiables sur le terrain comme la présence éventuelle de meules, la morphologie des individus, la forme de la termitière (Deligne & De Coninck 2010; Jones, Verkerk, et Eggleton 2005) et par l'absence de soldats au sein de la colonie (Sands 1972). Les différents groupes de termites identifiés sont les espèces du groupe des champignonnistes (*Macrotermes*, *Odontotermes*, *Protermes*, ...), des humivores (*Cubitermes*, *Apilitermes*, Apicotermitinae, ...) et des xylophages (*Nasutitermes*, ...). Les illustrations utilisées permettant l'identification des termites sont présentées à l'Annexe III.

Lorsque l'observation sur le terrain ne permettait pas l'identification, une dizaine d'ouvriers et une demi-douzaine de soldats ont été recueillis au sein de chaque colonie et conservés dans de l'alcool à 96° en vue d'une identification morphologique (Bouillon et Mathot 1965). De plus, des individus des espèces humivores et de *Macrotermes* ont été prélevés et conservés dans des tubes Eppendorf remplis d'une solution saline RNA-later® afin de réaliser une analyse génomique. Les premiers résultats indiquent que l'espèce de *Macrotermes* est bien *M. muelleri*.

Comme nous n'avons pas trouvé de protocole préétabli pour définir le statut d'une termitière, nous l'avons précisé en réalisant cinq sondages à la bêche (1 au sommet et 1 à chaque point cardinal) puis en appliquant une règle de décision qui conduit à définir 3 statuts : *Actif, Recolonisé, Abandonné* (Tableau 1).

Tableau 1 : définitions et critères décisionnels utilisés afin de déterminer le statut de chaque termitière

Statut	Définition	Critères
<i>Actif</i>	Termitière construite et colonisée par <i>M. muelleri</i>	<i>Macrotermes muelleri</i> présent dans au moins 1/5 des sondages
<i>Recolonisé</i>	Termitière construite par <i>M. muelleri</i> et colonisée par un autre genre de termite	Présence de meules construites par <i>Odontotermes</i> , <i>Pseudacanthotermes</i> , <i>Protermes</i> , ET/OU présence de « plaquage » de matière organique déposé par les <i>humivores</i> à l'intérieur des anciennes chambres dans au moins 2/5 des sondages
<i>Abandonné</i>	Termitière construite par <i>M. muelleri</i> mais où aucun termite n'a été aperçu	Absence de chambres OU absence de termites à l'intérieur des chambres dans les 5 sondages

Finalement, parmi les 89 termitières étudiées, nous en avons trouvé 6 actives, 44 recolonisées et 39 abandonnées (Annexe IV).

### 2.3 Echantillonnage des termitières

Afin d'étudier l'aire d'influence des termitières sur les propriétés des sols, nous avons échantillonné 15 termitières, réparties en 5 actives, 5 recolonisées et 5 abandonnées. Nous les avons échantillonnées uniquement dans la parcelle P2 du bloc Ouest par nécessité (5 des 6 termitières actives se trouvaient dans cette parcelle) et afin que les conditions environnementales –principalement la pédologie– soient les plus homogènes possible (Figure 3). La localisation de l'ensemble des termitières du dispositif de Loundougou est présentée à Annexe VI et résumée à Annexe V.

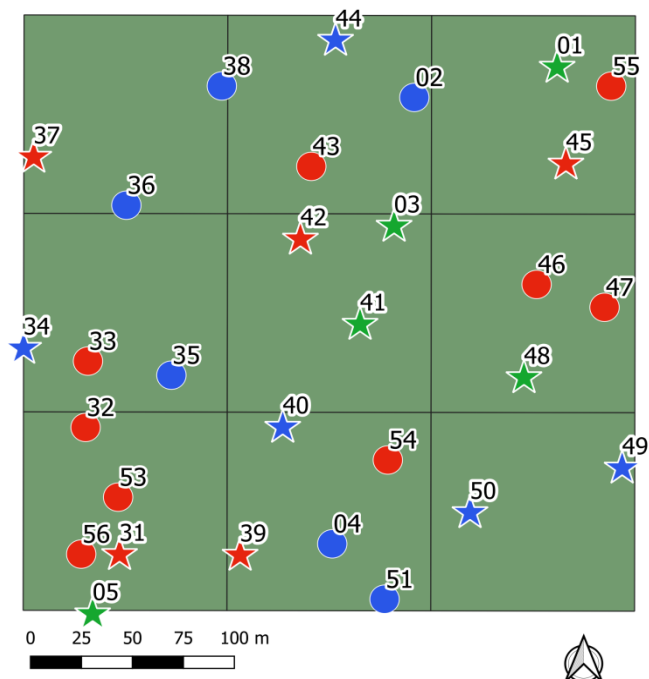


Figure 3 : Localisation des termitières de *M. muelleri* au sein de la parcelle P2 du bloc Ouest. Les étoiles ★ désignent les termitières échantillonnées et les ● désignent les termitières non-échantillonnées. Le statut *Actif* est présenté en vert, *Recolonisé* en bleu et *Abandonné* en rouge. Le numéro est l'identifiant de la termitière.

## 2.4 Influence des termites sur le sol

### 2.4.1 Prélèvement des échantillons de sol

Pour chacune des 15 termitières (5 *Actif*, 5 *Recolonisé* et 5 *Abandonné*), nous avons prélevé des échantillons à la tarière, au sein de la zone « visible » d'influence (IN) et à **3 distances** (5, 10 et 15 mètres) de la limite IN-OUT (Figure 4), et à **5 profondeurs** (0-20, 30-40, 50-60, 70-80 et 90-100 cm). Pour chaque termitière, **1** prélèvement au niveau du **dôme** central a également été opéré. Chaque échantillon est issu d'un mélange composite de 3 prélèvements distants d'environ 1 m. De plus, deux sondages témoins ont été réalisés dans les zones où l'influence de *M. muelleri* est, a priori, négligeable. Ces deux sondages sont situés respectivement à 35 m de la termitière T01 et à 38 m de la termitière T48. Au final, nous avons prélevé 325 échantillons de sol. Notons que les échantillons ont été prélevés à deux périodes, 26 échantillons en décembre 2017 (T3 : IN et 10 m ; T5 : IN, 5 et 10 m) (Freycon *et al.* 2018) et 299 échantillons entre le 7 mars et le 7 avril 2018.



L'influence des termites humivores sur les propriétés physico-chimiques, et notamment sur la teneur en matière organique, du sol peut être conséquente (Brauman *et al.* 2000 ; Donovan *et al.* 2001 ; Jouquet *et al.* 2011). Pour soustraire leur effet sur les échantillons de sol, les sondages ont été, quand cela le permettait, décalés. Dans cette situation, 72% des sondages effectués n'avaient aucune termitière humivore à proximité et 21% n'en possédaient qu'une dans un rayon de 5 m. Cette distance représente la distance maximale d'influence pour l'espèce humivore *Thoracotermes macrothorax* (Sjöstedt) (Garnier-Sillam *et al.* 1988).

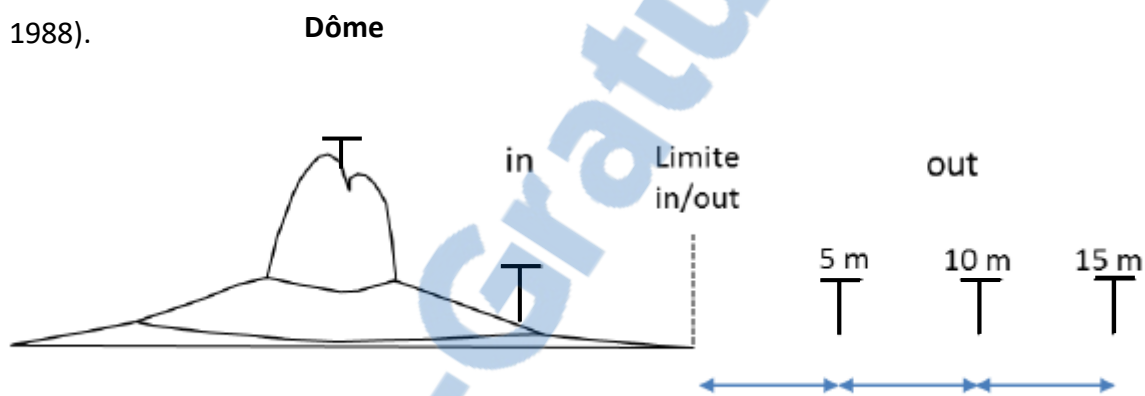


Figure 4 : dispositif expérimental utilisé afin d'étudier l'aire d'influence des termites (d'après Freycon 2018)

#### 2.4.2 Analyses en laboratoire

Initialement, 5 termitières de chaque statut devaient être analysées pour identifier l'influence des termites sur les propriétés physico-chimiques du sol. Malheureusement, par manque de moyens humains et de temps, tous les échantillons prélevés n'ont pu être analysés. Afin de répondre aux objectifs de l'étude, il a été choisi de n'analyser que les échantillons provenant de 4 termitières actives (T1, T3, T5 et T41) et de 4 termitières abandonnées (T31, T37, T39, T41) (Figure 3). Selon Menichetti *et al.* (2014) et Chen *et al.* (2018), ce sont ces deux catégories qui présentent les caractéristiques, principalement chimiques, les plus différentes.

### 2.4.3 Analyses de sol

Les échantillons ont été séchés à l'air libre et ont ensuite été tamisés à 2 mm. Les **pH<sub>eau</sub>** et **pH<sub>KCl</sub>** ont été mesurés en suivant la norme ISO 10390. La **granulométrie** a été déterminée au moyen de la méthode par sédimentation (NF X31-107). La **Capacité d'Échange Cationique** (CEC) a été mesurée au pH du sol en utilisant une solution d'extraction de BaCl<sub>2</sub> et a été analysée au moyen d'une ICP (NF X31-130). Les concentrations en **nitrate** (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) et en **ammonium** (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) ont été quantifiées par voie colorimétrique à l'aide d'un spectrophotomètre à 493 nm et 690 nm respectivement. Le **carbone organique** (COS), les **carbonates totaux** (C<sub>min</sub>) et **l'azote total** (N<sub>tot</sub>) ont été quantifiés au moyen de la méthode par combustion sèche en suivant les normes NF ISO 13878 pour l'azote, et NF ISO 10694 pour les carbones (minéral et organique). Pour ces derniers, les échantillons de sol ont été broyés à 100 µm et ont été placés dans l'analyseur CHN Carlo Erba NC 2100. Une description détaillée des différentes analyses se trouvent à l'Annexe II.

Toutes les analyses, exceptée la granulométrie, ont été réalisées sur 8 termitières (4 actives et 4 abandonnées) et sur les deux sondages témoins. Concernant l'analyse granulométrique, suite à un problème d'analyse, celle-ci n'a pu être menée que sur 3 termitières actives (T3, T5 et T41), 1 abandonnée (T37) et un seul sol témoin (Tm1).

Les analyses des formes d'azote minéral (NO<sub>3</sub><sup>-</sup> et NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) ont montré que 27 données sur 179 avaient un coefficient de variation supérieur à 75% et que 40 autres données ne disposaient pas de réplification. De plus, 27 des 178 échantillons de sol sont issus de la première campagne de prélèvements en décembre 2017 et il a été démontré que la saisonnalité peut influencer les teneurs en azote minéral au cours de l'année (Wong & Nortcliff 1995; Turner *et al.* 2013; Muvengwi *et al.* 2016). La durée entre la collecte des échantillons et leur analyse

en laboratoire est assez long ( $\pm 2$  mois pour certains). Il faut ajouter à cela le mode de conservation non-optimal par moment. Ces formes d'azotes étant très instables, les réactions enzymatiques ont certainement continué à se dérouler au cours du temps (Turner & Romero 2009; Martí *et al.* 2012). De plus, une étude comparative entre deux laboratoires, pratiquée sur dix prélèvements a montré que les teneurs obtenues par le laboratoire principal (celui ayant analysé l'ensemble des échantillons pour ces variables) étaient de 80 fois supérieures à celles obtenues par le second. Etant donné l'imprécision et l'incertitude importantes liées à ces données, il a été décidé de retirer les variables *nitrate* et *ammonium* de notre étude.

#### 2.4.4 Etude statistique

- **Présentation des variables**

In fine, 21 variables ont été mesurées sur les échantillons de sol. Ces variables sont le  $\text{pH}_{\text{eau}}$  et  $\text{pH}_{\text{KCl}}$ . Le  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Al}^{3+}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mn}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ , la **Somme cations** (S\_Cat) et la **Capacité d'échange cationique** (CEC) sont exprimés en  $\text{cmol}^+ \cdot \text{kg}^{-1}$ . Le **taux de saturation**, les différentes fractions granulométriques (**Argile** (A), **Limon Fin** (LF), **Limon Grossier** (LG), **Sable Fin** (SG) et **Sable Grossier** (SG)), les **Carbonates totaux** (Cmin), le **Carbone organique du sol** (COS) et la **Capacité au champ** (CC) sont exprimés en %. L'**Azote total** (Ntot) est exprimé en ‰. Le **ratio C/N** (C.N) a été calculé par le rapport de COS/Ntot. De plus, deux autres variables (% d'arbres de la famille des *Fabaceae* et nombre de termitières de la famille des *humivores*) ont été collectées afin d'étudier leur influence potentielle sur les teneurs en azote. Les analyses préliminaires ont montré qu'elles n'avaient aucune influence sur les propriétés du sol. Elles ont donc été retirées de l'analyse.

- **Analyse de l'influence des termitières**

Les analyses statistiques utilisées ont été réalisées au moyen du logiciel Rstudio®3.5.1 (R Core Team 2018). Tout d'abord, une Analyse en Composante Principale (ACP) a été effectuée sur l'ensemble des propriétés physico-chimiques du sol au moyen du package *FactoMineR* (Lê *et al.* 2008). Dans cette analyse, les différentes distances et profondeurs ont été considérées comme des variables quantitatives supplémentaires. De même, les sols témoins et les prélèvements au niveau du dôme ont été considérés comme individus supplémentaires.

La mesure de l'influence des termitières a été testée sur les paramètres identifiés comme prépondérants lors de l'ACP au moyen d'une analyse de la covariance sur trois facteurs : la **distance** et la **profondeur** –tous deux considérées comme facteurs fixes quantitatifs– et le **statut** des termitières, considéré comme facteur fixe qualitatif. Ce modèle a été appliqué sur l'ensemble des données des sondages à proximité de la termitière (IN, 5, 10 et 15 m) afin de tester cette influence sur un jeu de données équilibré. Les variables *profondeur* et *distance* ont été transformées en variables continues. La profondeur a été déterminée en prenant la profondeur moyenne du prélèvement (ex : horizon [30-40] devient 0,35). Concernant la distance, la position IN a été calculée en additionnant le rayon du dôme central et la moitié de la largeur du cône périphérique. Pour les trois autres distances (anciennement 5, 10 et 15m), celles-ci ont été déterminées en additionnant respectivement 5, 10 et 15 m au rayon moyen de chaque termitière. Le dôme des termitières est caractérisé par une distance nulle. Afin d'identifier une éventuelle influence des termites sur le sol à proximité du dôme, une transformation de variable a été opérée pour prendre en compte les paramètres physico-chimiques du sol témoin. Cette transformation est présentée à l'Équation

2. Le problème de répétition pour la variable granulométrie (une seule termitière abandonnée a subi cette analyse), nous contraint à tester la prédiction uniquement sur les facteurs fixes (distances et profondeurs).

Équation 2 : Construction des valeurs relatives à partir de la valeur du sol témoin

$Y_{ijkl} = \frac{X_{ijkl}}{X_{ijT}}$	$Y_{ijkl}$	Valeur relative de la variable <b>Xi</b> à la profondeur <b>j</b> et à la distance <b>k</b> de la termitière <b>I</b>
	$X_{ijkl}$	Valeur absolue de la variable <b>Xi</b> à la profondeur <b>j</b> et à la distance <b>k</b> à la termitière <b>I</b>
	$X_{ijT}$	Valeur absolue de la variable <b>Xi</b> à la profondeur <b>j</b> et pour le sol témoin <b>T</b>

A la suite de ce modèle, la distance d'influence hypothétique des termitières a été déterminée ce qui a permis de calculer la surface potentiellement influencée par ces dernières. Pour en arriver là, la surface des termitières a été calculée à partir des dimensions mesurées des termitières et à partir du référencement des arbres. Ensuite, un « *buffer* » avec la largeur trouvée à partir du modèle a été calculé.

D'après la littérature, les termites *Macrotermes* spp. ont tendance à diminuer les teneurs en COS mais à l'opposé, augmenter le pH du sol et la teneur en argile. La CEC étant dépendante de ces 3 variables (Oades *et al.* 1989 ; Sparks 1995 ; Oorts *et al.* 2003), une régression linéaire multiple, par la méthode Stepwise, a été menée sur les variables susmentionnées afin d'identifier le comportement de la CEC.

