Unité Mixte de Recherche ECOlogie des FOrêts de Guyane

Fonds social européen

Université des Antilles et de la Guyane

Faculté des Sciences Exactes et Naturelles

École doctorale pluridisciplinaire : Santé, Environnement et Sociétés dans les Amériques

Thèse pour le doctorat en sciences de la vie

Martin Jean-Michel

Diversité des termites xylophages en Guyane française. Influence de l'attractivité, de l'essence de bois, de la saison et du milieu.

Sous la direction d'Alain Dejean et de Jacques Beauchêne

Soutenue le 10 janvier 2014 à Cayenne

N : [0000AGUY0000]

Jury :

Marie-France Thévenon, Chargée de recherche, Cirad, Montpellier, Rapporteur

Yves Roisin, Professeur des universités, ULB, Bruxelles, Rapporteur

Alain Dejean, Professeur des universités, Kourou, Directeur de thèse

Isabelle Bonjour, Docteur ENGREF/AgroparisTech, Directrice de la Maison de la forêt et des bois de Guyane, Cayenne, examinateur

Bernard Thibaut, Directeur de Recherche émérite, CNRS, examinateur

Jacques Beauchêne, Chargé de recherche, Cirad, Kourou, examinateur

Felix qui potuit rerum cognoscere causas in strepitus ! Annus horribilis

Remerciements

Je tenais à remercier Jacques Beauchêne et Marc Giberneau qui ont eu rôle très important tant dans le soutien moral que dans l'élaboration de A à Z de ma thèse. Je n'oublie pas celle qui m'a accompagné sur le terrain et avec qui j'avais de longue discussion de tout et surtout celle qui était mon amie, mon guide de la vie, « je pense à toi Anne Thibaut, j'espère que de là où tu es tu me regarde et serve encore de muse pour mon long chemin dans cette vie ». Je pense également à Bernard Thibaut qui a soulevé la problématique des termites en Guyane et qui s'est battu pour la réalisation de cette thèse, « j'espère Bernard ne pas t'avoir déçu pour le retard énorme que j'ai pris ». Je tenais à remercier Thomas Bourguignon pour qui j'ai une tendresse particulière, après tout il m'a tout appris sur les termites. Merci également à vous Koese, Onofé et Cazal Véronique pour tout le soutien technique, « je sais que tu ne comprends, Koese, toujours pas pourquoi on donne à manger aux termites au lieu de les tuer ». Merci également à Raphaelle Rinaldo pour son aide précieuse, un grand merci également à Junior Colares. Enfin merci à Christophe Ross pour m'avoir supporté dans son équipe.

Et parce que la thèse représente la fin des diplômes universitaires je tiens à remercier tous ceux qui m'ont accompagné tout au long de ce long chemin. Je pense à toi Alain Dejean qui m'a beaucoup appris tant en cours à Toulouse que sur le terrain en Guyane française, merci de tous ces bons souvenirs à Petit Saut. Je pense à toi Andrea avec ta joie communicante, « quand tu veux pour un concours de pêche ». Je pense à vous tous équipe Hydreco.

Je remercie mes parents qui m'ont aidé tant sur le point financier que sur le côté moral, c'est grâce à vous que je suis l'homme intègre et dédié.

Résumé

Les termites ont un rôle clé dans le fonctionnement de l'écosystème forêt en particulier celui du recyclage de la litière en matière organique. Cependant, quelques espèces de termites sont des xylophages spécialisés dans la dégradation du bois des forêts, mais sont considérés comme des nuisibles dans les zones anthropisées.

En France, le problème « termites » lié aux constructions n'a été traité que dans les années 90. La loi n°99-471, votée le 8 juin 1999 définit les modalités de mise en œuvre d´une politique de lutte dans laquelle sont engagés tous les acteurs: l´Etat, les collectivités locales, les professionnels ainsi que les propriétaires d´immeubles. La Guyane-française est située dans la carte établie par le FCBA des départements de France où l'arrêté est effectif. Toutefois, ce département d'outre-mer reste aujourd'hui avec beaucoup **de lacunes en termes de connaissances sur ses termites.**

On connaît de façon exhaustive le nombre et les différentes espèces de termites xylophages et on sait également quelles sont les principales familles qui sont présentes dans les bâtiments. Mais on ne sait pas dire quelles sont les espèces de termites qui s'intéressent à nos bois d'œuvres.

L'objectif de cette étude est d'identifier les genres et espèces de termites qui s'attaquent à trois essences de bois de durabilité faible ou moyenne (Gonfolo, Simarouba et Yayamadou) et de comprendre comment ces attaques se produisent, en contexte forestier, en lien avec des variables du milieu, et l'effet de la saison de mise en contact.

Le Yayamadou est une espèce très appétante pour les termites de Guyane, à condition de disposer de tas de bois d'un volume suffisant (> 500cm^3), c'est l'espèce qui présente la plus grande diversité de termites actifs. 18 espèces de termites ont été trouvées sur les tas de bois, mais 10 seulement avec une fréquence dépassant le %. Une description détaillée et une clé d'identification sont proposées pour ces espèces.

La diversité des termites est plus importante dans les milieux forestiers naturels. Les résultats montrent, qu'*Heterotermes tenuis* est l'espèce la plus fréquente quel que soit le milieu. Il y a une spécificité attractive de certaines espèces de termites pour telle essence plutôt que telle autre.

Enfin, la saisonnalité, correspondant au moment où l'on installe les échantillons de bois en forêt, joue un rôle dans l'apparition de termites sur telle ou telle essence de bois. Il existe dans chaque milieu des espèces qui peuvent potentiellement s'attaquer au bois des habitations.

Avant-Propos

La dégradation des bois par les termites en Guyane est une question majeure dans deux grands domaines des sciences Forestières:

- En forêt, les termites sont, avec les champignons, les principaux responsables de la disparition du bois, donc du carbone stocké dans ce bois, avec émission de gaz à effet de serre (gaz carbonique et méthane). Compte tenu de la biomasse bois dans la « litière » forestière, la dynamique de dégradation des bois par les termites est un paramètre important dans l'étude des flux de carbone en forêt tropicale humide

- Dans les utilisations du bois par l'homme, les risques de dégradation par les termites, en milieu plus anthropisé restent très importants et peuvent avoir des conséquences catastrophiques. Il est indispensable de mieux comprendre les mécanismes d'action des termites et la résistance naturelle des bois guyanais à cette dégradation, dans les différents usages.

L'objectif assigné à cette thèse est de poser les bases pour des études ultérieures dans les deux secteurs, en définissant mieux notamment, quelles sont les espèces de termites actifs sur les bois, quels sont les facteurs principaux expliquant leur plus ou moins forte action et quels pourraient être des dispositifs expérimentaux d'étude de leur virulence et de la résistance des bois guyanais.

TABLE DES MATIERES

Table des figures 12

Table des tableaux 17

Introduction 19

Diversité des termites 19

Efficacité de la dégradation 20

Les termites et l'homme 20

Première partie : Etat de l'art 23

La forêt, l'arbre et le bois 23

La forêt tropicale humide 23

L'arbre et le bois 25

Composition du bois 28

Durabilité des bois 33

Classement de la résistance aux champignons lignivores 33

Classement de la résistance aux termites 36

Les classes d'emploi des bois 40

Les termites et leur place dans le monde 41

Généralités sur les termites 42

Origine des termites 43

Types de communication 46

Classification en fonction du mode de vie et du type alimentaire 47

Classification actuelle (Eggleton, 2001) 48

Comportement pour la recherche d'une ressource 50

Différents types alimentaires (Lima et Costa-Leonardo, 2007) 51

Problématique des termites dans la construction 58

Deuxième partie : Aide à l'identification des différentes espèces de termites rencontrée 61

Collecte 61

Clef d'identification 61

Famille des Rhinotermitidae 64

Genre *Heterotermes* 65

Genre *Coptotermes* 66

Genre *Dolichorhinotermes* 67

Famille des Termitidae – *Sous famille des Nasutitermitidae* 68

Genre *Nasutitermes* 68

Genre *Armitermes* 74

Famille des Termitidae – *Sous famille des Termitidae* 75

Genre *Termes* 75

Genre *Cylindrotermes* 76

Genre *Neocapritermes* 77

Genre *Planicapritermes* 78

Genre *Anoplotermes* 79

Troisième partie: Mise au point méthodologique 80

Choix d'une essence témoin 80

Le Kobé (Sterculia pruriens) 80

Le Yayamadou (*Virola michelii)* 81

Première série 82

Deuxième série 86

Conclusion 90

Quatrième partie: Comparaison de différents milieux pour la diversité des termites xylophages. 91

Choix de milieux et d'essences complémentaires 91

Choix de différents milieux anthropisés 91

Dispositif en forêt naturelle 92

Le Simarouba (*Simarouba amara)* 93

Le Gonfolo gris (Ruizterania albiflora) 95

Description du dispositif expérimental 96

Batteries de planchettes 96

Cas particulier de Paracou 97

Résultats 98

Comparaison des sites 99

Diversité sur Paracou 102

Cinquième partie: Activité spatio-temporelle des termites sur le site de Paracou 108