### 3. Résultats

#### 3.1 Caractérisation des termitières

##### 3.1.1 Densité

Sur les 4 parcelles de 9 ha, nous avons trouvé 89 termitières, ce qui correspond à une densité de  $2,5 (\pm 0,7)$  termitières.ha<sup>-1</sup>. La densité des termitières dans le bloc Ouest est supérieure à celle du bloc Est :  $3,0 (\pm 0,5)$  termitières.ha<sup>-1</sup> vs  $1,9 (\pm 0,4)$  termitières.ha<sup>-1</sup>.

##### 3.1.2 Statut

Parmi les 89 termitières, 7% étaient actives, 49% recolonisées et 44% abandonnées (Figure 5, Annexe IV).

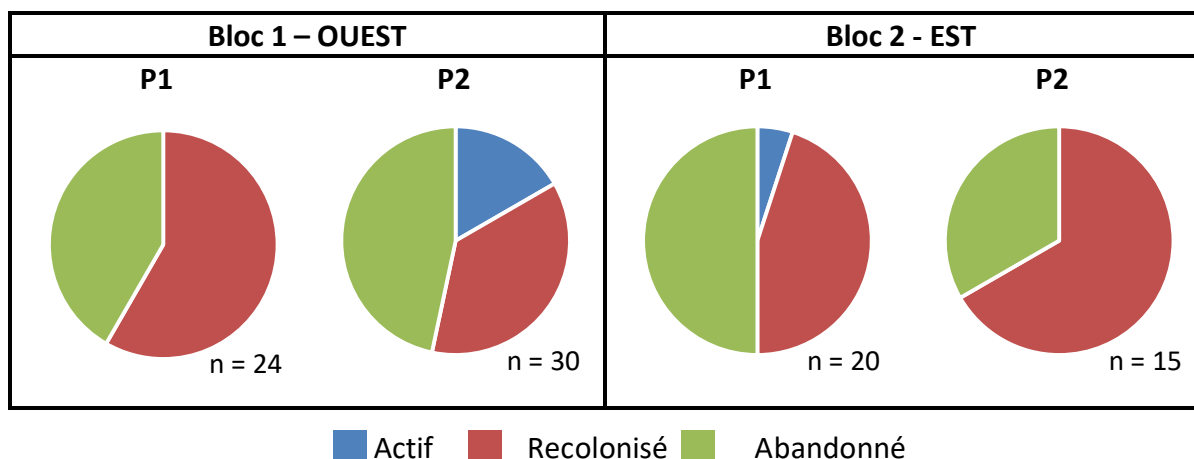


Figure 5 : proportion des différents statuts des termitières construites par *M. muelleri* au sein des 4 parcelles du dispositif *DynAffFor* à Loundoungou, République du Congo. Se reporter au Tableau 2 pour la définition des statuts.

Une certaine disparité apparaît entre les parcelles. Les termitières actives ont été trouvées seulement dans les parcelles P2 du Bloc 1 et P1 du bloc 2. Les 2 autres parcelles contiennent donc seulement des termitières abandonnées et recolonisées.

### 3.1.3 Dimensions

La caractérisation des termitières a été menée sur l'ensemble du dispositif et est résumée au sein du Tableau 2.

Tableau 2 : dimensions des termitières caractérisées sur les 4 parcelles de 9ha présentes sur le site de Loundoungou.

n= 89	Cône central		Cône Périphérique		Total	
	Moyen.	Ecart-type	Moyen.	Ecart-type	Moyen.	Ecart-type
Hauteur (m)	<b>3,4</b>	1,2	<b>0,7</b>	0,4	<b>4,1</b>	1,5
Rayon (m)	<b>6,2</b>	2,3	<b>3,8</b>	1,9	<b>10,0</b>	3,2
Volume (m <sup>3</sup> )	<b>30,0</b>	17,1	<b>10,5</b>	7,4	<b>40,5</b>	21,8

Les 89 termitières ont en moyenne une hauteur de 4,1 ( $\pm 1.5$ ) m, un rayon de 10.0 ( $\pm 3.2$ ) m et un volume de 40,5 ( $\pm 21.8$ ) m<sup>3</sup>. Les écarts-types sont généralement assez élevés pour l'ensemble des mesures. Néanmoins, ce sont les dimensions du cône central qui contribuent principalement aux dimensions totales de la termitière.

### 3.2 Relations entre les caractéristiques physico-chimiques des sols

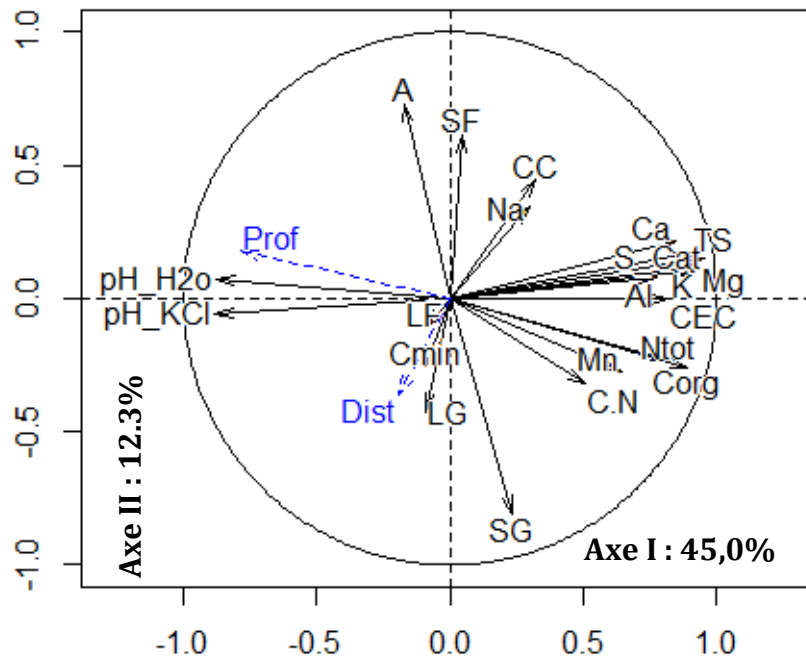


Figure 6 : Premier plan factoriel d'une ACP sur l'ensemble des termitières où toutes les analyses physico-chimiques de sol ont été opérées (4 termitières). A savoir,  $pH_{eau}$ ,  $pH_{KCl}$ , %Argile (A), %Limon Fin (LF), %Limon Grossier (LG), %Sable Fin(SF), %Sable Grossier (SG), Capacité au Champ (CC), % COS (Corg), % Azote total (Ntot), Rapport COS/Ntot (C.N), Sodium (Na), Calcium (Ca), Magnésium (Mg), Aluminium (Al), Manganèse (Mn), la Capacité d'Echange Cationique (CEC) et la Somme de Cations (S\_Cat). Celles-ci sont considérées comme variables actives (participant à la construction des axes) et sont représentées en noir. La profondeur (Prof) et les différentes distances à la termitière (Dist) sont considérées comme variables supplémentaires (ne participant pas à la construction des axes) et sont représentées en bleu.

La Figure 6 montre l'ACP de l'ensemble des variables, provenant de quatre termitières, excepté l'azote minéral pour les raisons précitées. L'axe I explique 45,0 % de l'inertie totale tandis que le second axe n'en explique que 12.3 % pour un total de 57,3 %. L'axe I est principalement corrélé aux caractéristiques chimiques du sol où les  $pH_{eau}$  et  $pH_{KCl}$  sont corrélés négativement avec la CEC et avec la teneur de certains cations ( $Ca^{+}$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $K^{+}$  et  $Al^{3+}$ ). Les éléments minéraux, l' $Al^{3+}$ , le  $Mg^{2+}$ , le  $Ca^{2+}$  et le  $K^{+}$  sont corrélés positivement entre eux. Par contre, le  $Na^{+}$  et le  $Mn^{2+}$  ne sont corrélés ni entre eux ni avec les autres éléments. L'axe II est davantage corrélé avec les caractéristiques texturales ; le pourcentage d'argile (A) et de sable



fin (SF) sont corrélés négativement avec le pourcentage de sable grossier (SG). Le carbone organique (COS) et l'azote totale (Ntot) sont également fortement corrélés entre eux.

Les axes III et IV (non-présentés) n'expliquent respectivement que 7.8 et 5.5 % de l'inertie totale. Les variables *LF* (Limon fin) et *Carbonates totaux* (Cmin) sont corrélées négativement avec l'axe III. Pour l'axe IV, toutes les variables ont un  $\cos^2$  inférieur à 0,20 et sont donc peu corrélées avec cet axe.

La Figure 6 suggère que les variables supplémentaires *Profondeur* et *Distance* sont a priori indépendantes. Les teneurs des principaux cations diminuent avec la profondeur, les pH augmentent avec la profondeur et la teneur en argile diminue avec la distance à la termitière.

### **3.3 Analyses physico-chimiques des échantillons de sol**

#### **3.3.1 Généralités**

Les variables principales, identifiées lors de l'ACP, sont présentées dans le Tableau 3. Le tableau complet se situe à l'Annexe VII.

Tableau 3 : Tableau récapitulatif des analyses principales réalisées au niveau du dôme des termitières, aux profondeurs [0-20] et [90-100] des sondages IN et 15m pour les deux statuts (*Actif* et *Abandonné*). Un sondage a également été réalisé au niveau du sol témoin. 4 termitières ont été utilisées pour chacun des statuts et 2 sondages ont été réalisés au niveau du sol témoin. Les moyennes sont présentées en GRAS, les écart-types sont en italiques. « Ns » signifie que l'écart-type n'a pas pu être calculé.

Moyen <i>Ecart-type</i>			Mn <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	K <sup>+</sup>	Ca <sup>2+</sup>	CEC	TS	pH <sub>eau</sub>	pH <sub>KCl</sub>	COS	N <sub>total</sub>	Argile
Statut	Dist.	Prof	cmol <sup>+</sup> .kg <sup>-1</sup>				%			%	‰	%	
Actif	Dôme	[0-20]	<b>0,04</b> <i>0,02</i>	<b>0,26</b> <i>0,14</i>	<b>0,36</b> <i>0,3</i>	<b>0,47</b> <i>0,26</i>	<b>2,26</b> <i>0,14</i>	<b>47,1</b> <i>21,2</i>	<b>4,6</b>	<b>3,9</b> <i>0,2</i>	<b>0,81</b> <i>0,06</i>	<b>0,66</b> <i>0,04</i>	<b>37,4</b> <i>4,8</i>
	IN	[0-20]	<b>0,01</b> <i>0,01</i>	<b>0,09</b> <i>0,04</i>	<b>0,08</b> <i>0,02</i>	<b>0,09</b> <i>0,06</i>	<b>1,95</b> <i>0,32</i>	<b>13,0</b> <i>5,0</i>	<b>4,0</b> <i>0,1</i>	<b>3,6</b> <i>0,1</i>	<b>1,37</b> <i>0,33</i>	<b>1,02</b> <i>0,23</i>	<b>27,6</b> <i>3,4</i>
		[90-100]	<b>0,00</b> <i>0,00</i>	<b>0,02</b> <i>0,01</i>	<b>0,02</b> <i>0,01</i>	<b>0,02</b> <i>0,01</i>	<b>1,49</b> <i>0,20</i>	<b>3,2</b> <i>1,5</i>	<b>4,5</b> <i>0,2</i>	<b>4,1</b> <i>0,2</i>	<b>0,30</b> <i>0,06</i>	<b>0,29</b> <i>0,05</i>	<b>34,7</b> <i>2,8</i>
	15m	[0-20]	<b>0,01</b> <i>0,01</i>	<b>0,05</b> <i>0,01</i>	<b>0,06</b> <i>0,01</i>	<b>0,04</b> <i>0,02</i>	<b>1,78</b> <i>0,27</i>	<b>8,8</b> <i>1,0</i>	<b>4,0</b> <i>0,1</i>	<b>3,7</b> <i>0,2</i>	<b>0,92</b> <i>0,54</i>	<b>0,68</b> <i>0,36</i>	<b>23,6</b> <i>5,9</i>
		[90-100]	<b>0,00</b> <i>0,00</i>	<b>0,01</b> <i>0,00</i>	<b>0,01</b> <i>0,00</i>	<b>0,01</b> <i>0,00</i>	<b>1,05</b> <i>0,04</i>	<b>2,8</b> <i>0,3</i>	<b>4,5</b> <i>0,1</i>	<b>4,1</b> <i>0,1</i>	<b>0,25</b> <i>0,03</i>	<b>0,23</b> <i>0,03</i>	<b>25,6</b> <i>5,0</i>
Aband.	Dôme	[0-20]	<b>0,02</b> <i>0,01</i>	<b>0,10</b> <i>0,05</i>	<b>0,07</b> <i>0,01</i>	<b>0,15</b> <i>0,11</i>	<b>2,12</b> <i>0,15</i>	<b>15,4</b> <i>8,4</i>	<b>4,0</b> <i>0,2</i>	<b>3,6</b> <i>0,1</i>	<b>0,65</b> <i>0,30</i>	<b>0,57</b> <i>0,25</i>	<b>40,4</b> <i>Ns</i>
	IN	[0-20]	<b>0,01</b> <i>0,01</i>	<b>0,09</b> <i>0,02</i>	<b>0,10</b> <i>0,03</i>	<b>0,08</b> <i>0,03</i>	<b>2,08</b> <i>0,22</i>	<b>13,3</b> <i>3,5</i>	<b>4,0</b> <i>0,1</i>	<b>3,6</b> <i>0,1</i>	<b>1,29</b> <i>0,19</i>	<b>0,97</b> <i>0,12</i>	<b>33,3</b> <i>Ns</i>
		[90-100]	<b>0,00</b> <i>0,01</i>	<b>0,03</b> <i>0,03</i>	<b>0,02</b> <i>0,01</i>	<b>0,01</b> <i>0,01</i>	<b>1,25</b> <i>0,13</i>	<b>5,1</b> <i>3,6</i>	<b>4,7</b> <i>0,1</i>	<b>4,2</b> <i>0,1</i>	<b>0,29</b> <i>0,05</i>	<b>0,28</b> <i>0,06</i>	<b>34,7</b> <i>Ns</i>
	15m	[0-20]	<b>0,01</b> <i>0,01</i>	<b>0,08</b> <i>0,03</i>	<b>0,08</b> <i>0,03</i>	<b>0,04</b> <i>0,01</i>	<b>1,97</b> <i>0,17</i>	<b>10,9</b> <i>3,4</i>	<b>4,0</b> <i>0,1</i>	<b>3,6</b> <i>0,1</i>	<b>1,33</b> <i>0,37</i>	<b>0,96</b> <i>0,19</i>	<b>20,7</b> <i>Ns</i>
		[90-100]	<b>0,02</b> <i>0,05</i>	<b>0,02</b> <i>0,01</i>	<b>0,04</b> <i>0,04</i>	<b>0,02</b> <i>0,02</i>	<b>1,08</b> <i>0,05</i>	<b>7,0</b> <i>6,4</i>	<b>4,7</b> <i>0,2</i>	<b>4,2</b> <i>0,1</i>	<b>0,29</b> <i>0,10</i>	<b>0,26</b> <i>0,05</i>	<b>34,7</b> <i>Ns</i>
Tem	[0-20]	<b>0,00</b> <i>0,00</i>	<b>0,05</b> <i>0,00</i>	<b>0,07</b> <i>0,00</i>	<b>0,03</b> <i>0,01</i>	<b>1,64</b> <i>0,05</i>	<b>9,0</b> <i>0,3</i>	<b>4,2</b> <i>0,0</i>	<b>3,7</b> <i>0,0</i>	<b>0,99</b> <i>0,09</i>	<b>0,70</b> <i>0,05</i>	<b>17,0</b> <i>Ns</i>	
	[90-100]	<b>0,00</b> <i>0,00</i>	<b>0,01</b> <i>0,00</i>	<b>0,01</b> <i>0,00</i>	<b>0,01</b> <i>0,00</i>	<b>1,02</b> <i>0,04</i>	<b>2,8</b> <i>0,2</i>	<b>4,8</b> <i>0,0</i>	<b>4,3</b> <i>0,0</i>	<b>0,22</b> <i>0,01</i>	<b>0,24</b> <i>0,04</i>	<b>26,9</b> <i>Ns</i>	

Le  $Mg^{2+}$ ,  $K^+$  et  $Ca^{2+}$  ont des teneurs respectivement 5,2, 5,1 et 15,7 fois plus importantes au niveau de la muraille des termitières actives qu'à la surface du sondage témoin. Bien qu'inférieure, cette accumulation est également visible pour les murailles des termitières abandonnées où les teneurs sont 2,0 et 5,0 fois supérieures pour le  $Mg^{2+}$  et le  $Ca^{2+}$  respectivement.

Le  $pH_{eau}$  de 4,6 ( $\pm 0,3$ ) du dôme des termitières actives est semblable au  $pH_{eau}$  situé en profondeur. Par contre, le pH de la muraille des termitières abandonnées, plus acide, est quant à lui semblable à celui de l'horizon de surface avec une valeur d'environ 4,0 ( $\pm 0,2$ ).

La CEC est la plus importante au niveau du dôme des termitières –sans distinction du statut– avec des valeurs moyennes comprises entre 2,12 et 2,26  $cmol^+.kg^{-1}$  et légèrement supérieures à l'horizon de surface. Le taux de saturation (TS), est 4 à 5 fois supérieur au niveau de la muraille des termitières actives par rapport à la muraille des termitières abandonnées et à l'horizon de surface. Le COS et l'azote total au sein des dômes des termitières actives et abandonnées sont plus faibles qu'à la surface du sol. Malgré l'écart-type important, ces teneurs sont moins élevées au niveau du statut abandonné.

Lors des analyses granulométriques, aucun élément grossier ( $> 2\text{ mm}$ ) n'a été recueilli. Le pourcentage de la fraction limoneuse (sable grossier et sable fin) est inférieur à 10% pour tous les échantillons

### 3.3.2 Analyses de l'influence des termitières

Les tests portant sur l'influence des termitières sur les principales variables, selon la distance (IN, 5 m, 10 m et 15 m), la profondeur et le statut sont présentés dans le Tableau 4.

Tableau 4 : Résultats du modèle linéaire mixte testant l'effet du statut, de la distance et de la profondeur sur le pH<sub>eau</sub>, le Carbone organique (COS), la Capacité d'Echange Cationique (CEC), le pourcentage d'Argile (%Argile), la somme des cations (Som\_Cat) et les principaux cations (Mg<sup>2+</sup>, Ca<sup>2+</sup> et K<sup>+</sup>). Le tiret « ns » signifie qu'il n'y a pas de différence significative du facteur sur la variable relative testée, « / » signifie que le facteur n'a pas été testé pour cette variable, \* signifie que la relation est significative ( $\alpha < 0,05$ ), \*\* hautement significative ( $\alpha < 0,01$ ) et \*\*\* très hautement significative ( $\alpha < 0,001$ ). Les chiffres correspondent à la pValeur du test.

Facteurs	pH <sub>eau</sub>	COS	CEC	%Argile	Som_Cat	Mg <sup>2+</sup>	K <sup>+</sup>	Ca <sup>2+</sup>
Statut	***	*	*	/	ns	ns	ns	***
	< 0,001	0,028	0,014		0,331	0,095	0,105	< 0,001
Prof.	ns	ns	ns	***	ns	ns	*	***
	0,214	0,421	0,706	< 0,001	0,331	0,402	0,019	< 0,001
Dist.	ns	ns	***	***	*	***	ns	**
	0,885	0,088	< 0,001	< 0,001	0,020	< 0,001	0,768	0,006
Dist.*Prof.	ns	ns	**	ns	ns	ns	ns	*
	0,493	0,612	0,007	0,754	0,485	0,211	0,115	0,021

Le Tableau 4 résume les résultats des tests analysant l'évolution des variables (pH<sub>eau</sub>, COS, CEC, % Argile, la somme des cations (Som\_Cat) et des principaux cations (Mg<sup>2+</sup>, K<sup>+</sup> et Ca<sup>2+</sup>)) des différents sondages à proximité de la termitière par rapport à l'évolution de ces mêmes variables au niveau du sol témoin. L'effet du statut est très hautement significatif sur pH<sub>eau</sub> et Ca<sup>2+</sup>, significatif sur COS et CEC. La profondeur s'est montrée très hautement significative pour la teneur en argile et Ca<sup>2+</sup> et significative pour K<sup>+</sup>. Par contre, la profondeur s'est montrée non-significative pour les autres variables. La distance a un effet significatif sur Som\_cat, hautement significatif sur Ca<sup>2+</sup> et très hautement significatif sur la CEC, la teneur en argile et le Mg<sup>2+</sup>. L'interaction entre les facteurs profondeur et distance a un effet très hautement significatif sur la variable CEC et significatif pour le Ca<sup>2+</sup>. Le facteur statut n'a pas pu être testé pour la teneur en argile car une seule termitière abandonnée a subi une analyse granulométrique.

Selon le modèle (Tableau 4), les variables  $pH_{eau}$  et COS sont influencées par le statut des termitières. Cependant, l'évolution de ces variables selon la profondeur ne permet pas d'identifier un effet du statut Figure 7. La différence de  $pH_{eau}$  (Figure 7-A) entre les deux statuts est inférieure à 0,2 unité pH et se situe préférentiellement en profondeur (Tableau 3). Les teneurs en COS en profondeurs pour les deux statuts sont similaires (de l'horizon [30-40] à [90-100])(Figure 7-B). L'évolution de COS selon la profondeur à proximité des termitières est similaire à celle présente au niveau du sol témoin. Par contre, l'horizon de surface ([0-20]) montre une grande variabilité dans les teneurs en COS pour les deux statuts. Cependant, l'évolution des teneurs en COS est constante avec la distance à la termitière (non-présenté).

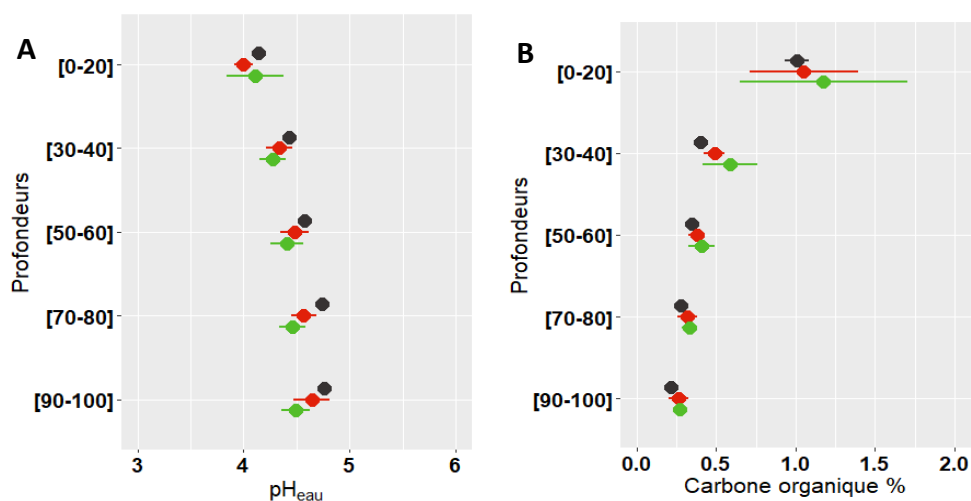


Figure 7 : comparaison de l'évolution du  $pH_{eau}$  du sol (gauche) et du % de carbone organique (droite) avec l'évolution du sol témoin le long du profil de sol. Le statut actif est présenté en vert, le statut abandonné en rouge et le sol témoin en noir. Pour les deux statuts, la moyenne a été calculée pour chaque profondeur et indépendamment de la distance (IN, 5m, 10m et 15m).

Le dôme – indépendamment du statut de la termitière – comporte environ 40% d'argile à la surface alors que le sol témoin n'en présente que 17% (Figure 8). Entre ces deux extrêmes, la fraction argileuse diminue jusque 5 m, est constante entre 5 et 10m et ré-augmente à 15 m. Le sol témoin possède une fraction argileuse semblable aux sondages à 5 et 10m. L'évolution profil textural en profondeur est similaire à celle rencontrée en surface où l'argile au sondage IN est de 35% et tourne autour de 25% pour les autres.

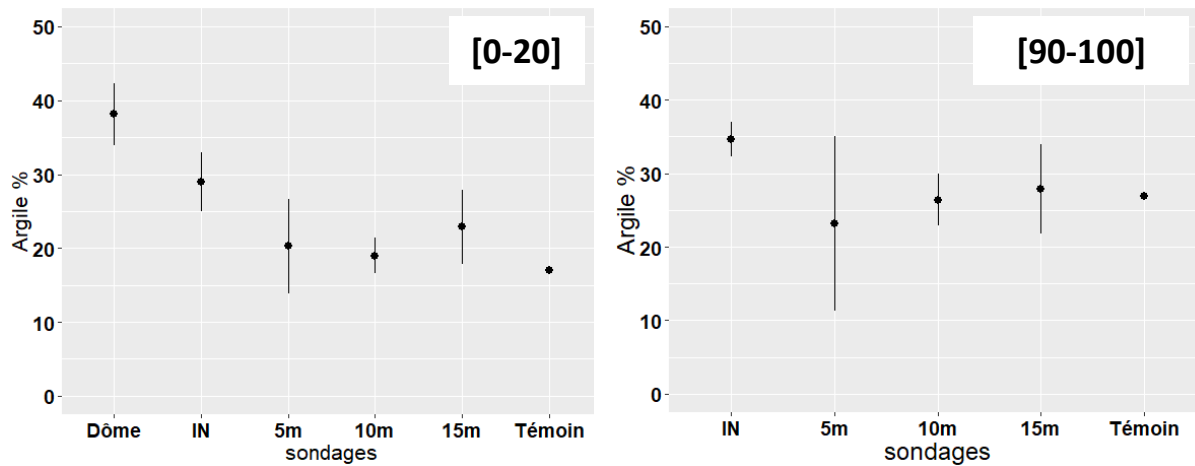


Figure 8: Profil textural des prélèvements de sol pour l'horizon de surface à [0-20] cm à gauche et l'horizon en profondeur [90-100] cm à droite. Le point symbolise la moyenne et les barres les écart-types.

L'évolution selon la profondeur de la teneur en argile diffère selon les sondages (Figure 9). Au niveau du sondage IN, les teneurs en argile sont supérieures à celles rencontrées au niveau du sol témoin. De plus, ces teneurs restent relativement constantes le long du profil passant d'environ 30% à la surface à 35% à l'horizon [90-100]. Pour les autres sondages, les teneurs en argile et leur évolution avec la profondeur sont semblables à celles rencontrées par le sol témoin.

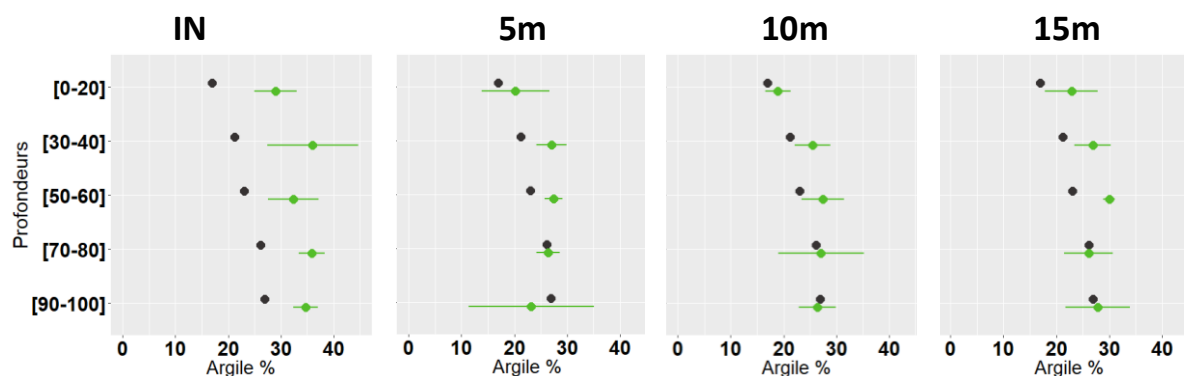


Figure 9 : Comparaison de l'évolution de la teneur en argile au sein des quatre profils de sol IN, 5, 10 et 15m avec le sol témoin. Les sondages à proximité des termitières (indifféremment du statut) sont présentés en vert et le sol témoin en noir

La somme des principaux cations diminue faiblement entre le sondage IN et la distance 10m pour remonter légèrement à 15m (Figure 10-A). L'analyse du modèle révèle que les 3 facteurs peuvent avoir des effets très hautement significatifs sur certains cations. Cependant,

la variation la plus conséquente a lieu entre le passage du dôme et sondage IN – pour les termitières actives, le  $\text{Ca}^{2+}$  passe de 0,47 à 0,9  $\text{cmol}^+.\text{kg}^{-1}$  – alors que les variations selon la profondeur et la distance évoluent de façon moindre (variation inférieure à 0,8  $\text{cmol}^+.\text{kg}^{-1}$ ) (Tableau 3).

La CEC est la plus élevée au niveau du dôme et décroît jusqu'à 10m pour enfin remonter à 15m (Figure 10-B). Le sol témoin comporte une CEC semblable à la distance de 10m. Sur le terrain, une augmentation du relief à 15m a été observée à plusieurs reprises et pourrait expliquer ce phénomène.

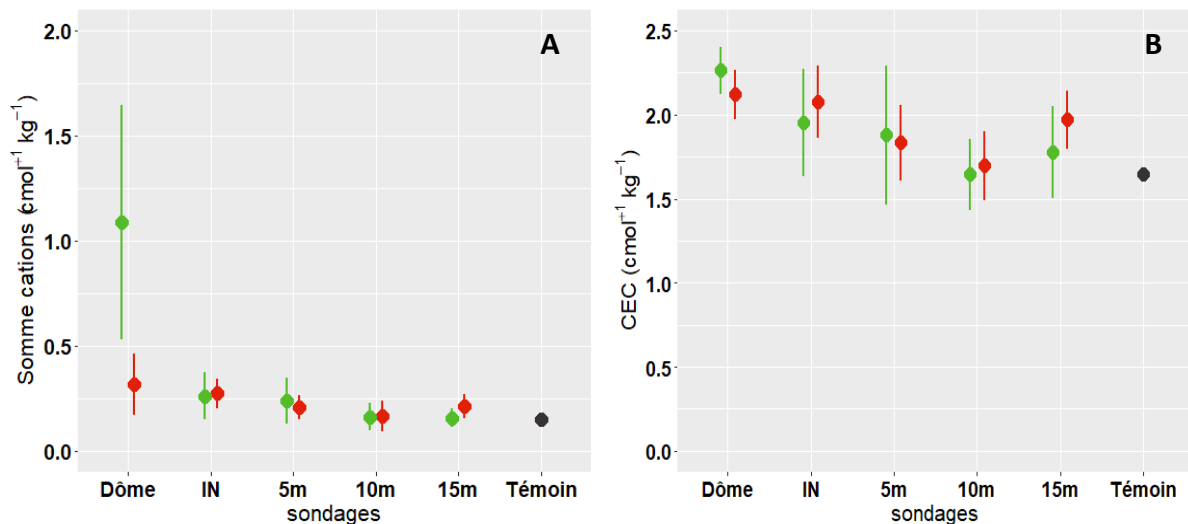


Figure 10 : Evolution de la somme des cations(gauche) et de la CEC (droite) de l'horizon de surface [0-20] en fonction de la distance (Dôme, in, 5m, 10m, 15m et le sol témoin. Le statut actif est présenté en vert, le statut abandonné en rouge et le sol témoin en noir

La CEC des statuts évolue avec la profondeur de façon similaire à celle du profil témoin. Par contre, la CEC à proximité de la termitière (Figure 11-IN) est légèrement supérieure sur tout le profil à celles mesurées aux niveaux des autres distances (Figure 11-5,10 et 15m) et au niveau du sol témoin. Une différence de la CEC entre les termitières actives et le sol témoin apparaît entre 5 et 10m tandis que l'effet des termitières abandonnées se limite au sondage situé à 5m.

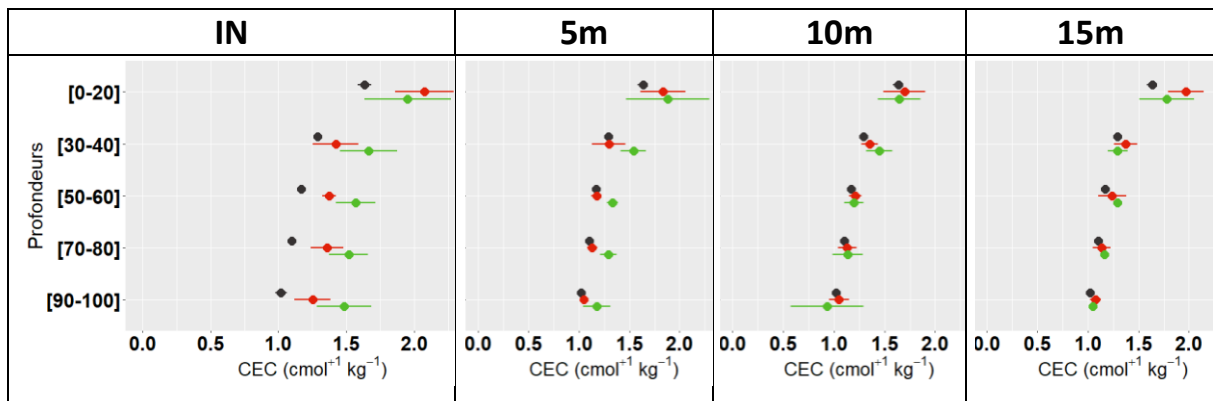


Figure 11: Comparaison de l'évolution de la CEC dans quatre profils de sol IN, 5, 10 et 15m avec le sol témoin. Le statut actif est présenté en vert, le statut abandonné en rouge et le sol témoin en noir

Au sein de la parcelle P2 du bloc Ouest, les termitières occupent 11,3 % de la surface de cette parcelle. Avec une distance maximale et hypothétique d'influence de 7,5m, la surface potentielle d'influence représente près de 30,1% de la parcelle du dispositif de 9ha.