Effet essence 108

Gonfolo gris 109

Yayamadou 109

Simarouba 109

Conclusion 110

Effet saisonnalité 110

Effet saisonnalité chez Gonfolo gris 110

Effet saisonnalité chez Yayamadou 113

Effet saisonnalité chez Simarouba 116

Synthèse des résultats de l'abondance annuelle 118

GLM (modèle linéaire généralisé) pour les abondances 120

Bilan global 128

Conclusion 130

Références 133

Annexe 147

Annexe I: Liste des termites trouvés en Guyane Française 147

Annexe II: Publications 149

Annexe III: Abondance, Diversité et Activité des termites en fonction des différents sites et des différentes essences de bois 155

TABLE DES FIGURES

Figure 1: Forêt dense humide sempervirente (d'après les accords de Yangambi de 1956). 23

Figure 2: Forêt dense humide semi-décidue 24

Figure 3: Forêt dense humide de montagne 24

Figure 4: Mangrove 25

Figure 5: Représentation schématique de la fibre et des couches qui constituent la paroi cellulaire (Keller, 1994) 28

Figure 6 : Orientations du plan ligneux : coupe transversale, ... 28

Figure 7: Coupe transversale d'un arbre (différentes parties) 29

Figure 8: Structure de la paroi secondaire d'une fibre du bois (Bidlack et al., 1992) 30

Figure 9: Unité de cellobiose de la cellulose et liaison glucosidique β (1->4) (Navi et Heger, 2005)..... 31

Figure 10: Schéma structural d'hémicellulose de feuillus (Laine, 2005) 31

Figure 11: Schéma structural de la lignine (Brunow et al., 1998; Laine, 2005) 32

Figure 12: Dispositif mis au point pour tester la dégradation du bois par les termites européens..... 39

Figure 13: Arbre Phylogénétique. Par l'analyse phylogénétique de traits moléculaires et morphologiques, les termites sont maintenant placés dans les Blattodea. Ordre en gras; *en italique*, les positions non résolues (Korb, 2007) 43

Figure 14 : Carte des arrêtés préfectoraux (loi n°99-471 du 8 juin 1999)..... 60

Figure 15: Clé de détermination rapide de familles de termite en Guyane française ; En rouge les caractères, en noir les familles. 62

Figure 16 : Clé de détermination rapide de la famille des Termitidés jusqu'aux Genres de termite en Guyane française ; En rouge les caractères, en italique noir les genres et les espèces. 62

Figure 17 : Clé de détermination rapide de la famille des Rhinotermitidés jusqu'aux Genres de termite en Guyane française ; En rouge les caractères, en italique noir les genres et les espèces. 63

Figure 18 : Clé de détermination rapide de Genres de termite en Guyane française ; En rouge les caractères, en italique noir les genres et les espèces. 64

Figure 19: Ouvriers de termite. A: ouvrier de Nasutitermes macrocephalus (Nasutitermitinae); B: ouvrier de Coptotermes testaceus (Rhinotermitinae). 65

Figure 20:Genre Heterotermes. A: H. tenuis; B: H. crinitus. Les flèches vertes indiquent la présence ou l'absence de pilosité..... 65

Figure 21: Genre *Coptotermes*. A : vue ventrale; B : vue dorsale, C : détail articles antennaires..... 66

Figure 22: Genre *Dolichorhinotermes*. A: soldat minor; B: soldat major, vue ventrale; C: soldat major, vue dorsale. LL = labre long, LC = labre court, M = Mandibule. 67

Figure 23: *N. surinamensis*. A : forme de la tête; B : vue de profil. C : détail de l'antenne, N = nasute, O = orifice de sécrétion. 68

Figure 24: A: Forme de la tête; B: vue de profil. C : détail des articles antennaires de la base 69

Figure 25 : *N. corniger*. A: forme de la tête; B: vue de profil. C : détail des articles antennaires de la base de l'antenne 69

Figure 26: *N. octopilis*. A: vue dorsale; B: vue de profil. C : détail des articles antennaires de la base de l'antenne. 70

Figure 27 : *N. macrocephalus*. A: forme de la tête; B: vue ventrale; C: vue de profil. R = renflement à la base du nasute, D : détail des articles antennaires de la base de l'antenne. 71

Figure 28: *N. banksi*. A: forme de la tête; B: vue ventrale; C: vue de profil. D : détail des articles antennaires de la base de l'antenne. 72

Figure 29: *N. gaigei.* A: forme de la tête. B: vue de profil. C : détail des articles antennaires de la base de l'antenne. 73

Figure 30:Genre *Armitermes. A: A. percutiens; B: A. grandidens; C: A. albidus*. 74

Figure 31:*T. fatalis.* A: vue dorsale; B: vue de profil. C : détail des articles antennaires de la base de l'antenne. Mc = longue mandibule caractéristique de l'espèce. 75

Figure 32: *Cylindrotermes*. A: vue de profil; B: vue dorsale. M = mandibules plus courtes qu'*Heterotermes.* 76

Figure 33: *Neocapritermes*. A: vue de dorsale de la tête; B: vue dorsale. 77

Figure 34: *Planicapritermes* ; Vue dorsale. Ma = mandibule asymétrique caractéristique du genre. 78

Figure 35 : Anoplotermes. A: vue dorsale; B: vue de profile. 79

Figure 36: Planchette de kobé 81

Figure 37: Planchette de Yayamadou 82

Figure 38 : Disposition des fagots par rapport aux termitières 83

Figure 39 : Moyenne perte de masse du bois au bout de 2 mois. Les lettres représentent des différences significatives (P<0.0001). Les différentes tailles des tas sont représentées par « P » pour petit, « M1 » pour très moyen, « M2 » pour moyen et « G » pour grand. 84

Figure 40 : Moyenne de perte de masse du Yayamadou au bout de 2 mois. S: différences significatives (**: P<0.001; ***: P<0.0001); NS: différences non-significatives. Les différentes tailles des tas sont représentées par « P » pour petit, « M1 » pour très moyen, « M2 » pour moyen et « G » pour grand. 85

Figure 41: Schéma du dispositif : dégradation du bois par rapport au volume. N : Nid de Coptotermes testaceus *au sol*; C : nid de Nasutitermes macrocephalus *en hauteur sur le poteau* 87

Figure 42: Taux de dégradation en 61 jours. Test de Kruskal-Wallis (P<0,0001) ; comparaison Post-hoc de Dunns : les lettres différentes représentent des différences significatives. 88

Figure 43: Taux de dégradation en fonction des niveaux des planchettes sur le tas par Coptotermes. Test de Kruskal-Wallis (P<0,01) ; comparaison Post-hoc de Dunns : les lettres différentes représentent des différences significatives. 88

Figure 44:Taux de dégradation en fonction des niveaux des planchettes sur tas par Nasutitermes. Test de Kruskal-Wallis (P<0,01) ; comparaison Post-hoc de Dunns : les lettres différentes représentent des différences significatives. 89

Figure 45: Taux de dégradation en fonction de la position de la planchette dans le tas attaqué par Nasutitermes. Test de Kruskal-Wallis : P<0,1 (il n'y a pas de différence significative entre les différentes valeurs). 89

Figure 46:Schéma des dispositifs dans différents milieux. gon= gonfolo; sim=simarouba; yay=yayamadou. 91

Figure 47 : Concession Cirad à Paracou. 92

Figure 48 : Simarouba. 94

Figure 49 : Gonfolo gris. 96

Figure 50 : Disposition des deux réplicas sur un site. 97

Figure 51 : Schéma du dispositif expérimental. 98

Figure 52 : Non-metric multidimensional scaling (NMDS) des ressemblances des communautés de termites sur les tas bois dans des sites différents. Les couleurs dans les ronds, triangles ou carrés représentent des sites différents : vert pour pinède, jaune pour savane, rouge pour plantation cacao, rose pour plantation simarouba, violet pour zone anthropisée, bleu pour mangrove, marron pour Paracou terre et gris pour Paracou sable. .. 101

Figure 53 : Représentation graphique des moyennes de diversité en fonction des essences. Les différents cercles de couleur représentent un niveau de diversité (bleu=faible, rouge=très moyen, vert=moyen, violet=fort). 106

Figure 54 : Schéma de la diversité de termites en fonction de l'essence. Ellipse en rouge= gonfolo ; ellipse en jaune=simarouba ; ellipse en bleu=yayamadou. 107

Figure 55 : Proportions des abondances annuelles de termite sur trois essences, toutes saisons et sites confondus. 108

Figure 56 : Proportions des abondances annuelles de termites en fonction des saisons (tous sites confondus) pour gonfolo. 111

Figure 57 : Proportions des abondances annuelles de termites en fonction des saisons (tous sites confondus) pour yayamadou. 113

Figure 58 : Proportions des abondances annuelles de termites en fonction des saisons (tous sites confondus) pour simarouba. 116