### 3.3.3 Influence des termites sur la CEC

L'Équation 3 présente le résultat issu de la régression multiple entre la CEC et les variables explicatives  $pH_{eau}$ , COS et % Argile. Seules les deux dernières se sont révélées être très hautement significatives pour ce modèle. Cette équation possède un coefficient de détermination ( $R^2$ ) de 0,79.

Équation 3 : Equation issue de la régression linéaire multiple

$$CEC = 0,48 + 0,02 \times (\%Argile) + 0,85 \times (\%COS)$$

La régression simple entre la CEC et le COS est présentée à la Figure 12. Le coefficient de détermination ( $R^2$ ) pour cette équation du carbone est de 0,67.



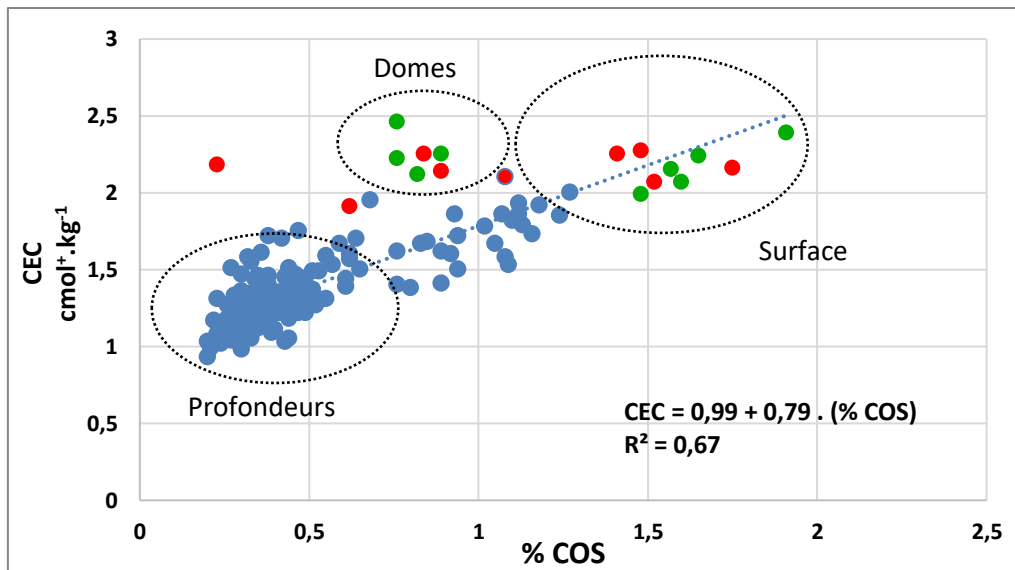


Figure 12 : Relation entre et la CEC ( $\text{cmol}^+ \cdot \text{kg}^{-1}$ ) et la teneur en COS (%)

Sur l'illustration (Figure 12), trois zones peuvent être identifiées. Tout d'abord, les prélèvements issus de la surface comportent une teneur en COS plus importante qu'en profondeur et la CEC y est plus élevée. A l'opposé, les échantillons prélevés en profondeur ont une teneur en COS plus faible avec une CEC également plus faible. Les échantillons prélevés se répartissent entre ces deux extrêmes. Concernant les dômes, ceux-ci possèdent des teneurs en COS inférieures aux horizons de surface mais leur CEC est équivalente.

## 4. Discussion

### 4.1 Caractérisation des termitières : *De très grandes termitières, mais en faible densité*

Les termitières de *M. muelleri* au sein du dispositif de Loundougou ont une densité moyenne par hectare de 2,5. Cette dernière est bien plus faible que celles de 10 à 45 termitières.ha<sup>-1</sup> qui ont été observées pour cette espèce au Gabon et en République du Congo (Grassé 1986; Rouland & Lepage 1995) en zone forestière. A Loundougou, les dimensions du dôme central de *M. muelleri* sont en moyenne de 3,4 m de hauteur et de 12 m de diamètre. Au Gabon, des édifices ayant une hauteur similaire (3.8m) ont été observées. Par contre, ces dernières possédaient un diamètre plus faible (5 m) (Grassé 1967). En République du Congo et en République centrafricaine, des termitières de *M. muelleri* de plus petites dimensions ont également été observées (maximum 2 mètres de hauteur et 1,5-2 m de diamètre)(Grassé & Noirot 1951; Garnier-Sillam *et al.* 1991). A titre de comparaison, les termitières construites par *M. falciger*, une espèce de *Macrotermes* de savane, présentent des caractéristiques semblables à celles de *M. muelleri* (densité : 2,9 (+/-0.4) termitières.ha<sup>-1</sup>, H : 4,2-5,7 m, Diamètre : 13-18m), au Katanga (Mujinya *et al.* 2014)).

La faible densité et les dimensions plus importantes des termitières pourraient être expliquées par le fait que *M. muelleri* a entrepris la construction de ses termitières là où des espèces de savane avaient déjà établi leur édifice. Plusieurs auteurs (Harris 1966; Letouzey 1968; Schwartz 1987; Lanfranchi & Schwartz 1990; Boulvert 1994; Dowsett-Lemaire 1996) évoquent que, suite à un bouleversement climatique, la savane a pu se développer au détriment de la forêt permettant ainsi l'installation d'espèces de *Macrotermes* de savane. Cette modification se serait déroulé il y a environ 20.000 ans (Maley 1987; Lanfranchi et

Schwartz 1990) Ensuite, avec le retour de conditions environnementales favorables, la forêt a pu se redévelopper et les espèces de savane ont été remplacées par des espèces forestières. Des études palynologiques ont démontré que la forêt était présente dans cette région au moins durant les 3000 dernières années (Laraque *et al.* 1997; Brncic *et al.* 2007). De ce fait, les termitières de *M. muelleri* à Loundoungou pourraient être présentes depuis plusieurs milliers d'années. L'âge d'une termitière construite par *M. falciger*, de dimensions semblables à celles de Loundoungou, a été estimé à environ 2000 ans (Erens *et al.* 2015).

Les termitières de *M. muelleri* sur le site de Loundoungou ont des dimensions plus importantes que celles énoncées, pour la même espèce, dans la littérature et cela pourrait être expliqué par l'âge important de ces termitières. De plus, la faible densité des termitières pourrait provenir de la taille importante des édifices.

#### **4.2 Statut : Faible occupation des termitières par *M. muelleri***

Entre les 4 parcelles, la proportion de termitières actives varie entre 0 et 16%, entre 33 à 50% pour les abandonnées et entre 37 et 67 % pour les recolonisées. *M. muelleri* a été peu étudié et il est par conséquent difficile de confronter nos observations à celles d'autres études antérieures. A titre de comparaison, les proportions de termitières Actives de *M. bellicosus* en Côte d'Ivoire, au Nigéria et au Sénégal sont respectivement de 3%, 60 % et 10 % (Lee & Wood 1971; Lepage 1972). De même, le pourcentage de termitières géantes colonisées par d'autres espèces varie entre 33% et 66 %. Au Kenya, selon Darlington (2012), 29 sur 34 termitières abandonnées (soit 85.3%) par *M. michaelseni* ont été recolonisées par d'autres espèces de termites. Bien que les proportions des différents statuts évoluent fortement entre les différentes parcelles de Loundoungou, celles-ci restent néanmoins en accord avec les chiffres trouvés pour d'autres espèces de *Macrotermes*.

La détermination du statut des termitières, à l'aide du protocole mis en place, est assez complexe pour différentes raisons. Tout d'abord, le nombre d'espèces de termites trouvé dépend fortement de l'effort d'échantillonnage mis en place (Jones & Eggleton 2000; Muvengwi *et al.* 2017). De ce fait, si davantage de sondages avaient été réalisés sur le terrain, certaines termitières auraient pu changer de statut et passer du statut *Abandonné* à *Recolonisé*. Ensuite, la désignation à un moment précis du statut des termitières peut être valable que très temporairement. En effet, le processus d'abandon-colonisation des populations de termites est un processus peu étudié (Roisin, communication personnelle ; Bodot 1969). Par conséquent, le statut des termitières peut évoluer rapidement d'une année à l'autre. Ainsi, Lepage rapporte que la densité de termitières actives par *M. bellicosus* a drastiquement chuté en l'espace de deux années passant de 14,3 à 0,8 termitières.ha<sup>-1</sup> (Lepage 1984). Enfin, le statut *Abandonné* désigne des termitières n'étant occupées par aucune termite. Malheureusement, ce critère englobe à la fois les termitières « fraîchement » abandonnées par *Macrotermes* mais pas encore recolonisées par d'autres espèces ou alors, des termitières ayant été abandonnées à la fois par les termites *Macrotermes* et les autres espèces.

La détermination du statut des termitières est rendue complexe par la fluctuation des populations de termites. Cette opération devrait se réaliser au moyen d'un suivi dans le temps.

### **4.3 Influence des termites sur les propriétés du sol**

#### **4.3.1 Distance : Influences concentrées au dôme des termitières**

Pour la majorité des variables mesurées, des différences importantes apparaissent entre les propriétés physico-chimiques du sol des termitières – principalement pour les actives – et celles du sol adjacent. Les teneurs en argiles, des principaux cations et, dans une moindre

mesure, la CEC étaient supérieures au niveau des dômes. Le COS et le Ntot étaient inférieurs aux teneurs en surface du sol adjacent. Alors que le pH était plus élevé pour les termitières actives et inférieur pour les termitières abandonnées par rapport au sol adjacent. Hormis pour la CEC, ces résultats ont largement été rencontrés dans la littérature (Arshad 1982; Evelyne *et al.* 1989; Garnier-Sillam *et al.* 1991; Maduakor *et al.* 1995; Abe *et al.* 2011; Seymour *et al.* 2014; Erens *et al.* 2015; Muvengwi *et al.* 2016). Pour la CEC, les valeurs au niveau du dôme peuvent être supérieures (Arshad 1982; Abe *et al.* 2011; Erens *et al.* 2015) ou légèrement inférieures (Garnier-Sillam *et al.* 1989; 1991). Les premiers concernent des études réalisées en savane sur d'autres espèces de *Macrotermes*, alors que les travaux de Garnier-Sillam *et al.* (1989, 1991) sont réalisés sur *M. muelleri* en forêt. Il est vraisemblable que le milieu mais également les espèces du genre *Macrotermes* influent sur la teneur en CEC.

D'après notre modèle, c'est l'horizon en surface qui est principalement influencé par la présence de termitières. Néanmoins, les différentes variables varient faiblement et différemment en fonction de la distance. La teneur en argile de l'horizon de surface décroît jusqu'à la distance 5m, est constante jusqu'à 10m et remonte ensuite au niveau du sondage 15m. L'augmentation en argile au niveau des 15m étonne car le sol témoin présente des caractéristiques similaires aux sondages situés à 5 et 10m. L'explication proviendrait du fait qu'au niveau du sondage 15m, on se retrouve au niveau d'une aire d'influence d'autres termitières. Le pH et le COS, en dehors du dôme, ne montrent pas d'évolution avec la distance à la termitière. Or, d'après notre modèle, une différence au moins significative a lieu entre les deux statuts pour ces variables. Aucune explication relative à l'action des termites n'a été trouvée. La seule explication plausible serait que ces différences proviendraient de variations environnementales. En effet, trois des quatre termitières actives sont proches une de l'autre

alors que les quatre abandonnées sont réparties sur l'ensemble du dispositif. Ainsi, une modification locale de facteurs environnementaux (cortège floristique, nature du sol, ...) pourrait d'avantage influencer les termitières actives que les termitières abandonnées, celles-ci étant mieux réparties. De plus, pour le pH, ces variations sont de l'ordre de 0,2 unité pH ce qui est faible pour ce type de mesure.

Les fortes concentration en cations échangeables à la surface du dôme pourraient provenir des argiles que les termites sélectionnent pour leurs constructions mais également des activités liées à leur nutrition (débris de feuilles, excréments déposés sur le plancher des chambres) (Pomeroy 1983; Garnier-Sillam 1989; Mills *et al.* 2009; Erens *et al.* 2015). Contrairement aux concentrations importantes des éléments au sein de la termitière, la face externe de la muraille possède des concentrations moindres (Abe & Wakatsuki 2010; Abe *et al.* 2011 ; Erens *et al.* 2015). Dans cette situation, c'est la face externe – la moins concentrée – qui est exportée lors de l'érosion de l'édifice. Cette particularité pourrait expliquer la transition marquée entre le dôme et la distance IN. La CEC évolue peu entre le dôme et le sol adjacent. La raison est que la CEC au niveau du dôme est principalement liée à l'activité des argiles à savoir la quantité mais aussi le type d'argile (Erens *et al.* 2015). Lors de la ségrégation particulière, les termites peuvent remonter des argiles possédant une CEC plus importante que la kaolinite, comme l'illite par exemple, produire ce type d'argile par néoformation (Boyer 1982) ou par altération des micas (Jouquet *et al.* 2002). Les résultats des analyses des propriétés physico-chimiques du sol montrent bien que l'influence des termites est principalement localisée au niveau du dôme des termitières. Par conséquent, ceux-ci peuvent être considérés, à juste titre, comme des *hot-spots* nutritifs dans un environnement pauvre (Salick *et al.* 1983 ; Seymour *et al.* 2014 ; Erens *et al.* 2015 ; Muvengwi *et al.* 2016). Dans une

moindre mesure, le profil de sol à proximité directe de la termitière (IN) peut être légèrement influencé (notamment pour la CEC et le pourcentage d'argile). Cette perturbation proviendrait de l'horizon de surface qui a légèrement été modifiée par les termites.

En résumé, l'action de termites sur les propriétés physico-chimiques du sol au niveau des termitières est avérée par rapport au sol témoin (augmentation du pH, diminution de la teneur en COS, concentration en cations échangeables, augmentation de la fraction argileuse, modification de l'origine de la CEC : %argile Vs % COS). Par contre, au-delà du dôme, seul un enrichissement en argile et à proximité de celui-ci est remarquable.

#### **4.3.2 Statut : Disparition de l'influence de *M. muelleri* après l'abandon de la termitière**

L'abandon des termitières a pour conséquence de provoquer une évolution des paramètres physico-chimiques, hormis la granulométrie et le COS, vers des valeurs similaires à celles rencontrées au niveau du sol adjacent. Le profil textural, quant à lui, est semblable entre les dômes des termitières actives et abandonnées. Les principaux cations, le taux de saturation, les teneurs en COS et en azote total sont supérieurs au niveau des premiers.

Bien que peu étudié, ces observations, sauf pour le COS, entre des termitières actives et abandonnées a déjà été décrit dans la littérature (Menichetti *et al.* 2014 ; Erens *et al.* 2015). Miedema et Van Vuure (1977) ont observé une augmentation des concentrations des principaux cations, du pH ainsi que de la CEC au sein de la termitière abandonnée par rapport à la termitière active. Cette différence pourrait être expliquée par le fait que les deux termitières qu'ils ont étudiés se situent dans des sols différents mais surtout que la termitière abandonnée est plus vieille et plus grande que la termitière active et aurait concentré plus de cations (Seymour *et al.* 2014 ; Erens *et al.* 2015).

Nos résultats montrent que les teneurs en COS et azote total sont supérieures au niveau des termitières actives par rapport aux termitières abandonnées. Cette observation est contraire à ce qui est habituellement rencontré dans la littérature (Miedema et Van Vuure 1977; Menichetti *et al.* 2014 ; Erens *et al.* 2015 ; Chen *et al.* 2018). En règle générale, lors de l'abandon de la termitière, la végétation peut s'y développer et des débris végétaux peuvent dès lors s'accumuler à la surface. Cette accumulation en surface de matière organique provoque une augmentation de la teneur en COS et une diminution du pH (Erens *et al.* 2015). D'après nos résultats, l'augmentation des teneurs en carbone au sein des termitières actives pourrait provenir de l'incorporation de salive lors de la construction de l'édifice (Stoops 1964; Grassé 1986). Les termitières abandonnées n'ayant pas d'activité, le stock de carbone ne serait plus ravitaillé par l'apport de salive, et le carbone présent auparavant aurait pu être minéralisé par les microorganismes du sol. La deuxième explication pourrait provenir du mode de prélèvement de ces échantillons au niveau des termitières actives. Tout d'abord, dans la littérature, il est mentionné que l'intérieur de la muraille des termitières possède un teneur en COS supérieure à celles de la muraille extérieure et du sol témoin (Mujinya *et al.* 2010 ; Abe & Wakatsuki 2010 ; Lelisa 2016). Lors du prélèvement des échantillons, ceux-ci formaient un bloc comportant à la fois la face interne et externe de la muraille. De ce fait, une augmentation des teneurs en COS est possible. De plus, le dôme des termitières actives, de par sa dureté, ne permettait pas l'utilisation de la tarière lors du prélèvement des échantillons. Ceux-ci ont donc été récoltés en « bloc », pouvant être assimilé à un prélèvement non-perturbé, contrairement aux échantillons des termitières abandonnées. Il est connu que la déstructuration un échantillon rend la matière organique disponible aux microorganismes, ce qui entraîne une augmentation de la minéralisation (Boone *et al.* 1999 ; Gütlein *et al.* 2016).



Lors de l'abandon des termitières, l'équilibre entre construction et érosion est rompu. Ces dernières sont alors soumises intégralement aux phénomènes d'érosion et de lixiviation (Coventry *et al.* 1988 ; Dangerfield *et al.* 1998). Toutefois, le retour à des propriétés physico-chimiques similaires à celles du sol peut prendre plusieurs décennies. Ainsi, Bonell *et al.* (1986) indiquent que 30 ans sont nécessaires à l'élimination des éléments nutritifs présents au sein d'une termitière *Amitermes vitiosus* Hill en conditions semi-aride. De son côté, Lepage (1984) a estimé qu'il fallait entre 20 et 25 ans pour éroder entièrement une termitière de *M. bellicosus* de 8 m<sup>3</sup> en Côte d'Ivoire. La concentration en éléments nutritifs par rapport au sol adjacent est d'autant plus importante que les termitières sont grandes (Seymour *et al.* 2014). Il est par conséquent légitime de penser que les termitières de Loundoungou, de par leur grande taille, conservent les traces de *M. muelleri* durant une grande période mais ont tendance à diminuer après l'abandon par les termites.

#### **4.3.3 Profondeur : Absence de perturbations en profondeurs à proximité de la termitière**

D'après les résultats de nos analyses, il n'y aurait pas d'influence des termites *M. muelleri* sur l'ensemble des variables quantifiées en profondeur. Une légère augmentation de la teneur en argile et de la CEC a été détectée au sein du profil IN par rapport au profil du sondage témoin. Nous suggérons que cette augmentation est principalement due à la proximité avec la termitière. Dans le sens où les propriétés à la surface du cône périphérique sont supérieures à celles des autres sondages. Celles-ci évoluent avec la profondeur selon un processus que l'on rencontre généralement dans les sols (Jobbágy & Jackson 2001). Ainsi, les teneurs des principaux cations (Mn<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup>, K<sup>+</sup> et Ca<sup>2+</sup>), du carbone organique et de l'azote total décroissent avec la profondeur tandis que le pH augmente. Plusieurs hypothèses peuvent être émises quant à cette observation. De plus, bien que ces galeries soient utilisées

pour ramener la nourriture lors de l'opération de *foraging*, celle-ci ne serait pas stockée de façon permanente au sein des galeries de *M. bellicosus* et *M. carbonarius* (Lys & Leuthold 1991; Inoue *et al.* 2001). D'autres recherches, sur *M. carbonarius* et *M. michaelsoni*, ont montré que des fragments de matières organiques pouvaient être trouvés momentanément dans les galeries proches de la surface juste après cette opération (Sugio 1995; Darlington 1982). Néanmoins, le comportement des *Macrotermes* spp. est différent durant cette action et il est par conséquent difficile de généraliser pour les espèces du même genre (Jmhasly & Leuthold 1999). Une seconde explication à l'absence de modification des propriétés physico-chimiques du sol en profondeur pourrait provenir du fait que la colonie se localise, a priori, dans la partie apicale des termitières de Loundoungou. Ce phénomène a déjà été observé sur des termitières géantes occupées par *M. falciger* et serait dû à la succession de colonies qui ont continué à bâtir l'édifice (Erens *et al.* 2015). Ainsi, les galeries de *M. muelleri* pourraient évoluer uniquement au niveau du cône périphérique et non en-dessous. Sur le terrain, à plusieurs reprises, nous avons surpris une opération de *foraging* en cours et à chaque fois, les termites sortaient de terre au niveau de l'interface entre le cône central et périphérique.

Bien que nous n'ayons pu déterminer la présence de galeries souterraines lors de l'étude, nos résultats montrent que les propriétés physico-chimiques du sol à proximité des termitières, évoluent de manière semblable au sondage témoin le long du profil de sol. Ainsi, ces résultats suggèrent que *M. muelleri* n'a pas d'influence sur ces propriétés en profondeur.

## 5. Conclusion

Les termitières géantes sur le site expérimental de Loundoungou sont bien occupées par l'espèce *Macrotermes muelleri* Sjöstedt. Ces termitières impressionnent par leurs grandes dimensions et leur faible densité à l'hectare. Les analyses ont démontré que l'influence de ces termites sur les propriétés du sol au niveau des termitières était plus importante lorsque la termitière était encore habitée par cette espèce. L'activité de *M. muelleri* génère des *hotspots* de fertilité à cet endroit en y concentrant les nutriments essentiels aux plantes, augmentant le pH et permettant l'établissement de CEC supérieure au sol témoin. De plus, le sol avoisinant la termitière peut être influencé par la présence de cette dernière à une distance entre 5 et 10m. Ainsi, 30% de la surface du site expérimental est potentiellement perturbée par l'activité des termites *M. muelleri*. Nous avons trouvé que cette influence se limite à l'horizon de surface et qu'elle est moins nette dans les termitières abandonnées. La difficulté de confronter nos résultats avec des études antérieures montre la nécessité d'intensifier les recherches portant sur l'étude de *M. muelleri* en forêt. Le statut des termitières peut évoluer très rapidement dans le temps, des suivis pluriannuels pourraient permettre de suivre leur dynamique et préciser en combien de temps cette influence sur les sols disparaît. De plus, lors de travaux ultérieurs, il serait opportun de développer un protocole de conservation des échantillons adapté aux conditions de terrain difficiles permettant d'analyser les variables peu stables telles que les formes d'azote minéral.

## 6. Bibliographie

- Aanen, et Eggleton. 2005. « Fungus-growing termites originated in african rain forest ». *Current Biology* 15 (9): 851-55. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.03.043>.
- Abe, et Wakatsuki. 2010. « Possible influence of termites (*Macrotermes Bellicosus*) on forms and composition of free sesquioxides in tropical soils ». *Pedobiologia* 53 (5): 301-6. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2010.02.002>.
- Abe, Watanabe, Onishi, Kotegawa, et Wakatsuki. 2011. « Nutrient storage in termite (*Macrotermes Bellicosus*) mounds and the implications for nutrient dynamics in a tropical savanna ultisol ». *Soil Science and Plant Nutrition* 57 (6): 786-95. <https://doi.org/10.1080/00380768.2011.640922>.
- Afolabi, Ezenwa, et Dauda. 2014. « Physical and chemical characteristics of mouns Materials and surrounding soil of different habitats of two termite species in Minna, Nigeria ». *Production Agriculture and Technology* 10 (2): 186-92.
- Arshad. 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 (2): 161-74.
- Arshad. 1982. « Influence of the termite *Macrotermes michaelseni* (Sjöstedt) on soil fertility and vegetation in a semi-arid savannah ecosystem ». *Agro-Ecosystems* 8 (1): 47-58. [https://doi.org/10.1016/0304-3746\(82\)90014-2](https://doi.org/10.1016/0304-3746(82)90014-2).
- Arshad, Schnitzer, et Preston. 1988. « Characterization of humic acids from termite mounds and surrounding soils, Kenya ». *Geoderma* 42 (3-4): 213-25. [https://doi.org/10.1016/0016-7061\(88\)90002-X](https://doi.org/10.1016/0016-7061(88)90002-X).
- Bauwens, Fayolle, Gourlet-Fleury, Ndjele, Mengal, et Lejeune. 2017. « Terrestrial photogrammetry: a non-destructive method for modelling irregularly shaped tropical tree trunks ». *Methods in Ecology and Evolution* 8: 460-71.
- Bignell. 2000. « Introduction to symbiosis ». In *Termites : evolution, sociality, symbioses, ecology*, par Abe, Bignell, et Higashi. Dordrecht: Springer.
- Bignell. 2006. « Termites as soil engineers and soil processors ». In *intestinal microorganisms of termites and other invertebrates*, édité par Helmut König et A. Varma, 183-212. Soil Biology 6. Berlin ; New York: Springer.
- Bignell. 2018. « Wood-feeding termites ». In *saproxyllic insects : diversity, ecology and conservation*, édité par Michael D. Ulyshen, 1:339-73. Cham: Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-75937-1\\_11](https://doi.org/10.1007/978-3-319-75937-1_11).
- Bignell et Eggleton. 2000. « Termites in ecosystems ». In *Termites : evolution, sociability, symbiose, ecology*, par Takuya Abe, David E. Bignell, et Masahiko Higashi, 363-88. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Bodot. 1969. « Composition des colonies de termites: Ses fluctuations au cours du temps ». *Insectes Sociaux* 16 (1): 39-53. <https://doi.org/10.1007/BF02224461>.
- Boissezon, Martin, Gras, et Laidet. 1969. « Les sols au Congo ». Atlas du Congo. Paris: ORSTOM. <http://www.documentation.ird.fr/hor/fdi:05197-B>.
- Bonell, Conventry, et Holt. 1986. « Erosion of termite mounds under natural rainfall in semiarid tropical Northeastern Australia ». *Catena* 13: 11-28.

- Boone, Grigal, Sollins, Ahrens, et Armstrong. 1999. « Soil sampling, preparation, archiving, and quality control ». In *Standard soil methods for long-term ecological research*, édité par G. P. Robertson, D. C. Coleman, C.S. Bledsoe, et P. Sollins. Long-term ecological research network series 2. New York: Oxford University Press.
- Bottinelli, Jouquet, Capowiez, Podwojewski, Grimaldi, et Peng. 2015. « Why is the influence of soil macrofauna on soil structure only considered by soil ecologists? » *Soil and Tillage Research* 146 (mars): 118-24. <https://doi.org/10.1016/j.still.2014.01.007>.
- Bouillon et Mathot. 1965. *Quel est ce termite africain ?* Ed. de l'Université. Zooleo 1. Léopoldville, Congo Belge.
- Boulvert. 1994. « Répartition en centrafricaine et exigences écologiques des trois principales espèces de termites érigeant des édifices dits termitières géantes, cathédrales ou champignons ». *Cahier de l'ORSTOM*, n° 125: 1501-9.
- Boyer. 1982. « Quelques aspects de l'action des termites du sol sur les argiles ». *Clay Minerals* 17 (4): 453-62. <https://doi.org/10.1180/claymin.1982.017.4.08>.
- Brauman, Bignell, et Tayasu. 2000. « Soil-feeding termites: biology, microbial associations and digestive mechanisms ». In *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*, édité par Abe, Bignell, et Higashi, 233-59. Dordrecht: Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-3223-9\\_11](https://doi.org/10.1007/978-94-017-3223-9_11).
- Brauman, Majeed, Buatois, Robert, Pablo, et Miambi. 2015. « Nitrous oxide (N<sub>2</sub>O) emissions by termites: does the feeding guild matter? » Édité par John M. Senko. *PLOS ONE* 10 (12): e0144340. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0144340>.
- Brcnic, Willis, Harris, et Washington. 2007. « Culture or Climate? The relative influences of past processes on the composition of the lowland congo rainforest ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362 (1478): 229-42. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1982>.
- Chen, Liu, Wu, et Jiang. 2018. « Spatio-temporal variations of carbon and nitrogen in biogenic structures of two fungus-growing termites (*M. Annandalei* and *O. Yunnanensis*) in the Xishuangbanna Region ». *Soil Biology and Biochemistry* 117 (février): 125-34. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.11.018>.
- Cirad, 2014. Description du projet Dynaffor. <https://www.dynaffor.org/projet> consulté en ligne le 15/06/2018
- Collins. 1981. « The role of termites in the decomposition of wood and leaf litter in the southern guinea savanna of Nigeria ». *Oecologia* 51 (3): 389-99. <https://doi.org/10.1007/BF00540911>.
- Condit. 2002. « Beta-diversity in tropical forest trees ». *Science* 295 (5555): 666-69. <https://doi.org/10.1126/science.1066854>.
- Coventry, Holt et Sinclair. 1988. « Nutrient cycling by mound building termites in low fertility soils of semi-arid tropical Australia ». *Australian Journal of Soil Research* 26 (2): 375. <https://doi.org/10.1071/SR9880375>.
- Dangerfield, Mccarthy et Ellery. 1998. « The mound-building termite *Macrotermes michaelseni* as an ecosystem engineer ». *Journal of Tropical Ecology* 14 (4): 507-20. <https://doi.org/10.1017/S0266467498000364>.
- Darlington. 2012. « Termites (Isoptera) as secondary occupants in mounds of *Macrotermes michaelseni* (Sjöstedt) in Kenya ». *Insectes Sociaux* 59 (2): 159-65. <https://doi.org/10.1007/s00040-011-0199-1>.

- Darlington. 1982. « The underground passages and storage pits used in foraging by a nest of the termite *Macrotermes michaelseni* in Kajiado, Kenya ». *Journal of Zoology* 198 (2): 237-47. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1982.tb02073.x>.
- Deligne et De Coninck. 2010. « Les collections de nids de termites (Isoptera) du musée royal de l'Afrique centrale ». *Bulletin S.R.B.E./K.B.V.E* 146: 139-50.
- Donovan, Eggleton, Dubbin, Batchelder, et Dibog. 2001. « The effect of a soil-feeding termite, *Cubitermes fungifaber* (Isoptera: Termitidae) on soil properties: termites may be an important source of soil microhabitat heterogeneity in tropical forests ». *Pedobiologia* 45 (1): 1-11. <https://doi.org/10.1078/0031-4056-00063>.
- Dowsett-Lemaire. 1996. « Composition et évolution de la végétation forestière au Parc National d'Odzala, Congo ». *Bulletin Du Jardin Botanique National de Belgique / Bulletin van de National Plantentuin van België* 65 (3/4): 253. <https://doi.org/10.2307/3668453>.
- Dupuy, Maître, et Amsellem. 1999. « Techniques de gestion des écosystèmes forestiers tropicaux : état de l'art ». Rome: FAO Forestry Policy and Planning Division. <http://www.fao.org/docrep/003/x4130f/x4130f00.htm>.
- Eggleton. 2000. « Global patterns of termite diversity ». In *Termites : evolution, sociality, symbioses, ecology*, par Abe, Bignell, et Higashi, 25-51. Kluwer Academic Publishers.
- Eggleton et Tayasu. 2001. « Feeding groups, lifetypes and the global ecology of termites ». *Ecological Research* 16 (5): 941-60. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2001.00444.x>.
- Eggleton, Williams, et Gaston. 1994. « Explaining global termite diversity: productivity or history? » *Biodiversity and Conservation* 3 (4): 318-30. <https://doi.org/10.1007/BF00056505>.
- Engel, Grimaldi et Krishna. 2009. « Termites (Isoptera): their phylogeny, classification, and rise to ecological dominance ». *American Museum Novitates* 3650: 1-27. <https://doi.org/10.1206/651.1>.
- Erens, Boudin, Mees, Mujinya, Baert, Van Strydonck, Boeckx, et Van Ranst. 2015. « The age of large termite mounds—radiocarbon dating of *Macrotermes falciger* mounds of the Miombo woodland of Katanga, DR Congo ». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 435 (octobre): 265-71. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.06.017>.
- Erens, Mujinya, Mees, Baert, Boeckx, Malaisse, et Van Ranst. 2015. « The origin and implications of variations in soil-related properties within *Macrotermes Falciger* Mounds ». *Geoderma* 249-250 (juillet): 40-50. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.03.003>.
- Fayolle, Engelbrecht, Freycon, Mortier, Swaine, Réjou-Méchain, Doucet, Fauvet, Cornu, et Gourlet-Fleury. 2012. « Geological substrates shape tree species and trait distributions in African moist forests ». Édité par Cahill. *PLoS ONE* 7 (8): e42381. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042381>.
- Freycon. 2014. « Caractérisation des sols de Loundoungou et de Mokabi (Congo), Rapport de mission DynAfFor, 2 au 24 avril 2014 ». CIRAD.
- Freycon, Roisin, Bousserhine, Forni, et Gourlet-Fleury. 2018. « Caractérisation des termitières de Loundoungou et de Mokabi (Congo). Préparation de stages sur les relations termitières-sols. Rapport de mission DynAfFor, 29 nov. au 14 décembre 2017 ». CIRAD.
- Garnier-Sillam, Braudeau, et Tessier. 1991. « Rôle des termites sur le spectre poral des sols forestiers tropicaux. Cas de *Thoracotermes macrothorax* Sjöstedt (Termitinae) et de *Macrotermes mülleri* (Sjöstedt) (Macrotermitinae) ». *Insectes Sociaux*, n° 38: 397-412.