Figure 59 : Répartition des abondances sur une année des espèces majoritaires (≥20%) en fonction des saisons et des essences. Les rectangles représentent la famille des Termitidés ; les cercles et ellipses, la famille des Rhinotermitidés. Les tailles sont proportionnelles au nombre d'espèces. 119

Figure 60 : Représentation graphique des moyennes d'abondance en fonction de la saisonnalité. Les différentes parties en couleur représentent un niveau d'abondance (orange=nulle, bleu=faible, rouge=très moyen, vert=moyen, violet=fort). 123

Figure 61 : Représentation graphique des moyennes d'abondance en fonction de la saisonnalité. Les différentes parties en couleur représentent un niveau d'abondance (bleu=faible, rouge=très moyen, vert=moyen, violet=fort). 125

Figure 62 : Représentation graphique des moyennes d'abondance en fonction de la saisonnalité. Les différents cercles de couleur représentent un niveau d'abondance (bleu=faible, rouge=très moyen, violet =fort, marron=très fort). 127

Figure 63 : Répartition des classes d'abondances en fonction des dates de mise en place des tas de bois testés. 128

Figure 64 : Répartition des classes d'abondances en fonction des sites de mise en place des tas de bois testés. 129

TABLE DES TABLEAUX

Tableau 1: Notation visuelle de la dégradation du bois 34

Tableau 2: Classe de durabilité des bois après essais de champ 35

Tableau 3: Classe de durabilité du bois après essais en laboratoire 36

Tableau 4: Indice visuel de dégradation du bois par les termites (version antérieure à 2005) 38

Tableau 5: Classe de durabilité du bois vis à vis des termites 39

Tableau 6: Classe d'emploi d'un bois 40

Tableau 7 : Classification des huit catégories de modes de vie (par un "X"; dw=bois sec; ww=bois humide) par rapport au gradient d'humification (abscisse) et le type de nidification par rapport au type de substrat alimentaire (ordonné) (Eggeton, 2001) 49

Tableau 8: Description des échantillons 86

Tableau 9 : Synthèse montrant la diversité, l'abondance et la fréquence des tas occupé par des termites. Les différents milieux sont représentés par des abréviations: CA pour "Plantation de cacao", AN pour "zone anthropisée", MA pour "mangrove", SA pour "savane, SI pour" plantation de simarouba", PI pour "pinède", PT pour "Paracou sol en terre" et PS pour "Paracou sol en sable". 99

Tableau 10: Fréquence d'observation des termites sur les 3 différentes essences de bois. En gris, les 8 espèces majoritaires et en vert celles dont la proportion est faible. 103

Tableau 11 : Liste des espèces de termites présentes sur les différentes essences. En gris, les 8 espèces expliquant la plus grande proportion en terme de diversité. En vert les espèces minoritaires dont la proportion est faible. 104

Tableau 12:Représentation des moyennes de diversité affectées à la saison et aux essences ainsi qu'aux classes de moyennes. 105

Tableau 13: Bilan récapitulatif 110

Tableau 14: Bilan récapitulatif. 112

Tableau 15 : Bilan récapitulatif. 115

Tableau 16 : Bilan récapitulatif. 118

Tableau 17 : Représentation des moyennes d'abondance affectées à la saison, à la pédologie et au site ainsi qu'aux classes de moyennes. 121

Tableau 18 : Représentation des moyennes d'abondance affectées à la saison, à la pédologie et au site ainsi qu'aux classes de moyennes. 124

Tableau 19 : Représentation des moyennes d'abondance affectées à la saison ainsi qu'aux classes de moyennes. 126

INTRODUCTION

DIVERSITE DES TERMITES

Par rapport à l'énorme diversité des arthropodes trouvés dans les forêts tropicales, les termites représentent un ordre mineur, ne comprenant pas plus de 150 espèces dans les plus riches sites d'échantillonnage (Davies et al., 2003).Paradoxalement, l'inverse est vrais pour leur importance écologique, car ils représentent l'un des groupes le plus important en ce qui concerne la biomasse et sont les principaux insectes décomposeurs de matière organique et ingénieurs de l'écosystème dans les zones tropicales (Bourguignon et al., 2011). En effet, une grande partie des espèces de termites sont fouisseurs et décomposent la litière forestière ; leur alimentation et leurs activités de forage (création de galeries) améliorent de façon importante la porosité, l'aération, la stabilité et l'enrichissement en nutriments du sol, facilitent la minéralisation du carbone et la fixation de l'azote (Jasmi et Ahmad, 2011).

Contrairement à beaucoup d'insectes vivant en association étroite avec leurs plantes hôtes chaque espèce de termite se spécialise sur une sorte de qualité de la matière organique, allant de bois sain ou couche de feuilles mortes aux résidus très humifiés du sol. La diversité de leur régime alimentaire est la plus élevée dans la famille des Termitidae, dont les représentants peuvent exploiter le bois sain ou dégradé, la litière, les herbes, lichens, le sol ou les champignons qu'ils cultivent dans leurs nids. En revanche, une telle diversité trophique n'est pas présente dans d'autres familles de termites comme les Rhinotermitidae, dont les espèces sont presque toutes xylophages (Bourguignon et al., 2011).

Avec les champignons lignivores, les termites xylophages représentent les principaux transformateurs du bois mort forestier au sol, sous forme de tronc, branche ou racine (Hérault et al., 2010). Ils peuvent aussi s'attaquer au bois mort des arbres vivants, comme les branches mortes ou le bois de cœur. Ainsi, de nombreux arbres forestiers tropicaux à un stade de développement avancés,

subissent des attaques de termites dans le duramen le plus interne de leur tronc, allant parfois jusqu'à créer une cheminée sur toute la longueur de l'arbre. Certaines espèces de termites peuvent aussi directement loger à l'intérieur du tronc comme c'est souvent le cas chez les gros Grignon (*Sextonia rubra* (Mez) van der Werff) sénescents.

EFFICACITE DE LA DEGRADATION

Les termites possèdent de nombreuses adaptations qui leur sont propres pour dégrader de façon très efficace la matière organique :

- Une organisation sociale en colonie comprenant des castes : ouvrier, soldat, larve, larve néoténique, sexués, avec une distribution rigoureuse des tâches nécessaires à la survie et au développement de la colonie.
- Des organismes symbiotiques présents dans leurs tubes digestifs pour mieux dégrader la matière organique et notamment le bois. Les termites inférieures comme les rhinotermideae possèdent des flagellés symbiotiques alors que les termites supérieurs (termitideae) disposent d'une flore gastrique bactérienne (Ottesen et Leadbetter, 2011) ainsi que des enzymes spécifiques.
- un grand nombre d'individus par colonie chez la plupart des espèces.
- Une « intelligence » collective où la survie de la colonie prime sur la survie de l'individu.
- Une remarquable capacité à la prospection et à la recherche de ressources adaptées ; ainsi la pression trophique sur la matière organique ressource dans la zone de prospection d'une colonie est quasiment constante.

LES TERMITES ET L'HOMME

Etant données leurs aptitudes et leur efficacité dans la dégradation du bois les termites ont depuis longtemps perturbé l'équilibre des édifices érigés par l'homme, dans les zones où ils sont présents. Considérés alors comme nuisibles dans les constructions et les zones urbaines, on les chasse aussi de certaines agricultures extensives tropicales, exemple la canne à sucre, (Duboisset et Seignobos, 2005).

En raison de la mondialisation du commerce et l'accroissement du volume des marchandises transportées, le nombre d'espèces introduites dans de nouveaux milieux par l'homme a augmenté de façon spectaculaire. Certaines de ces espèces ont colonisé de nouveaux espaces, générant de graves problèmes environnementaux et économiques. C'est le cas de *Coptotermes formosanus* qui est reconnue comme l'une des espèces envahissantes les plus nuisibles ; originaire de Chine, ce termite s'est répandue dans de nombreuses régions tropicales et subtropicales du monde entier au cours des 400 dernières années, y compris au Japon, à Hawaï et au sud des USA (Kirker et al., 2012). De même, *Reticulitermes urbis* qui est un termite originaire des Balkans a été récemment décrit et introduit dans les villes de l'Europe du Sud (Leniaud et al., 2010). En 2003, Su a estimé que le coût annuel mondial de la lutte contre les termites et la réparation de dommages s'élève à 20 milliards de US$ (Jasmi et Ahmad, 2011).

Les insectes sociaux sont particulièrement bien adaptés pour coloniser de nouvelles régions (Moller, 1996), et cette capacité invasive est considérée comme étant due à certains de leurs traits d'histoire de vie telle que la structure sociale, le système de reproduction et de mode de dispersion. La plupart des études concernent les hyménoptères invasifs sociaux, cependant les termites pourraient fournir un modèle comparatif prometteur pour comprendre les invasions biologiques. Malheureusement, seules quelques espèces de termites envahissantes ont été étudiées à ce jour (Vargo et Husseneder, 2009).