- Garnier-Sillam, Toutain, Villemin, et Renoux. 1988. « Transformation de la matière organique végétale sous l'action du termite *Macrotermes mülleri* (Sjöstedt) et de son champignon symbiotique ». *Canadian Journal of Microbiology* 34 (11): 1247-55. <https://doi.org/10.1139/m88-219>.
- Garnier-Sillam. 1989. « The pedological role fungus-growing termites (Termitidae: Macrotermitinae) in tropical environments, with special to *Macrotermes muelleri* ». *Sociobiology* 15 (2): 181-96.
- Garnier-Sillam, Renoux, et Toutain. 1989. « Les composés humiques des termitières de *Thoracotermes macrothorax* (Humivore) et de *Macrotermes mülleri* (Champignoniste) ». *Soil Biology and Biochemistry* 21 (4): 499-505.
- Garnier-Sillam, Toutain, et Renoux. 1988. « Comparaison de l'influence de deux termitières (humivore champignoniste) sur la stabilité structurale des sols forestiers tropicaux ». *Pedobiologia* 32: 89-97.
- Gentry. 1988. « Changes in Plant Community Diversity and Floristic Composition on Environmental and Geographical Gradients ». *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75 (1): 1. <https://doi.org/10.2307/2399464>.
- Gillet. 2013. « Les forêts à Marantaceae au sein de la mosaïque forestière du nord de la République du Congo : origines et modalités de gestion ». Université de Liège - Gembloux Agro-Bio Tech.
- Gourlet-Fleury, Rossi, Rejou-Mechain, Freycon, Fayolle, Saint-André, Cornu, et al. 2011. « Environmental filtering of dense-wooded species controls above-ground biomass stored in African moist forests : environmental filtering and tree biomass ». *Journal of Ecology* 99 (4): 981-90. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01829.x>.
- Grassé. 1967. « Nouvelles expériences sur le termite de Müller (*Macrotermes mülleri*) et considération sur la théorie de la stigmergie ». *Insectes Sociaux* XIV (1): 73-102.
- Grassé. 1986. *Termitologia, Tome III : comportement, socialité, écologie, évolution, systématique*. Paris: Masson.
- Grassé et Noirot. 1949. « Les termitières géantes de l' Afrique Equatoriale ». *Comptes rendus de l'académie des sciences* 228: 727-30.
- Grassé et Noirot. 1951. « Nouvelles recherches sur la biologie de divers termites champignonistes (Macrotermitinae) ». *Annales des sciences naturelles . Zoologie* 11° Série (XIII): 291-342.
- Grassé et Noirot. 1957. « La genèse et l'évolution des termitières géantes en Afrique équatoriale française ». *Comptes rendus de l'académie des sciences* 244: 974-79.
- Gütlein, Dannenmann, et Kiese. 2016. « Gross nitrogen turnover rates of a tropical lower montane forest soil: impacts of sample preparation and storage ». *Soil Biology and Biochemistry* 95: 8-10. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.12.002>.
- Harris. 1966. « The role of termites in tropical forestry ». *Insectes Sociaux* 13 (4): 255-65. <https://doi.org/10.1007/BF02222385>.
- Higashi, Abe, et Burns. 1992. « Carbon-nitrogen balance and termite ecology ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 249 (1326): 303-8. <https://doi.org/10.1098/rspb.1992.0119>.
- Holt et Lepage. 2000. « Termites and soils properties ». In *Termites : evolution, sociality, symbioses, ecology*, par Abe, Bignell, et Higashi, 389-408. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.

- Howard et Thorne. 2011. « Eusocial evolution in termites and Hymenoptera ». In *Biology of termites : a modern synthesis*, par David E. Bignell, Yves Roisin, et Nathan Lo, 97-132. London, New York: Springer.
- Inoue, Kirtibutr et Abe. 2001. « Underground passage system of *Macrotermes carbonarius* (Isoptera, Termitidae) in a dry evergreen forest of northeast Thailand ». *Insectes Sociaux* 48 (4): 372-77. <https://doi.org/10.1007/PL00001794>.
- IUSS Working Group WRB. 2015. « World Reference Base for Soil Resources 2014, Update 2015 International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps. » World Soil Resources Reports N°106. Rome: FAO.
- Jmhasly et Leuthold. 1999. « The system of underground passages in *Macrotermes subhyalinus* and comparison of laboratory bioassays to field evidence of intraspecific encounters in *M. subhyalinus* and *M. bellicosus* (Isoptera, Termitidae) ». *Insectes Sociaux* 46 (4): 332-40. <https://doi.org/10.1007/s000400050154>.
- Jobbágy et Jackson. 2001. « The distribution of soil nutrients with depth: global patterns and the imprint of plants ». *Biogeochemistry*, n° 53: 51-77.
- John, Dalling, Harms, Yavitt, Stallard, Mirabello, Hubbell, et al. 2007. « Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 (3): 864-69. <https://doi.org/10.1073/pnas.0604666104>.
- Jones et Eggleton. 2000. « Sampling termite assemblages in tropical forests: testing a rapid biodiversity assessment protocol ». *Journal of Applied Ecology* 37 (1): 191-203. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2000.00464.x>.
- Jones et Eggleton. 2010. « Global Biogeography of termites: a compilation of sources ». In *Biology of termites : a modern synthesis*, par David E. Bignell, Yves Roisin, et Nathan Lo, 477-98. Springer.
- Jones, Verkerk, et Eggleton. 2005. « Methods for sampling termites ». In *Insect sampling in forest ecosystems*, par Simon Leather, 221-53. Victoria, Australia: Blackwell.
- Jouquet, Lepage, et Velde. 2002. « Termite soil preferences and particle selections: strategies related to ecological requirements ». *Insectes Sociaux* 49 (1): 1-7. <https://doi.org/10.1007/s00040-002-8269-z>.
- Jouquet, Mamou, Lepage et Velde. 2002. « Effect of termites on clay minerals in tropical soils: Fungus-growing termites as weathering agents ». *European Journal of Soil Science* 53 (4): 521-28. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.2002.00492.x>.
- Jouquet, Bottinelli, Bourguignon, Traoré et Abbasi. 2016. « Termites: The neglected soil engineers of tropical soils ». *Soil Science* 181 (3/4): 157-65. <https://doi.org/10.1097/SS.0000000000000119>.
- Jouquet, Tessier, et Lepage. 2004. « The soil structural stability of termite nests: Role of Clays in *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Macrotermitinae) Mound Soils ». *European Journal of Soil Biology* 40 (1): 23-29. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2004.01.006>.
- Jouquet, Traoré, Choosai, Hartmann, et Bignell. 2011. « Influence of termites on ecosystem functioning. ecosystem services provided by termites ». *European Journal of Soil Biology* 47 (4): 215-22. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2011.05.005>.
- Kambhampati et Eggleton. 2000. « Taxonomy and phylogeny of termites ». In *Termites: evolution, sociality, symbiosis, ecology*, par Abe, Bignell, et Higashi, 1-23. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Konate, Tessier et Lepage. 1999. « Influence of large termitaria on soil characteristics, soil water regime, and tree leaf shedding pattern in a west african savanna ». *Plant and Soil*, n° 206: 47-60.



- Korb. 2011. « Termite mound architecture, from function to construction ». In *Biology of termites: A modern synthesis*, par Bignell, Roisin et Lo, 349-74. Springer.
- Krishna, Grimaldi, Krishna, et Engel. 2013. « Treatise on the Isoptera of the World : 1. Introduction ». *Bulletin of the American museum of natural history* 1 (377): 2704.
- Lanfranchi et Schwartz. 1990. *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*. Collection Didactiques. Paris: Editions de l'ORSTOM.
- Laraque, Pouyaud, Chaffaut, Moutsambote, Maziezoula, Censier, Albouy, et al. 1997. « Reconnaissance scientifique du lac Télé (Nord- Congo) - Premiers résultats et interprétations ». *C.R. Acad. Sci. Paris, Science de la terre et des planètes* 325: 49-56.
- Lavelle, Bignell, Lepage, Wolters, Roger, Ineson, Heal et Dhillon. 1997. « Soil function in a changing World: The role of invertebrate ecosystem engineers ». *European Journal of Soil Biology* 33 (4): 159-93.
- Lavelle, Decaëns, Aubert, Barot, Blouin, Bureau, Margerie, Mora, et Rossi. 2006. « Soil invertebrates and ecosystem services ». *European Journal of Soil Biology* 42: S3-15. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2006.10.002>.
- Lê, Josse, et Husson. 2008. « **FactoMineR** : An R package for multivariate analysis ». *Journal of Statistical Software* 25 (1). <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>.
- Lee et Wood. 1971. *Termites and soils*. London, New York: Academic Press.
- Lelisa Deke. 2016. « Soil physic-chemical properties in termite mounds and adjacent control soil in Miyo and Yabello districts of borana zone, Southern Ethiopia ». *American Journal of Agriculture and Forestry* 4 (4): 69. <https://doi.org/10.11648/j.ajaf.20160404.11>.
- Lepage. 1984. « Distribution, density and evolution of *Macrotermes bellicosus* nest (Isoptera : Macrotermitinae) in the North-East of Ivory Coast ». *Journal of Animal Ecology* 53 (1): 107-17.
- Lepage, Morel et Resplandino. 1974. « Découverte de galeries de termites atteignant la nappe phréatique profonde dans le nord du Sénégal ». *Comptes rendus de l'académie des sciences*, n° 278: 1855-59.
- Lepage. 1972. « Données préliminaires sur l'écologie des termites ». *Revue d'écologie appliquée* 26: 325-472.
- Letouzey. 1968. *Etude phytogéographique du Cameroun*. Paris: Paul Chevalier.
- Lobry de Bruyn et Conacher. 1990. « The Role of Termites and Ants in Soil Modification : A Review ». *Australian Journal of Soil Research* 28: 55-93. <https://doi.org/10.1071/SR9900055>.
- Lys et Leuthold. 1991. « Morphology of the gallery system around the nest and gallery development under experimental conditions in the termite *Macrotermes bellicosus* (Smeathman) ». *Insectes Sociaux* 38 (1): 63-76. <https://doi.org/10.1007/BF01242714>.
- Maduakor, Okere, et Onyeaunforo. 1995. « Termite mounds in relation to the surrounding soils in the forest and derived savanna zones of southeastern Nigeria ». *Biology and Fertility of Soils* 20 (3): 157-62. <https://doi.org/10.1007/BF00336552>.
- Maley. 1987. « Fragmentation de la forêt dense humide ouest-africaine et extension d'une végétation montagnarde à basse altitude au Quaternaire récent : implications paléoclimatiques et biogéographiques ». *Géodynamique* 2 (2): 127-60.
- Martí, Càliz, Montserrat, Garau, Cruañas, Vila, et Sierra. 2012. « Air-Drying, cooling and freezing for soil sample storage affects the activity and the microbial communities from two mediterranean soils ». *Geomicrobiology Journal* 29 (2): 151-60. <https://doi.org/10.1080/01490451.2010.530341>.

- Menichetti, Landi, Nannipieri, Katterer, Kirchmann et Renella. 2014. « Chemical properties and biochemical activity of colonized and abandoned litter-feeding termite (*Macrotermes* Spp.) mounds in chromic cambisol area on the borana plateau, Ethiopia ». *Pedosphere* 24 (3): 399-407. [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(14\)60026-6](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(14)60026-6).
- Miedema, et Van Vuure. 1977. « The morphological, physical and chemical properties of two mounds of *Macrotermes bellicosus* (Smeathman) compared with surrounding soils in Sierra Leone ». *Journal of Soil Science* 28 (1): 112-24. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1977.tb02300.x>.
- Mills, Milewski, Fey, Groengroeft, et Petersen. 2009. « Fungus culturing, nutrient mining and geophagy: A geochemical investigation of *Macrotermes* and *Trinervitermes* mounds in Southern Africa ». *Journal of Zoology* 278 (1): 24-35. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00544.x>.
- Mujinya, Adam, Mees, Bogaert, Vranken, Erens, Baert, Ngongo, et Van Ranst. 2014. « Spatial patterns and morphology of termite (*Macrotermes falciger*) mounds in the upper Katanga, D.R. Congo ». *CATENA* 114 (mars): 97-106. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2013.10.015>.
- Mujinya, Van Ranst, Verdoodt, Baert, et Ngongo. 2010. « Termite bioturbation effects on electro-chemical properties of ferralsols in the Upper Katanga (D.R. Congo) ». *Geoderma* 158 (3-4): 233-41. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2010.04.033>.
- Muvengwi, Mbiba, Ndagurwa, Nyamadzawo, et Nhokovedzo. 2017. « Termite diversity along a land use intensification gradient in a Semi-Arid savanna ». *Journal of Insect Conservation* 21 (5-6): 801-12. <https://doi.org/10.1007/s10841-017-0019-7>.
- Muvengwi, Ndagurwa, Nyenda et Mbiba. 2016. « Nutrient dynamics and plant assemblages of *Macrotermes falciger* mounds in a savanna ecosystem ». *Acta Oecologica* 76: 13-21. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2016.08.004>.
- Ndiaye, Lepage, Sall et Brauman. 2004. « Nitrogen transformations associated with termite biogenic structures in a dry savanna ecosystem ». *Plant and Soil* 265 (1-2): 189-96. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-0892-9>.
- Oades, Gilman, Uehara, Hue, Van Noordwijk, Robertson et Wada. 1989. « Interactions of soil organic matter and variable-charge clays ». In *Dynamics of soil organic matter in tropical ecosystem*, édité par Coleman, Oades, et Uehara, 69-95. University of Hawaii.
- Oorts, Vanlauwe, et Merckx. 2003. « Cation exchange capacities of soil organic matter fractions in a ferric lixisol with different organic matter inputs ». *Agriculture, Ecosystems & Environment* 100 (2-3): 161-71. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(03\)00190-7](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(03)00190-7).
- Orhue Ehi, Uzu Ogonnaya et Osaigbovo Ulamen. 2007. « Influence of activities of termites on some physical and chemical properties of soils under different land use patterns: a review ». *International Journal of Soil Science* 2 (1): 1-14.
- Pomeroy. 1976. « Studies on a population of large termite mounds in Uganda ». *Ecological Entomology* 1 (1): 49-61. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1976.tb01204.x>.
- Pomeroy. 1983. « Some effects of mound-building termites on the soils of a semi-arid area of Kenya ». *Journal of Soil Science* 34 (3): 555-70. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1983.tb01055.x>.
- Pullan. 1979. « Termite hills in Africa: their characteristics and evolution ». *Catena* 6: 267-91.
- R Core Team. 2018. *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org>.

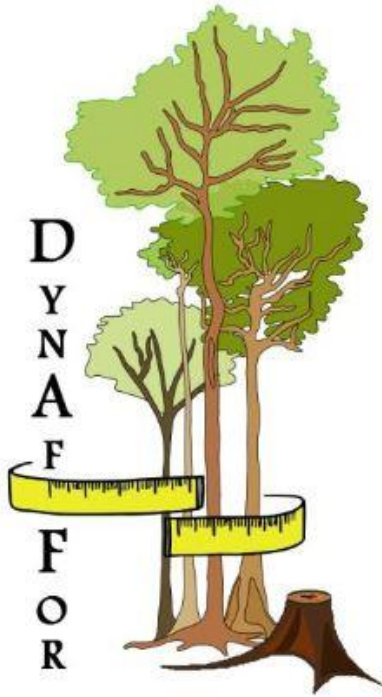
- Rouland, et Lepage. 1995. « Estimation de l'abondance des nids et de populations de termites de la forêt du Mayombe (République du Congo) ». *Journal of African Zoology* 109: 339-47.
- Rouland-Lefevre. 2000. « Symbioses with fungi ». In *Termites: evolution, sociability, symbioses, ecology*, par Abe, Bignell, et Higashi, 289-306. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Rückamp, Martius, Bornemann, Kurzatkowski, Pena Naval et Amelung. 2012. « Soil genesis and heterogeneity of phosphorus forms and carbon below mounds inhabited by primary and secondary termites ». *Geoderma* 170 (janvier): 239-50. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2011.10.004>.
- Salick, Herrera et Jordan. 1983. « Termitaria: nutrient patchiness in nutrient-deficient rain forests ». *Biotropica* 15 (1): 1-7. <https://doi.org/10.2307/2387990>.
- Samba, Nganga et Mpounza. 2008. « Rainfall and temperature variations over Congo-Brazzaville between 1950 and 1998 ». *Theoretical and Applied Climatology* 91 (1-4): 85-97. <https://doi.org/10.1007/s00704-007-0298-0>.
- Sands. 1972. « The soldierless termites of Africa (Isoptera : Termitidae) ». *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology Supplement*, 18: 1-244.
- Sapountzis, de Verges, Rousk, Cilliers, Vorster, et Poulsen. 2016. « Potential for nitrogen fixation in the fungus-growing termite symbiosis ». *Frontiers in Microbiology* 7: 1-5. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01993>.
- Schwartz. 1987. « Paléoclimats et pédogenèse au Congo ». Rapport provisoire non publié. ORSTOM.
- Seymour, Milewski, Mills, Joseph, Cumming, Cumming et Mahlangu. 2014. « Do the large termite mounds of *Macrotermes* concentrate micronutrients in addition to macronutrients in nutrient-poor african savannas? » *Soil Biology and Biochemistry* 68 (janvier): 95-105. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.09.022>.
- Slik, Arroyo-Rodríguez, Aiba, Alvarez-Loayza, Alves, Ashton, Balvanera et al. 2015. « An estimate of the number of tropical tree species ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112 (24): 7472-77. <https://doi.org/10.1073/pnas.1423147112>.
- Sparks. 1995. *Environmental soil chemistry*. San Diego: Academic Press.
- Stoops. 1964. « Application of some pedological methods to the analysis of termites mounds ». In *Etudes sur les termites Africaines*, édité par A. Bouillon, 379-98. Léopoldville, Congo Belge: Léopoldville Univ.
- Sugio. 1995. « Trunk trail foraging of the fungus-growing termite *Macrotermes carbonarius* (Hagen) in Southeastern Thailand. » *Tropics* 4 (2/3): 211-22. <https://doi.org/10.3759/tropics.4.211>.
- Turner. et Romero. 2009. « Short-term changes in extractable inorganic nutrients during storage of tropical rain forest Soils ». *Soil Science Society of America Journal* 73 (6): 1972. <https://doi.org/10.2136/sssaj2008.0407>.
- Turner, Yavitt, Harms, Garcia, Romero et Wright. 2013. « Seasonal changes and treatment effects on soil inorganic nutrients following a decade of fertilizer addition in a Lowland Tropical Forest ». *Soil Science Society of America Journal* 77 (4): 1357. <https://doi.org/10.2136/sssaj2012.0128>.
- Vennetier. 1965. *Les hommes et leurs activités dans le Nord du Congo-Brazzaville*. Cahier de l'ORSTOM. Vol. II. Sciences humaines 1. Paris.
- Watson. 1962. « The soil below a termite mound ». *Journal of Soil Science* 13 (1): 46-59. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1962.tb00680.x>.

- Watson. 1977. « The use of mounds of the termite *Macrotermes falciger* (Gerstäcker) as a soil amendment ». *Journal of Soil Science* 28 (4): 664-72. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1977.tb02273.x>.
- Watt, Stork, McBeath, et Lawson. 1997. « Impact of forest management on insect abundance and damage in a lowland tropical forest in southern Cameroon ». *The Journal of Applied Ecology* 34 (4): 985. <https://doi.org/10.2307/2405288>.
- White. 1986. *La végétation de l'Afrique: Mémoire accompagnant la carte de végétation de l'Afrique Unesco-AETFAT-UNSO*. Traduit par P. Bamps. Recherches sur les ressources naturelles, XX. Paris: ORSTOM - UNESCO.
- Wilson. 2001. *The Diversity of Life*. New ed. London: Penguin.
- Wong. et Nortcliff. 1995. « Seasonal fluctuations of native available N and soil management implications ». *Fertilizer Research*, n° 42: 13-26. <https://doi.org/10.1007/BF00750496>.
- Wood et Thomas. 1989. « The mutualistic association between Macrotermitinae and *Termitomyces* ». In *Insect-Fungus Interactions*, par Wildings, Collins, Hammond, et Webber, 69-92. London: Academic Press.
- Yamada, Inoue, Wiwatwitaya, Ohkuma, Kudo, Abe et Sugimoto. 2005. « Carbon mineralization by termites in tropical forests, with emphasis on fungus combs ». *Ecological Research* 20 (4): 453-60. <https://doi.org/10.1007/s11284-005-0062-9>.

## **7. Annexes**

Annexe I : Dispositif DynAfFor .....	7-1
Annexe II : Analyses en laboratoire .....	7-1
Annexe III : Constructions et meules à champignons aidant à l'identification des termites sur le terrain.....	7-3
Annexe IV : Résultats de la caractérisation des termitières .....	7-5
Annexe V : Désignation du statut des termitières sur l'ensemble du dispositif.....	7-5
Annexe VI : Localisation des termitières .....	7-6
Annexe VII : Analyses totales des échantillons de sol.) .....	7-7

## Annexe I : Dispositif DynAfFor



Le projet DynAfFor (Dynamique des Forêts d'Afrique centrale) est un projet, initié en 2013 et pour une durée de 5 ans, s'inscrivant dans le programme d'étude de la biodiversité dans les forêts de certains pays d'Afrique centrale (Cameroun, République du Congo, République Démocratique du Congo, Gabon et République Centrafricaine). Il intègre différentes administrations forestières, exploitants forestiers et organismes de recherche (Cirad, 2014).

- **Les blocs de 400 ha**

Dans ce dispositif, tous les arbres de plus de 10 cm de DHP (Diamètre à Hauteur de Poitrine) à 1,30m appartenant à 37 espèces (36 : considérées comme prioritaires par les compagnies forestières et 1 commune à tous les dispositifs) ont été spatialisés lors d'un pré-inventaire sur ces blocs. Cela a permis de localiser les 4 parcelles, ainsi que des sentiers de suivi d'espèces importantes.

- **Les parcelles permanentes**

A partir du jeu de données établi lors de la mise en place des blocs de 400 ha, 4 parcelles de 9 ha ont été mises en place. Dans ces parcelles tous les arbres de plus de 10 cm de DHP ont été identifiés botaniquement, spatialisés, et mesurés en diamètre chaque année depuis 2015.

- **Les sentiers**

Dans les blocs de 400 ha, un nombre important d'arbres appartenant à une série d'espèces prioritaires pour la compagnie ont été localisés et sont mesurés en diamètre depuis 2015 également.

## Annexe II : Analyses en laboratoire

- pH eau et pH KCl

Un volume de sol a été agité durant 1 heure avec 5 fois son volume en eau distillée ou avec une solution de KCl 1MM dans le cas de la mesure du pH<sub>KCl</sub>. Ensuite, après avoir laissé reposer l'échantillon, les pH ont été mesurés à l'aide d'un pHmètre.

- Azote minéral : NO<sub>3</sub><sup>-</sup> et NH<sub>4</sub><sup>+</sup>

Pour cette analyse, 1gr de sol sec a été mélangé avec une solution extractante de 7,5ml de CaCl<sub>2</sub> à 0.025 M et agité durant 2 heures. Ensuite, la concentration en NO<sub>3</sub><sup>-</sup> a été déterminée en prélevant 0.5ml de la solution extractante et en y ajoutant 4.0 ml d'un mélange d'acide sulfurique et phosphorique ainsi que 0.5 ml de diméthyle-2,6-phénole (DIN38405-9). La solution a ensuite été mesurée à 493 nm. Pour le NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, 5. ml de la solution initiale d'extraction a été mélangé à 0.6ml de sodium hypochlorite et l'ajout de 4 gouttes d'un mélange de 4 gouttes de thymol et de nitroprussiate de sodium (ISO 7150-1). L'analyse s'est menée à 690 nm.

- Carbone organique et azote totale

Le carbone organique et l'azote total ont été dosés au moyen de la méthode par combustion sèche (Dumas) avec un CHN analyses. Pour ce faire, les prélèvements de sol ont dû être broyés à 100µm.

- Mesure de Capacité d'échange cationique et du taux de saturation

La méthode utilisée s'est faite à pH du sol, au moyen de la méthode d'extraction au chlorure de baryum (BaCl<sub>2</sub>). Ainsi, 3 jours ont été nécessaires à cette opération. 2,5 gr de sol séché ont été mis en agitation avec une solution BaCl<sub>2</sub> à 0,1 M durant 1h. Ensuite, la solution a été centrifugée pendant 10 minutes à 3000g. Le surnageant est transvasé dans une fiole jaugée de 100ml. Les opérations d'extraction-centrifugation sont réalisées deux fois et le surnageant est à chaque fois récupéré dans la première fiole. La mise au trait s'est réalisée avec la solution d'extraction. L'extrait est ensuite filtré avec à 0.45 µm. La détermination en Na, Ca et Mg se réalise au moyen d'une ICP-AES.


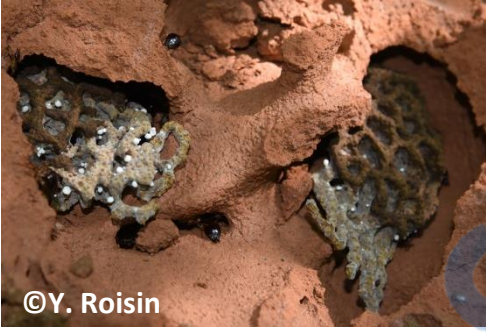
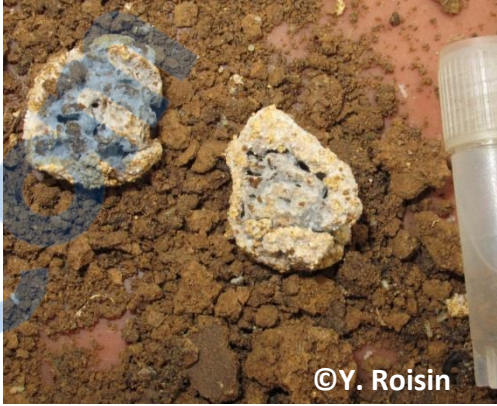





L'échantillon de sol est agité durant une nuit avec une solution de  $\text{BaCl}_2$  à 2,5 M pour être ensuite centrifugé durant 10 min à 3000g le lendemain. 30mL d'une solution  $\text{MgSO}_4$  à 20mM sont ajoutés et l'échantillon est agité durant 1 nuit. Le lendemain, la solution est centrifugée durant 10min à 3000g et le surnageant est filtré et mis dans une jauge de 100mL. La mise au trait est menée et enfin, le Mg sera déterminé en excès au moyen d'une ICP-AES.

- Granulométrie

Le profile texturale du sol été déterminé à partir de 10 gr de sol préalablement tamisé à 2mm. En tout, 5 classes ont été distinguées : Sable grossier (0,200 à 2mm), Sable Fin (0.050 à 0.200mm), limon grossier (20 à 50 $\mu\text{m}$ ), limon fin (2 à 20 $\mu\text{m}$ ) et argile (< 2  $\mu\text{m}$ ). La matière organique a été détruite par l'adjonction de peroxyde d'hydrogène ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ). Un dispersant a ensuite été ajouté [ $(\text{NaPO}_3)_6 + \text{Na}_2\text{CO}_3$ ] à la solution. Un second tamisage a eu lieu afin de retirer les sables grossiers.



Annexe III : Constructions et meules à champignons aidant à l'identification des termites sur le terrain

<p><b><i>Macrotermes bellicosus</i></b></p>  <p>©Y. Roisin</p>	<p><b><i>Macrotermes muelleri</i></b></p>  <p>©Y. Roisin</p>	<p><b><i>Microtermes</i></b></p>  <p>©Y. Roisin</p>	<p><b><i>Cubitermes</i></b></p>  <p>©Y. Roisin</p>
<p><b><i>Protermes</i></b></p>  <p>©Y. Roisin</p>	<p><b><i>Pseudacanthotermes</i></b></p>  <p>©Y. Roisin</p>	<p><b><i>Procubitermes</i></b></p>  <p>©Y. Roisin</p>	<p><b><i>Cubitermes</i></b></p>  <p>©Y. Roisin</p>



**Cubitermes**



©Y. Roisin

**Cubitermes**



©Y. Roisin

**Noditermes**



©Y. Roisin

**Noditermes**



©Y. Roisin

**Ancistrotermes**



©Y. Roisin

**Crenatermes**



©Y. Roisin

**Odontotermes**



©Y. Roisin

**Thoracotermes**



©Y. Roisin

### Annexe IV : Résultats de la caractérisation des termitières

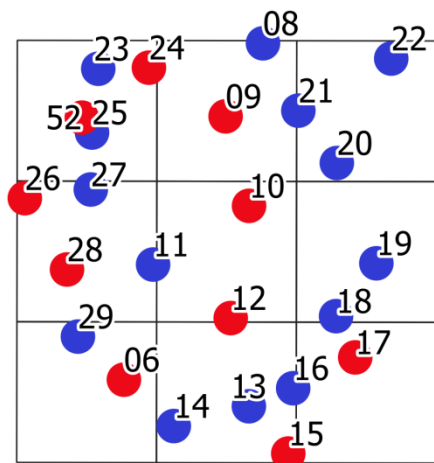
	<i>Actif</i>	<i>Recolonisé</i>	<i>Abandonné</i>	Total
<b>Bloc 1 Ouest</b>	<b>5</b>	<b>25</b>	<b>24</b>	<b>54</b>
P1	0	14	10	24
P2	5	11	14	30
<b>Bloc 2 Est</b>	<b>1</b>	<b>19</b>	<b>15</b>	<b>35</b>
P1	1	9	10	20
P2	0	10	5	15
<b>Total</b>	<b>6</b>	<b>44</b>	<b>39</b>	<b>89</b>

### Annexe V : Désignation du statut des termitières sur l'ensemble du dispositif

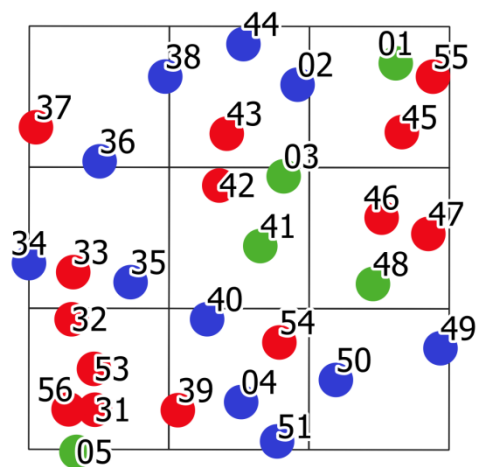
	<i>Actif</i>	<i>Recolonisé</i>	<i>Abandonné</i>
<b>Bloc 1 Ouest</b>			
P1	0	T8, T11, T13, T14, T16, T18, T19, T20, T21, T22, T23, T25, T27, T29	T6, T9, T10, T12, T15, T17, T24, T26, T28, T52
P2	T1, T3, T5, T41 et T48	T2, T4, T35, T36, T38, T40, T44, T49, T50, T51	T31, T32, T33, T37, T39, T42, T43, T45, T46, T47, T53, T54, T55, T56
<b>Bloc 2 Est</b>			
P1	T28	T16, T18, T19, T21, T23, T26, T29, T32, T35	T17, T20, T22, T24, T25, T27, T30, T31, T33, T34
P2	0	T1, T2, T4, T7, T9, T10, T11, T12, T14, T15,	T3, T5, T6, T8, T13

## Annexe VI : Localisation des termitières

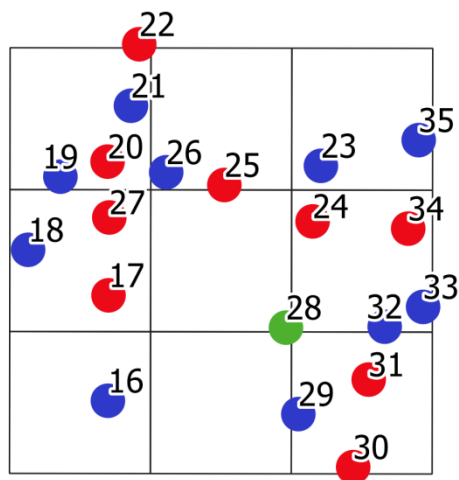
Bloc 1 : Parcelle 1



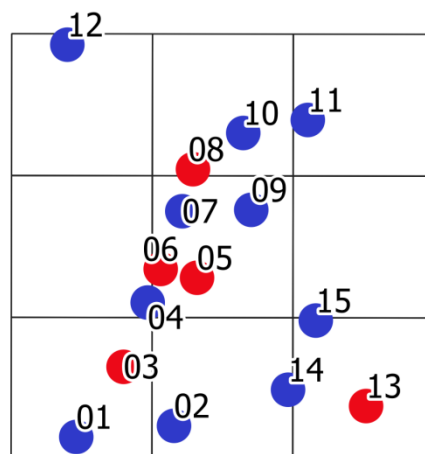
Bloc 1 : Parcelle 2



Bloc 2 : Parcelle 1



Bloc 2 : Parcelle 2



Annexe VII : Analyses totales des échantillons de sol. S : statut, Di distance, P : profondeurs (1 : [0-20], 2 :[30-40], 3 :[50-60] 4 : [70-80] et 5 : [90-100])