La récente progression des termites urbaines dans les régions tempérées européennes, a considérablement augmenté le nombre de sinistres dans les constructions en France ces vingt dernières années (Paulmier FCBA com. pers.). La plupart des villes européennes sont construites en utilisant des bois tempérés : chênes, résineux non résistants aux termites. De nombreuses bâtisses anciennes (maison à colombages, lesquels sont souvent traités pour une grande partie) et récentes ont une structure en bois ; de plus, de nombreux meubles anciens ou œuvres d'art sont potentiellement de la nourriture pour termites. Le risque économique et culturel apporté par ces termites urbaines invasifs est donc bien réel. C'est pourquoi, il a été créé une loi termite votée le 8 juin 1999 qui oblige le vendeur d'un bien immobilier à faire un contrôle parasitaire et à déclarer la présence ou l'absence de termites dans sa transaction.

En Guyane, la loi termite s'applique aussi dans tout le département et les sinistres sont fréquents, surtout lorsque les constructions ne sont pas entretenues ou que les essences de bois utilisées ne sont pas résistantes aux termites. Les risques pour les constructions sont plus importants qu'en zone tempérée : il y a plus d'espèces, plus virulentes et qui sont actives toute l'année. Les rares études sur les espèces citadines de Guyane dénombrent au moins 4 genres (*Nasutitermes, Coptotermes, Heterotermes, Cryptotermes*) (Lefeuve, 1990; Mouras et al., 2001). De plus, les observations qui ont été faites en Guyane ces dernières décennies montrent qu'il y a une évolution de la représentativité des espèces domestiques urbaines.

L'objectif de la thèse est donc d'estimer la diversité des termites xylophages en forêt et dans différents milieux naturels ou perturbés. De comprendre comment évolue cette diversité en fonction de la saison et de l'attractivité plus ou moins forte de différentes essences de bois. Ainsi il nous appartiendra de mieux interpréter l'écologie et la biologie des termites xylophages dans leur milieu naturel à la fois pour mieux appréhender les risques dans la construction et d'avantage s'en prémunir mais aussi pour caractériser plus justement la durabilité naturelle des bois aux termites.

PREMIERE PARTIE : ETAT DE L'ART

LA FORET, L'ARBRE ET LE BOIS

LA FORET TROPICALE HUMIDE

Les forêts denses sempervirentes (Figure 1) se situent dans des zones où la pluviométrie annuelle est supérieure à 2000mm avec moins de trois mois secs par an. Elles sont caractérisées par une structure complexe, une grande richesse floristique et animale et une prédominance d'essences feuillues pouvant atteindre 40-50 mètres de hauteur. La canopée reste feuillée toute l'année, chaque arbre ayant un rythme propre de défoliation.

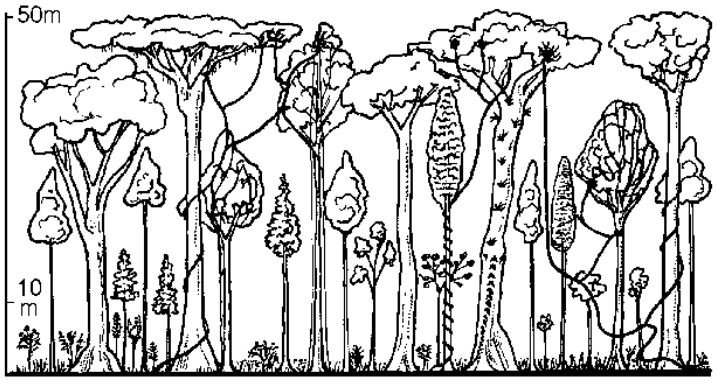


Figure 1: Forêt dense humide sempervirente (d'après les accords de Yangambi de 1956).

Les forêts denses humides semi-décidues (Figure 2) correspondent à une pluviométrie annuelle comprise entre 1000 et 2000 mm/an avec moins de six mois secs. Leur structure et leur composition floristique varient beaucoup en fonction de la pluviosité et des sols. Moins riches en espèces animales et végétales que les forêts sempervirentes, elles sont caractérisées par une chute partielle

des feuilles en saison sèche. On y note une grande richesse en essences commerciales (hauteur 40-45 mètres).

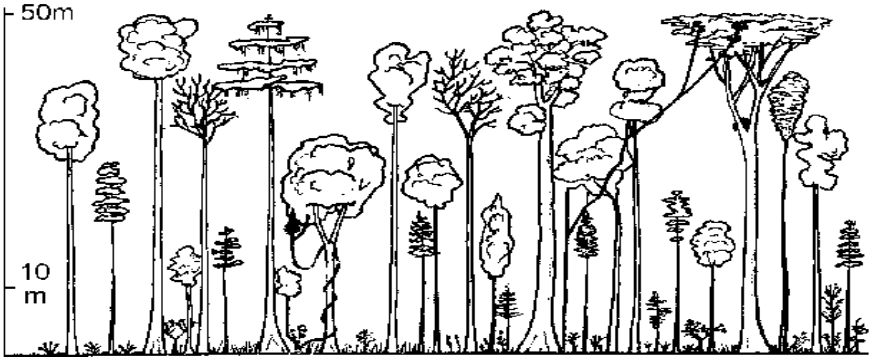


Figure 2: Forêt dense humide semi-décidue

Les forêts de montagne poussent à des altitudes supérieures à 1000 m. Selon le climat, ce sont en général des faciès des forêts denses humides (Figure 3). Les arbres et arbustes sont moins élevés que dans les formations de plaine. Elles sont riches en mousses et lichens épiphytes et espèces ombrophiles.

Figure 3: Forêt dense humide de montagne

Les mangroves sont des formations sempervirentes côtières poussant en dessous du niveau de la mer. Les espèces végétales, peu nombreuses, doivent supporter l'immersion temporaire en milieu halophile. Cet écosystème particulier offre un potentiel important de production diversifiée (bois, tanin, animaux marins...). Il est fragile, au même titre que les forêts marécageuses, ripicoles ou périodiquement inondées (Figure 4). Ces forêts sont étroitement liées à la dynamique hydrique du milieu qui les caractérise.

Figure 4: Mangrove

Avec 8 millions d'hectares, la forêt guyanaise recouvre 91,8% du territoire (F.A.O., 2008), cette surface représente 35,95% soit plus du tiers de la surface forestière française (F.A.O., 2008; I.F.N., 2008) mais à peine plus de 2% des 350 millions d'hectares de l'ensemble forestier amazonien, le plus grand massif de forêt tropicale humide au monde. La forêt guyanaise appartient à 99% au domaine privé de l'Etat, 5.5 millions d'hectares étant gérés par l'ONF et 2 millions d'hectares constituant au sud la zone cœur du Parc amazonien de Guyane (Tendron, 2012).

Avec plus de 1500 espèces d'arbres répertoriées contre 130 en métropole, la forêt guyanaise se caractérise par une diversité biologique remarquable et présente des enjeux forts de conservation. Elle est par contre très hétérogène avec plus de 200 espèces d'arbres différentes recensées à l'hectare.

L'ARBRE ET LE BOIS

Un arbre (gymnosperme ou angiosperme) est un végétal ligneux ayant une tige nue et non ramifiée dès la base, d'une hauteur supérieure ou égale à cinq mètres ou susceptible d'atteindre cette dimension à maturité *in situ* (I.F.N., 2009).

Le passage de la plantule à l'arbre est effectué grâce au fonctionnement des méristèmes primaire et secondaire. La croissance en longueur est réalisée par les méristèmes primaires (bourgeons terminaux et latéraux) qui permettent la création et l'allongement des axes ramifiés (croissance en hauteur de l'arbre et développement du houppier). Les cellules des méristèmes primaires se divisent activement et présentent des caractères cytologiques particuliers: petite taille, rapport

nucléocytoplasmique élevé, nucléoles de grande taille, organites peu structurés, vacuoles réduites, densité en ribosomes élevée et parois minces. La croissance en diamètre est réalisée par les méristèmes secondaires (le cambium libéro-ligneux et le cambium subéro-phellodermique) qui permettent L'épaississement des axes générés par la croissance primaire.

L'assise génératrice cambiale libéro-ligneuse produit un ensemble de tissus d'origine secondaire à parois lignifiées : le xylème ou liber côté écorce et le xylème ou bois au sens strict côté moelle. Cette croissance en diamètre se fait à partir de l'extérieur de l'axe ligneux.

Il existe des végétaux ayant un port arboré comme les palmiers ou les bambous dont certaines espèces peuvent dépasser 20 mètres de hauteur et être constituées d'un matériau ligneux très similaire à du bois, par exemple le Patawa (*Jessenia bataua*) qui est utilisé comme « bois » par les populations forestières l'Amazonie. Néanmoins, on ne les classe généralement pas comme des arbres car ils ne disposent pas de cambium. Même si leur tronc est aussi rigide que du bois d'arbre, on ne les considère pas comme ayant du bois.