S	Di	P	Mn		Mg		Al		Na		K		Ca		Som_Cat		CEC		TS		pH_eau		pH_KCl		Corg		N_total		C/N		
			cmol <sup>+</sup> .kg <sup>-1</sup>																%				%		‰						
			Moy,	ET	Moy,	ET	Moy,	ET	Moy,	ET	Moy,	ET	Moy,	ET	Moy,	ET	Moy,	ET	Moy,	ET	Moy,	ET	Moy,	ET	Moy,	ET	Moy,	ET	Moy,	ET	
Actif	D	1	0,04	0,02	0,26	0,14	0,66	0,38	0,00	0,00	0,36	0,16	0,47	0,26	1,09	0,56	2,26	0,14	47,09	21,16	4,6	0,3	3,9	0,2	0,81	0,06	0,66	0,04	12,23	0,78	
		IN	1	0,01	0,01	0,09	0,04	1,13	0,14	0,00	0,00	0,08	0,02	0,09	0,06	0,26	0,11	1,95	0,32	12,92	4,98	4,0	0,1	3,6	0,1	1,37	0,33	1,02	0,23	13,42	0,84
			2	0,00	0,00	0,04	0,02	1,03	0,08	0,00	0,00	0,04	0,02	0,03	0,02	0,11	0,05	1,67	0,21	6,06	2,54	4,3	0,1	3,9	0,1	0,60	0,11	0,48	0,09	12,53	0,79
			3	0,00	0,00	0,03	0,02	0,84	0,16	0,00	0,00	0,02	0,00	0,02	0,01	0,07	0,04	1,57	0,14	4,54	2,67	4,4	0,1	4,0	0,1	0,45	0,06	0,39	0,04	11,57	0,54
			4	0,00	0,00	0,02	0,01	0,87	0,09	0,00	0,00	0,02	0,01	0,02	0,01	0,06	0,02	1,52	0,14	3,87	1,72	4,4	0,1	4,0	0,2	0,36	0,05	0,33	0,04	10,93	0,45
			5	0,00	0,00	0,02	0,01	0,84	0,11	0,00	0,00	0,02	0,01	0,02	0,01	0,05	0,02	1,49	0,20	3,19	1,48	4,5	0,2	4,1	0,2	0,30	0,06	0,29	0,05	10,55	0,45
	5m	1	0,01	0,01	0,09	0,03	1,07	0,17	0,00	0,00	0,08	0,04	0,07	0,04	0,24	0,11	1,88	0,41	12,13	3,79	4,0	0,1	3,6	0,2	1,36	0,44	1,04	0,37	13,28	1,10	
		2	0,00	0,00	0,04	0,03	0,98	0,06	0,00	0,00	0,04	0,02	0,03	0,02	0,10	0,06	1,54	0,13	6,13	3,49	4,3	0,1	3,9	0,2	0,60	0,13	0,48	0,12	12,44	0,43	
		3	0,00	0,00	0,02	0,01	0,80	0,06	0,00	0,00	0,02	0,01	0,02	0,02	0,07	0,03	1,33	0,05	5,14	2,31	4,4	0,2	4,1	0,1	0,40	0,04	0,34	0,05	11,97	0,48	
		4	0,00	0,00	0,02	0,01	0,76	0,10	0,00	0,00	0,02	0,02	0,02	0,01	0,06	0,03	1,29	0,08	4,83	2,89	4,4	0,2	4,1	0,2	0,35	0,05	0,29	0,03	11,93	0,72	
		5	0,00	0,00	0,02	0,01	0,69	0,12	0,00	0,00	0,02	0,01	0,01	0,01	0,05	0,02	1,18	0,14	3,67	2,03	4,5	0,2	4,1	0,1	0,27	0,02	0,25	0,02	11,06	0,44	
	10m	1	0,01	0,01	0,06	0,02	0,97	0,06	0,00	0,00	0,06	0,03	0,04	0,02	0,16	0,06	1,65	0,21	9,45	2,69	4,0	0,1	3,6	0,1	1,42	0,85	1,24	0,97	12,47	2,57	
		2	0,00	0,00	0,03	0,01	0,90	0,10	0,00	0,00	0,03	0,01	0,02	0,00	0,08	0,02	1,45	0,13	5,02	0,91	4,3	0,1	3,9	0,2	0,67	0,29	0,55	0,24	12,09	0,96	
		3	0,00	0,00	0,02	0,01	0,73	0,06	0,00	0,00	0,02	0,01	0,01	0,01	0,05	0,01	1,20	0,10	4,15	0,99	4,4	0,2	4,1	0,1	0,39	0,11	0,34	0,08	11,56	0,77	
		4	0,00	0,00	0,02	0,01	0,66	0,09	0,00	0,00	0,01	0,01	0,01	0,00	0,04	0,01	1,14	0,15	3,78	0,88	4,5	0,1	4,1	0,1	0,34	0,05	0,28	0,03	11,93	1,28	
		5	0,00	0,00	0,01	0,01	0,65	0,05	0,00	0,00	0,02	0,01	0,01	0,00	0,04	0,01	0,93	0,36	4,96	2,08	4,5	0,1	4,1	0,1	0,27	0,03	0,25	0,04	11,13	0,84	
	15m	1	0,01	0,01	0,05	0,01	0,91	0,10	0,00	0,00	0,06	0,01	0,04	0,02	0,16	0,04	1,78	0,27	8,77	0,98	4,0	0,1	3,7	0,2	0,92	0,54	0,68	0,36	13,06	2,55	
		2	0,00	0,00	0,02	0,00	0,79	0,07	0,00	0,00	0,03	0,01	0,02	0,01	0,06	0,02	1,30	0,10	4,47	1,01	4,3	0,2	4,0	0,1	0,48	0,10	0,41	0,09	11,94	0,47	
		3	0,00	0,00	0,01	0,01	0,75	0,05	0,00	0,00	0,01	0,01	0,01	0,01	0,04	0,00	1,30	0,03	3,12	0,29	4,5	0,1	4,0	0,1	0,38	0,11	0,31	0,04	12,24	2,14	
		4	0,00	0,00	0,02	0,01	0,64	0,05	0,00	0,00	0,01	0,01	0,02	0,01	0,04	0,02	1,17	0,04	3,66	1,20	4,5	0,1	4,1	0,2	0,30	0,05	0,26	0,04	11,46	1,14	
		5	0,00	0,00	0,01	0,00	0,55	0,06	0,00	0,00	0,01	0,00	0,01	0,00	0,03	0,01	1,05	0,04	2,79	0,31	4,5	0,1	4,1	0,1	0,25	0,03	0,23	0,03	10,74	0,44	

**(Suite) : Analyses totales des échantillons de sol. S : statut, Di distance, P : profondeurs (1 : [0-20], 2 : [30-40], 3 : [50-60] 4 : [70-80] et 5 : [90-100])**

S	Di	P	Mn		Mg		Al		Na		K		Ca		Som_Cat		CEC		TS		pH_eau		pH_KCl		Corg		N_total		C/N		
			cmol <sup>+</sup> .kg <sup>-1</sup>																%				%		‰						
			Moy,	ET	Moy,	ET	Moy,	ET	Moy,	ET	Moy,	ET	Moy,	ET	Moy,	ET	Moy,	ET	Moy,	ET	Moy,	ET	Moy,	ET	Moy,	ET	Moy,	ET	Moy,	ET	
Abandonné	D	1	0,02	0,01	0,10	0,05	1,25	0,23	0,01	0,01	0,07	0,01	0,15	0,11	0,32	0,15	2,12	0,15	15,38	8,41	4,0	0,2	3,6	0,1	0,65	0,30	0,57	0,25	11,54	0,41	
	IN	1	0,01	0,01	0,09	0,02	1,20	0,18	0,01	0,01	0,10	0,03	0,08	0,03	0,27	0,07	2,08	0,22	13,29	3,54	4,0	0,1	3,6	0,1	1,29	0,19	0,97	0,12	13,20	0,54	
		2	0,00	0,01	0,04	0,01	0,94	0,14	0,01	0,01	0,03	0,00	0,02	0,01	0,09	0,02	1,42	0,17	6,11	1,09	4,3	0,1	4,0	0,1	0,50	0,07	0,43	0,05	11,79	0,69	
		3	0,00	0,01	0,05	0,03	0,84	0,09	0,01	0,01	0,03	0,01	0,02	0,01	0,09	0,04	1,38	0,05	6,43	2,95	4,5	0,1	4,2	0,2	0,39	0,05	0,35	0,02	11,26	0,92	
		4	0,00	0,01	0,04	0,04	0,72	0,11	0,00	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,07	0,03	1,36	0,12	4,94	2,69	4,6	0,1	4,1	0,1	0,31	0,03	0,30	0,03	10,49	0,41
		5	0,00	0,01	0,03	0,03	0,64	0,12	0,00	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,06	0,05	1,25	0,13	5,10	3,60	4,7	0,1	4,1	0,1	0,29	0,05	0,28	0,06	10,38	1,44
	5m	1	0,01	0,01	0,08	0,01	1,20	0,16	0,01	0,00	0,09	0,03	0,04	0,02	0,21	0,06	1,83	0,22	11,24	2,11	4,0	0,1	3,6	0,0	0,99	0,13	0,75	0,09	13,21	0,68	
		2	0,00	0,00	0,03	0,01	0,86	0,14	0,01	0,01	0,03	0,01	0,02	0,01	0,07	0,02	1,30	0,17	5,48	0,79	4,3	0,1	4,0	0,1	0,46	0,07	0,39	0,05	11,93	0,31	
		3	0,00	0,00	0,02	0,01	0,73	0,03	0,00	0,01	0,02	0,01	0,01	0,00	0,05	0,01	1,18	0,05	4,26	0,46	4,5	0,1	4,1	0,0	0,35	0,04	0,31	0,03	11,45	0,34	
		4	0,00	0,00	0,02	0,00	0,64	0,01	0,00	0,00	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,06	0,01	1,13	0,05	4,89	0,74	4,6	0,1	4,1	0,0	0,30	0,04	0,27	0,03	10,98	0,51
		5	0,00	0,00	0,01	0,01	0,58	0,05	0,00	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,04	0,00	1,05	0,03	3,53	0,11	4,6	0,2	4,2	0,0	0,24	0,02	0,24	0,01	10,25	0,60
	10m	1	0,01	0,01	0,06	0,03	1,12	0,15	0,01	0,01	0,07	0,03	0,03	0,01	0,17	0,07	1,70	0,21	9,63	3,47	4,0	0,1	3,6	0,1	1,01	0,21	0,77	0,17	13,23	0,31	
		2	0,00	0,00	0,03	0,01	0,84	0,10	0,01	0,01	0,03	0,01	0,01	0,00	0,07	0,01	1,35	0,08	4,73	0,59	4,3	0,1	4,0	0,1	0,46	0,03	0,39	0,03	11,91	0,52	
		3	0,00	0,00	0,02	0,00	0,71	0,02	0,01	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,04	0,01	1,21	0,06	3,77	0,89	4,4	0,1	4,1	0,1	0,38	0,06	0,32	0,05	11,93	0,41	
		4	0,00	0,00	0,01	0,01	0,65	0,07	0,01	0,01	0,01	0,00	0,01	0,01	0,03	0,01	1,13	0,09	2,71	0,49	4,5	0,1	4,1	0,1	0,33	0,10	0,27	0,05	11,97	1,88	
		5	0,00	0,00	0,01	0,01	0,60	0,11	0,00	0,01	0,01	0,01	0,00	0,01	0,03	0,01	1,05	0,10	2,83	1,06	4,6	0,2	4,2	0,1	0,25	0,05	0,24	0,04	10,44	0,79	
	15m	1	0,01	0,01	0,08	0,03	1,29	0,18	0,01	0,01	0,08	0,03	0,04	0,01	0,21	0,06	1,97	0,17	10,90	3,42	4,0	0,1	3,6	0,1	1,33	0,37	0,96	0,19	13,82	2,14	
		2	0,01	0,01	0,03	0,01	0,88	0,10	0,00	0,01	0,04	0,02	0,02	0,01	0,10	0,04	1,38	0,11	6,89	2,88	4,3	0,2	3,9	0,1	0,53	0,07	0,43	0,05	12,49	1,34	
		3	0,00	0,00	0,02	0,00	0,75	0,14	0,00	0,00	0,02	0,01	0,01	0,01	0,06	0,02	1,24	0,14	4,66	1,72	4,5	0,2	4,3	0,4	0,40	0,07	0,34	0,04	11,78	1,11	
		4	0,01	0,03	0,02	0,01	0,66	0,12	0,00	0,00	0,03	0,02	0,02	0,02	0,07	0,05	1,14	0,09	6,70	5,18	4,6	0,2	4,2	0,0	0,34	0,08	0,30	0,05	11,10	0,90	
5		0,02	0,05	0,02	0,01	0,55	0,08	0,00	0,01	0,04	0,04	0,02	0,02	0,08	0,06	1,08	0,05	6,96	6,38	4,8	0,2	4,2	0,1	0,29	0,10	0,26	0,05	10,78	1,62		
Témoïn	1	0,00	0,00	0,05	0,00	1,09	0,08	0,00	0,00	0,07	0,00	0,03	0,01	0,15	0,00	1,64	0,05	9,02	0,25	4,1	0,0	3,7	0,0	0,99	0,09	0,70	0,05	14,23	2,30		
	2	0,00	0,00	0,02	0,01	0,83	0,02	0,00	0,00	0,02	0,00	0,01	0,00	0,05	0,00	1,29	0,00	3,67	0,17	4,4	0,0	4,1	0,1	0,42	0,05	0,34	0,06	12,30	0,64		
	3	0,00	0,00	0,02	0,01	0,70	0,03	0,00	0,00	0,02	0,01	0,01	0,00	0,04	0,01	1,17	0,01	3,23	0,83	4,6	0,0	4,2	0,0	0,34	0,03	0,30	0,03	11,35	0,11		
	4	0,00	0,00	0,01	0,00	0,61	0,03	0,00	0,00	0,01	0,00	0,01	0,00	0,03	0,00	1,10	0,01	2,88	0,37	4,7	0,0	4,2	0,0	0,28	0,00	0,25	0,00	11,08	0,18		
	5	0,00	0,00	0,01	0,00	0,55	0,04	0,00	0,00	0,01	0,00	0,01	0,00	0,03	0,00	1,02	0,04	2,75	0,24	4,8	0,0	4,3	0,0	0,22	0,01	0,24	0,04	9,50	0,78		



**(Suite) : Analyses totales des échantillons de sol. S : statut, Di distance, P : profondeurs (1: [0-20], 2:[30-40], 3:[50-60] 4: [70-80] et 5: [90-100]). Les zones grisées correspondent aux moyennes et les chiffres en italiques aux Ecart-types. Ns correspondent où les ET n'ont pas pu être calculés.**

S	Di	P	%Sable grossier		% Sable fin		% Limon grossier		% Limon fin		% Argile		
Actif	D	1	40,5	2,3	15,3	1,5	3,7	2,3	3,1	3,7	37,4	4,8	
	IN	1	56,5	6,2	11,8	4,8	1,0	1,7	3,1	3,2	27,6	3,4	
		2	44,8	3,9	14,2	3,6	1,4	1,7	3,2	5,3	36,4	10,6	
		3	49,0	3,1	12,2	3,5	3,3	3,4	4,6	4,4	30,8	4,5	
		4	49,8	2,4	10,6	3,6	1,9	2,0	2,8	2,5	34,9	1,8	
		5	48,6	3,1	10,8	4,7	3,3	1,0	2,7	1,4	34,7	2,8	
	5m	1	64,4	1,8	9,9	1,8	7,1	8,4	1,0	1,7	17,7	4,6	
		2	57,4	1,9	11,5	2,1	1,1	1,8	3,4	3,9	26,6	3,3	
		3	59,0	5,3	8,7	4,2	1,6	2,2	3,0	5,2	27,7	1,9	
		4	59,5	1,4	8,1	4,2	2,2	1,3	4,0	4,3	26,1	2,6	
		5	57,7	3,1	8,8	2,2	2,1	1,3	11,0	11,9	20,4	12,8	
	10m	1	67,6	4,5	9,4	1,3	0,9	1,6	4,2	5,0	17,9	1,6	
		2	59,5	4,7	10,1	1,2	1,6	2,5	4,3	4,1	24,5	3,3	
		3	56,7	1,8	13,0	2,5	2,6	2,3	0,4	0,6	27,5	5,0	
		4	56,4	5,4	13,2	2,7	3,0	3,8	0,3	0,6	27,1	9,9	
		5	58,1	9,6	13,5	10,1	2,5	0,8	0,9	1,6	25,0	2,6	
	15m	1	64,8	7,8	8,0	3,9	1,5	2,0	2,0	2,0	23,6	5,9	
		2	61,9	4,5	8,8	2,5	1,6	1,9	0,5	0,4	27,3	4,1	
		3	58,7	3,8	10,5	1,8	0,8	0,8	0,0	0,0	29,9	1,3	
		4	58,6	4,2	10,0	6,1	3,2	1,7	1,1	1,8	27,1	5,1	
		5	60,7	5,9	10,0	6,0	1,7	1,6	2,1	2,7	25,6	5,0	
	Abandonné	D	2	39,9		16,1		3,6		0,0		40,4	
		IN	3	52,6		13,2		0,9		0,0		33,3	
			4	49,9		10,9		4,3		0,0		34,9	
			5	48,0		9,9		4,5		0,6		37,0	
			4	49,4		8,4		2,5		0,9		38,9	
			5	53,0		5,5		6,5		0,2		34,7	
		5m	1	61,2		10,8		0,0		0,0		28,0	
			2	59,2		10,4		2,0		0,0		28,4	
			3	62,2		8,2		3,0		0,0		26,6	
			4	53,4		7,9		11,2		0,0		27,5	
			5	48,5		10,8		0,0		9,0		31,6	
		10m	1	68,3		8,3		0,0		1,4		22,0	
			2	62,4		7,7		0,0		1,3		28,6	
			3	55,4		11,9		4,1		1,2		27,4	
4			52,6		13,8		3,7		2,7		27,2		
5			53,9		14,5		0,9		0,0		30,6		
15m		1	64,0		7,9		4,8		2,6		20,7		
		2	57,7		12,9		3,5		0,0		25,9		
		3	59,0		9,9		0,8		0,0		30,3		
		4	58,1		11,7		0,0		7,0		23,2		
	5	50,9		14,4		0,0		0,0		34,7			
Témoin	1	70,9		6,1		6,1		0,0		17,0			
	2	68,6		3,9		4,5		1,8		21,2			
	3	56,3		13,7		5,0		2,0		23,0			
	4	66,2		2,6		1,4		1,4		26,2			
	5	66,0		4,7		2,9		1,6		26,9			