La section transversale d'un tronc d'arbre est constituée de différentes parties. En partant de l'extérieur vers l'intérieur, on distingue les parties ci-après (Figure 7) :

- L'écorce

  Elle est constituée du suber (écorce externe), d'une assise subéro-phellodermique, du phelloderme et du liber (écorce interne vivante). Le suber aussi appelé le liège a un rôle de protection hydrique, mécanique et physique. L'assise subéro-phellodermique produit le suber vers l'extérieur et le phelloderme (parenchyme secondaire) vers l'intérieur. Le liber, appelé également phloème, a un rôle de conduction de la sève élaborée depuis les feuilles des arbres jusqu'aux différents organes de l'arbre. La sève contient des glucides (principalement du saccharose), des hormones, des acides aminés et autres substances nécessaires à la croissance.

- Le bois

  Le bois (xylème secondaire) a trois rôles (i) Un rôle de conduction de l'eau et des minéraux dissous (nitrate et phosphate…), (ii) Un rôle mécanique dans la construction de l'arbre, (iii) Un rôle de stockage de l'eau et des éléments nutritifs (sous forme d'amidon ou de sucres). Il est constitué de l'aubier et du duramen.

L'aubier ou bois fonctionnel assure aussi la conduction de la sève brute (eau + sels minéraux) depuis les racines jusqu'aux feuilles. Il est un lieu de stockage de nutriments, amidon et sucres (Navi et Heger, 2005), mobilisables par l'arbre et peut mettre en place des mécanismes de défense contre ses prédateurs grâce aux parenchymes restés vivants et susceptibles de synthétiser des composés chimiques bioactifs.

La duraminisation se produit à l'intérieur de l'axe ligneux, plusieurs années après la genèse du xylème secondaire et coïncide avec la mort des dernières cellules vivantes de l'aubier. Elle est souvent accompagnée par la synthèse de métabolites dits secondaires (Rowell, 2005) qui sont des petites molécules bioactives pouvant se loger dans les porosités nanométriques de la paroi cellulaire, ce qui confère au bois parfait (le duramen externe) une résistance accrue aux prédateurs de la matière ligneuse. Le duramen qui constitue un rempart contre la consommation du bois depuis l'intérieur mort de l'axe par les organismes xylophages, ne remplit plus qu'un rôle mécanique.

Le bois le plus au centre du tronc (core wood pour les anglo-saxons) a été mis en place quand l'arbre était jeune et il est couramment appelé « le bois juvénile ». Il a généralement des propriétés différentes du bois dit « mature » produit par un arbre adulte dans des conditions d'environnement différentes de la phase juvénile (accès à la lumière, influence du vent …). Ce bois juvénile, dans un arbre âgé, correspond au duramen interne où le bois est le plus vieux et où le vieillissement chimique des métabolites secondaires leur a souvent fait perdre une bonne partie de leur efficacité protectrice (phénomène fréquent de tronc creux attaqué par les champignons ou les termites).

Il est fréquent d'observer des marques de croissance en section transversale, on les nomme cernes de croissance (en milieu tempéré, ces cernes correspondent à une année de l'arbre, ils traduisent l'activité cambiale, avec une zone de forte croissance en début de période végétative (bois initial) et une période de ralentissement de croissance (bois final) ainsi qu'une limite de cerne marquant la période à laquelle sous un stress environnemental le cambium arrête de produire du bois. Les cernes de croissance sont visibles sur la coupe transversale d'un arbre sous formes d'anneaux concentriques plus ou moins épais et plus ou moins sombre.

COMPOSITION DU BOIS

Chaque espèce est caractérisée par le « plan ligneux » de son bois, véritable schéma de construction du matériau de l'arbre (type, morphologie et distribution des différentes cellules constitutives du bois), dont l'exécution peut s'adapter aux aléas de la croissance de l'arbre. Le plan ligneux s'établit en analysant des coupes dans trois plans perpendiculaires (Keller, 1994), une coupe radiale (dans le plan passant par la moelle), une coupe transversale (perpendiculaire à l'axe de la tige) et une coupe tangentielle (plan excentré et parallèle à l'axe de la tige) (Figure 6). Ces plans de coupe sont des références incontournables pour se repérer et comprendre la mise en place et les propriétés du bois.

La cellule est l'élément de base de la structure du bois (Figure 5). Ses dimensions et sa géométrie sont étroitement liées à sa fonction dans l'arbre. La fibre (ou trachéide) est l'élément le plus étudié. Une partie des propriétés peut s'expliquer par sa géométrie que l'on peut caractériser par la longueur, le diamètre et l'épaisseur de la paroi.

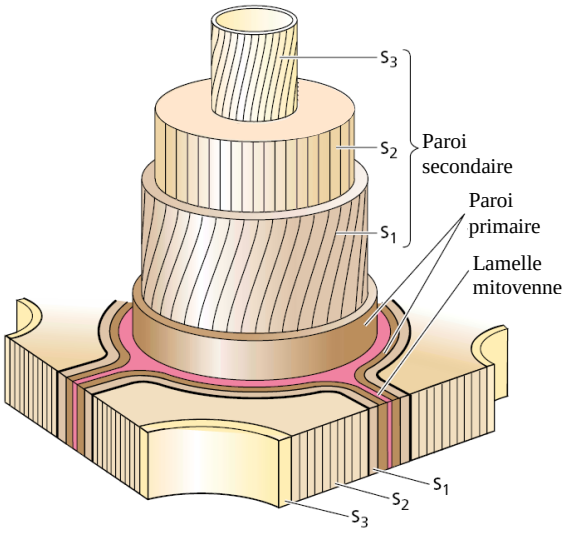
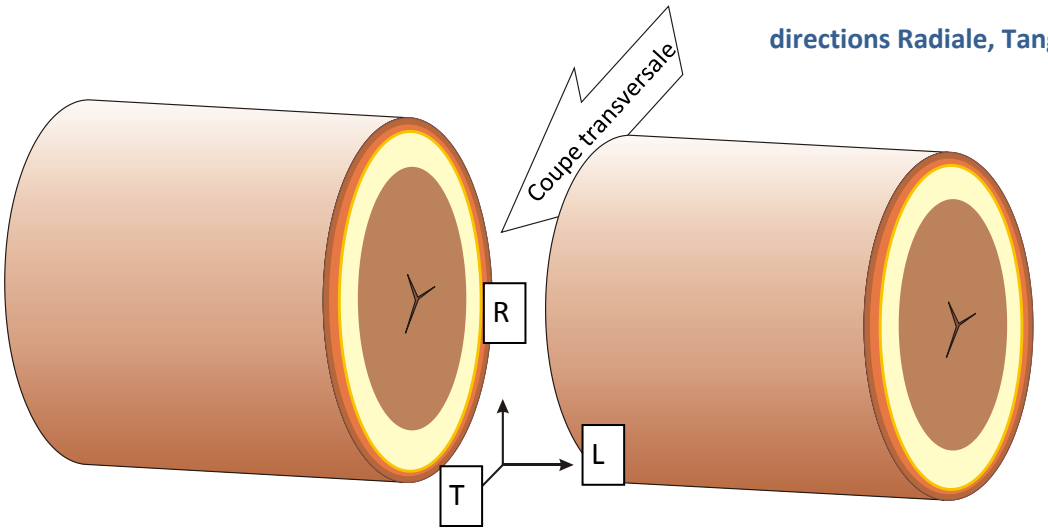


Figure 5: Représentation schématique de la fibre et des couches qui constituent la paroi cellulaire (Keller, 1994)

Figure 6 : Orientations du plan ligneux : coupe transversale, directions Radiale, Tangentielle et Longitudinale.



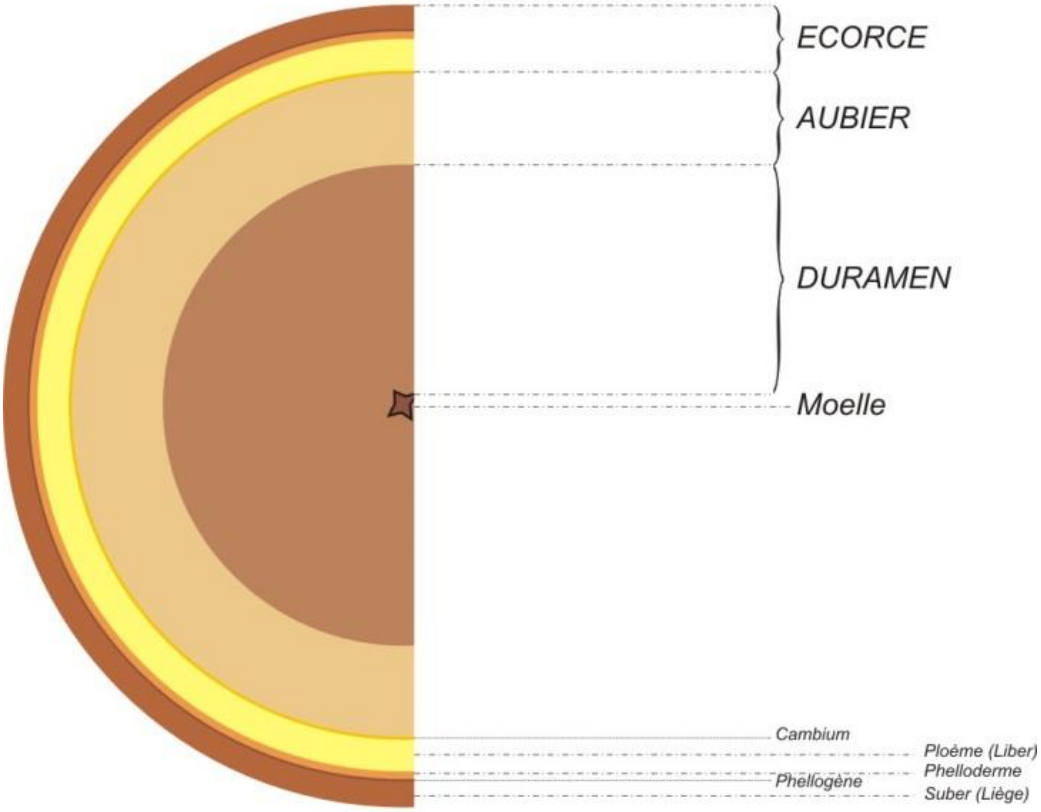


Figure 7: Coupe transversale d'un arbre (différentes parties)

La structure de la paroi est comparable au béton armé, la lignine se comportant comme le ciment et la cellulose comme l'armature métallique et les hémicelluloses renforcent cette armature se comportant comme du fil de fer attachant ces barres métalliques entre elles (Figure 8).

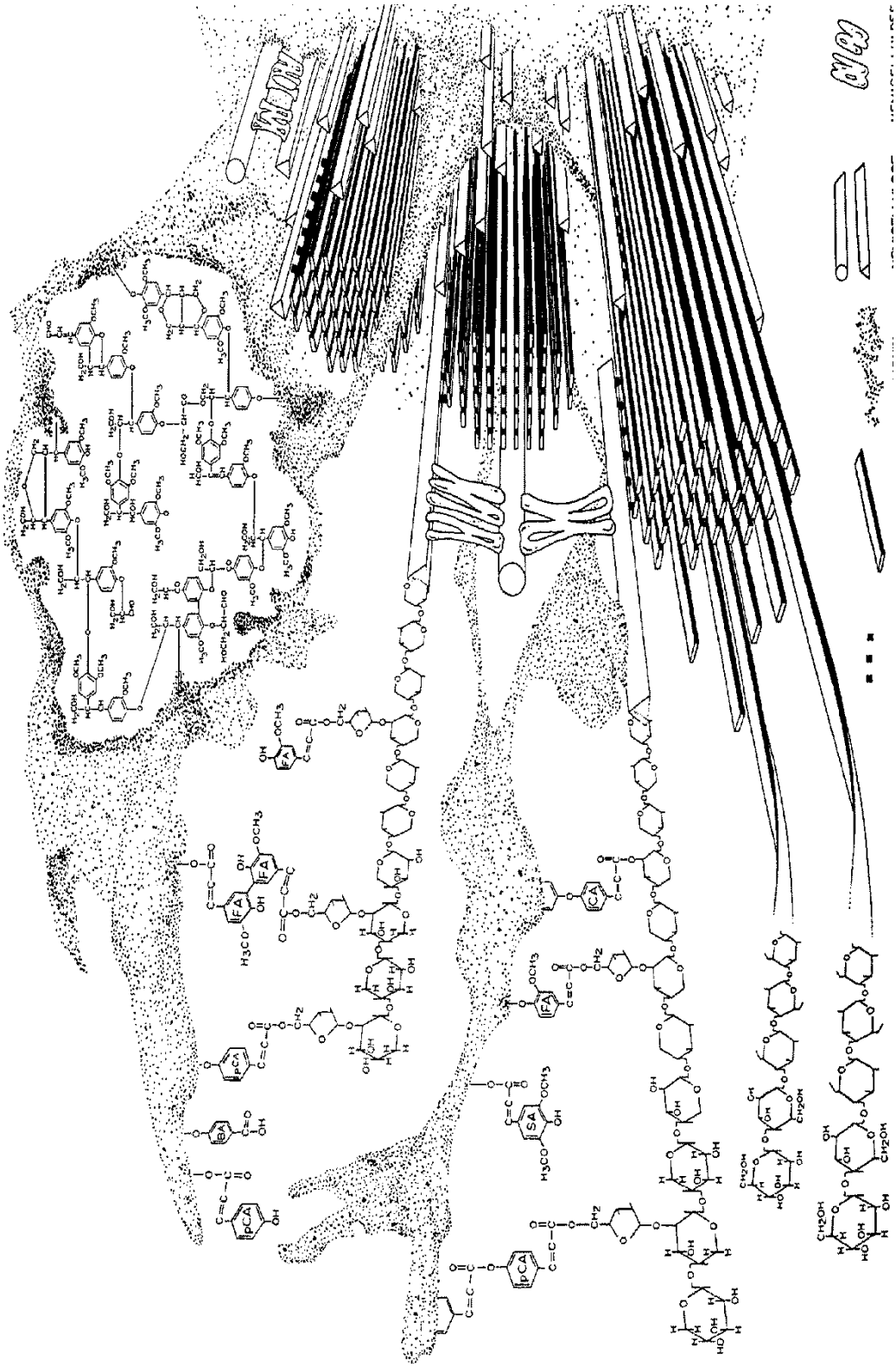


Figure 8: Structure de la paroi secondaire d'une fibre du bois (Bidlack et al., 1992)

La cellulose est un homopolysaccharide linéaire constitué d'unité de β-D-glucopyranose (cellobiose ; Figure 9) reliées par des liaisons glucosidiques β (1→4). Elle représente entre 40 à 50% du bois (Navi et Heger, 2005). Elle a une structure cristalline qui la rend à la fois très rigide et très stable. Elle est organisée en faisceaux de nano-fibres (les micro-fibrilles) orientés de manière différente dans les différentes couches et sous couches de la paroi (Figure 9).

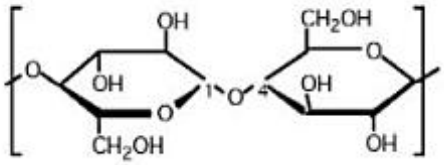


Figure 9: Unité de cellobiose de la cellulose et liaison glucosidique β (1->4) (Navi et Heger, 2005)

Les hémicelluloses sont aussi des polysaccharides (Figure 10) qui ne sont pas constituées que de glucoses comme la cellulose, mais de nombreux sucres comme les hexoses et pentoses (Navi et Heger, 2005). Celles des feuillus sont généralement plus riches en pentoses que celles des résineux qui sont riches en hexoses (souvent liées aux microfibrilles de cellulose).

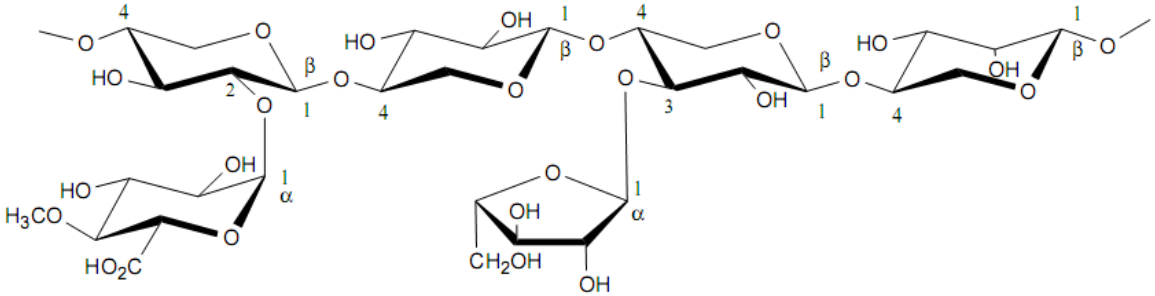


Figure 10: Schéma structural d'hémicellulose de feuillus (Laine, 2005)

La lignine est la substance la plus abondante après la cellulose dans le bois en proportion plus variable, en fonction des essences et de la nature du bois (bois de compression des résineux plus riche en lignine par exemple). C'est un polymère polyphénolique (Adler, 1977) dont les unités de base qui la composent (Figure 11) : alcool trans-coniférylique, alcool trans-sinapylique et alcool trans-p-coumarylique (Navi et Heger, 2005) varient en proportion selon les essences.

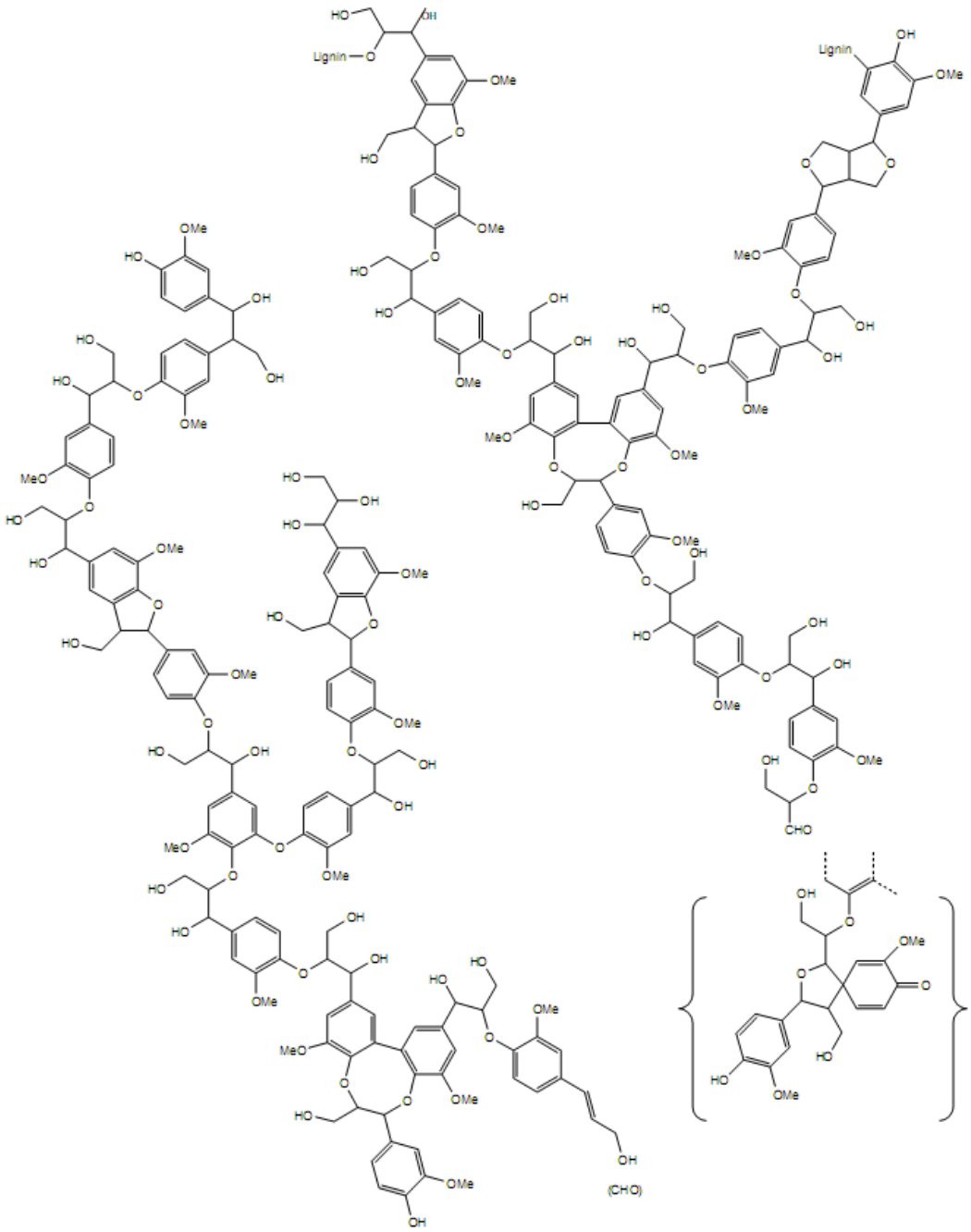


Figure 11: Schéma structural de la lignine (Brunow et al., 1998; Laine, 2005)

DURABILITE DES BOIS

La durabilité naturelle d'un bois parfait (duramen) est sa résistance intrinsèque aux attaques d'organismes vivants responsables de sa dégradation. Cette durabilité est conditionnée par la résistance propre du bois (plus ou moins grande toxicité de ses molécules constitutives) et par les conditions externes biotiques (présence/absence d'insectes xylophages ou de champignons lignivores) ou abiotiques température, humidité, rayonnement, lessivage… Evidemment, les conditions externes peuvent évoluées durant toute la période de dégradation du bois qu'il soit en forêt ou mise en œuvre dans une construction humaine, C'est pourquoi, il est nécessaire de définir des standards de dégradation afin de déterminer la durabilité naturelle d'un bois (Fougerousse 1960).

Le classement de la durabilité des bois est défini par la norme française/européenne 350-1 (AFNOR, 1992). En France, c'est une norme cadre qui renvoie à des normes d'essais, lesquelles doivent être alors utilisées avec des aménagements (notamment pour l'échantillonnage et le nombre d'éprouvettes)

La durabilité est classée en fonction des différents agents responsables des attaques biologiques. Différents indices définissent la sensibilité aux agents de dégradation : une échelle de cinq pour les champignons lignivores, deux niveaux pour les coléoptères de bois sec et trois niveaux pour les termites et les térébrants marins. On évalue le classement soit par des essais au champ soit par des essais de laboratoire.

CLASSEMENT DE LA RESISTANCE AUX CHAMPIGNONS LIGNIVORES

Pour les essais de champ selon la norme EN 252 (AFNOR 1989) on installe les éprouvettes à tester plantées dans un champ pendant 5 ans minimum. L'observation des attaques est faite au fur et à mesure que le temps passe, on affecte une notation visuelle à l'attaque, allant de 0 à 4 (Tableau 1).

Quand l'éprouvette arrive à la note 4 on compare sa durée de vie avec un lot témoin (entièrement en aubier ou en une essence dont la durabilité se comporte comme de l'aubier) soumis aux mêmes conditions. On a de ce fait une estimation de la durabilité de nos bois testés (Tableau 2).

Tableau 1: Notation visuelle de la dégradation du bois

Indice de dégradation du bois	Description	Symptômes
0	attaque nulle	Aucun changement perceptible
1	attaque légère	Changement qui se révèle par une modification de couleur ou par une dégradation très superficielle, ramollissement du bois, à une profondeur de 1mm
2	attaque modérée	Changements qui se révèlent par le ramollissement du bois en profondeur approximative de 2 à 3 mm sur toute la partie de la pièce.
3	attaque sévère	Dégradation significative du bois à une profondeur de 3 à 5 mm sur une grande surface, ou par ramollissement à une profondeur supérieure (10-15 mm) sur une surface limitée
4	Rupture	Casse du piquet dans le terrain (l'expérimentateur tape avec un maillet pour voir si ça casse ou non)

Tableau 2: Classe de durabilité des bois après essais de champ

Classes de durabilité	Description	Résultats des essais de champ exprimés en valeur de x (années)*
1	Très durable	x>5
2	Durable	3<x≤5
3	Moyennement durable	2<x≤3
4	Faiblement durable	1.2<x≤2
5	Non durable	x ≤ 1.2
* $x = \frac{\text{vie moyenne des éprouvettes testées}}{\text{vie moyenne des éprouvettes témoin}}$		

Pour les essais en laboratoire selon la norme EN 113 (AFNOR 1996) les éprouvettes sont stérilisées puis soumises à l'attaque de champignons de souche référencée et très virulente. Depuis 2006, il existe aussi le document XP Cen TS 15083-1 qui permet d'évaluer la durabilité naturelle vis à vis des champignons basidiomycètes, 15083-2 vis à vis des pourritures molles.

En milieu tropical on utilise 4 champignons (des basidiomycètes) bien connus pour leur virulence, *Antrodia sp.*, *Coriolopsis polyzona*, *Lentinus squarrosulus* et *Pycnoporus sanguineus*. On expose les éprouvettes pendant 16 semaines à l'attaque de champignons. Le critère retenu pour évaluer la durabilité vis à vis des champignons est la perte de masse (sur base anhydre)

Les éprouvettes témoins sont constituées d'aubier (Tableau 3).

Tableau 3: Classe de durabilité du bois après essais en laboratoire

Classes de durabilité	Description	Résultats des essais de laboratoire exprimés en valeur de perte de masse (x*)
1	Très durable	x≤0.15
2	Durable	0.15<x≤0.30
3	Moyennement durable	0.30<x≤0.60
4	Faiblement durable	0.60<x≤0.90
5	Non durable	x > 0.90
* $x=\frac{\text{perte de masse moyenne des éprouvettes testées}}{\text{perte de masse moyenne des éprouvettes témoin}}$ En se basant sur le champignon le plus défavorable		

Les essais des champignons de pourriture molle sont également réalisés d'après la norme XP ENV 807 (AFNOR, 2001) où l'on voit l'effet de 5 champignons en laboratoire sur différentes planchettes de l'essence + témoin (aubier pin sylvestre ou essence non durable). Des études plus proches de la réalité du terrain en forêt sont réalisées en utilisant en laboratoire un essai dérivé de l'essai de champ (Royer, 2008).

CLASSEMENT DE LA RESISTANCE AUX TERMITES

La norme EN 118 (AFNOR 2005) a été mise au point pour des termites européens du genre *Reticulitermes*. L'essence de bois qu'on veut tester est découpée en éprouvettes de section 50 x 50 x 10 mm (L, R, T), le bois ayant une humidité stabilisée à 12%. On prélève 250 ouvriers et entre 3 à

13 soldats et nymphes de termites qu'on met dans un cylindre en verre de 25 mm de diamètre et 110 mm de hauteur. Dans ce cylindre on introduit soit du sable fin quartzeux blanc formé de grains de silice cristallisée, très pur (99,5% de silice), exempt de toute substance organique, préalablement humidifié (un volume d'eau distillée pour quatre volumes de sable), soit du silicate d'aluminium, de fer et de magnésium (avec une humidité de 300%, soit 300 ml d'eau pour 100 g de substrat). On remplit le cylindre au 2/3 de son volume. A un quart du tube dans le sable on introduit un morceau de bois prélevé avec les termites (environ 0,5 g). A la base du tube on met un intercalaire (rondelle en aubier, 1 mm d'épaisseur) entre le contenu du cylindre et le bois à tester. Le cylindre est fixé sur le bois à tester de manière étanche avec un produit dit adhésif, non attaquable et non toxique pour les termites. A l'autre extrémité on met un couvercle en aluminium ou en verre évitant la fuite des termites et l'évaporation d'eau (Figure 12). Les essais durent huit semaines au terme desquelles on dénombre les termites vivants (le test est validé si le taux de survivants est supérieur ou égal à 50% pour les témoins de virulence) et on quantifie les galeries ou tunnels sur les éprouvettes puis on donne une notation visuelle (Tableau 4). Après cette notation on applique une classe de durabilité du bois (**Tableau 5**).

Tableau 4: Indice visuel de dégradation du bois par les termites (version antérieure à 2005)

Cotation visuelle	Description	Symptômes
0	attaque nulle	Aucun changement perceptible
1	tentative d'attaque	Nettoyage ou effleurage superficiel de profondeur échappant à toute mesure
2	attaque légère	Attaque superficielle (<1 mm) et limitée en étendue à au plus ¼ de la surface exposée, ou forage unique de profondeur inférieure à 3mm à l'exclusion de toute autre trace d'attaque
3	attaque moyenne	Attaque superficielle (<1 mm) et s'étendant sur plus de ¼ de la surface exposée, ou érosion (de 1 mm à 3 mm) sur une surface inférieure ou égale au ¼, ou forages ponctuels à 3mm mais ne s'étendant pas en cavernes
4	attaque forte	Erosion sur plus de ¼ de la surface exposée, ou attaque pénétrante supérieure à 3mm s'étendant en cavernes dans la masse de l'éprouvette

Tableau 5: Classe de durabilité du bois vis à vis des termites

Classes de durabilité	Description	Notation d'attaque de termites
D	Durable	0 et 1
M	Moyennement durable	2
S	Sensible	3 et 4

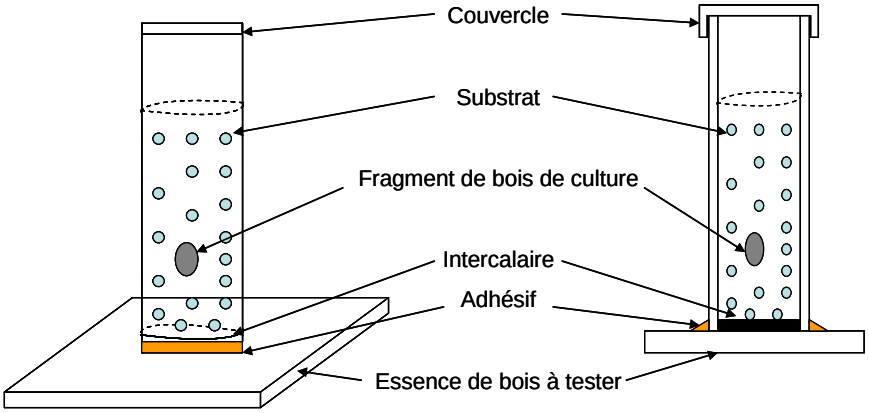


Figure 12: Dispositif mis au point pour tester la dégradation du bois par les termites européens

Ces essais fonctionnent assez bien avec *Reticulitermes santonensis*, car cette espèce se domestique facilement. Les essais qui ont été réalisés avec des *Nasutitermes* sp. en Guyane (Amusant, 2003) n'ont pas été concluants, les termites étant trop stressés (par leur séparation de la colonie), ils s'enfuyaient ou mourraient rapidement.

LES CLASSES D'EMPLOI DES BOIS

La classe d'emploi des bois selon la norme EN 335-1 (AFNOR 2009), anciennement classe de risque biologique, définit les risques auxquels est exposée une pièce de bois lorsqu'elle est mise en œuvre dans un ouvrage, le principal risque étant surtout la fréquence d'humidification de la pièce.

Il y a souvent confusion, dans le milieu professionnel, entre les classes d'emploi et les classes de durabilité, puisqu'elles sont notées par des indices différents. Par exemple, le wacapou est une essence très durable, sa classe de durabilité est de 1. Cette très bonne durabilité lui permet d'être utilisé en classe de risque biologique 4.

Tableau 6: Classe d'emploi d'un bois

Classes d'emploi	Description	Exemples
1	Bois placés à l'intérieur d'une maison, à l'abri des intempéries	Parquet, meubles…
2	Bois placés à l'intérieur d'une maison mais qui peut être soumis à un risque d'humidité ponctuelle	Charpente, éléments de toiture…
3	Bois placés en extérieur au-dessus du sol, 3.1 protégés 3.2 non protégés	Bardage protégé par un débord de toiture suffisant Fenêtre, porte d'entrée, revêtements extérieurs…
4	Bois placés en extérieur et soumis a une humidité permanente	Clôtures, poteaux, passerelles extérieures…
5	Tous les ouvrages en bois en contact avec l'eau de mer	Jetées, pontons…

LES TERMITES ET LEUR PLACE DANS LE MONDE

Les spécialistes dénombrent 2858 espèces de termites décrites dont 537 sont situées dans la zone Néotropicale (Constantino, 2007).

Ces insectes possèdent un appareil buccal de type broyeur (Grassé, 1949). Certaines espèces qui dégradent le bois et les matériaux cellulosiques ont un impact économique important qui leur confère un statut de nuisible pour les activités humaines. On ne parle ici que de 10% des espèces qui sont xylophages (mangeur de bois) (Lima et Costa-Leonardo, 2007). Cette minorité suffit à leur donner une mauvaise réputation. Pourtant les termites sont en grande majorité des humivores. Par exemple, ils consomment 24 à 32% de la production annuelle des feuilles tombées dans une forêt tropicale en Malaisie (Matsumoto et Abe, 1979) ou encore 63% de litière d'herbacées d'une savane nigériane (Wood, 1978).

Ils font partie des espèces dominantes dans l'écosystème terrestre tropical (La Fage et Nutting, 1978) et se répartissent depuis les forêts tropicales, dans les savanes et jusqu'aux régions très arides (Lee et Wood, 1971; Wood, 1978; Wood et al., 1982; Eggleton et al., 1996).

La biomasse des termites est très importante (Fittkau et Klinge, 1973; Eggleton et al., 1996), représentant environ 100kg/ha (soit 73kg par terrain de foot) en forêt tropicale (Abe et Matsumoto, 1979), et avec les fourmis ils restent le groupe animal le plus abondant dans le monde (Hölldobler et Wilson, 1990).

La raison de cette incroyable abondance viendrait autant d'une organisation sociale bien développée que de l'existence de symbioses avec des microorganismes, leur conférant une capacité extraordinaire à digérer la cellulose servant d'aliment fournisseur d'énergie (Higashi et Abe, 1996; Costa-Leonardo et al., 2002).

Les termites rentrent dans les processus de recyclage des nutriments par trituration, décomposition, humification, minéralisation de produits cellulosiques puis la formation du sol (Tayasu et al., 1997; Holt et Lepage, 2000; Costa-Leonardo, 2002).

Ils sont bien connus comme étant des ingénieurs de l'écosystème (Lawton, 1997; Dangerfield et al., 1998), c'est à dire que ce sont des organismes qui modifient la structure des habitats et par ce biais affectent la disponibilité en ressources pour les autres espèces en modifiant physiquement des matériaux de façon biotique et abiotique (Shea et Chesson, 2002).

De par leur biomasse élevée, les termites servent d'aliment à un grand nombre d'organismes (Wood et Sands, 1978) et ont donc un rôle primordial dans l'écosystème (Eggleton et al., 1996). Cela signifie que l'élimination d'une ou plusieurs espèces de termites dans un écosystème causerait de nombreuses pertes d'espèces d'autres organismes qui dépendent de ces insectes pour survivre et se reproduire. De plus, les termitières servent d'abri à une faune diversifiée, en incluant les arthropodes, les vertébrés et d'autres groupes. Par la suite, les nids abandonnés servent de substrat pour le développement de différentes plantes (Lima et Costa-Leonardo, 2007).

GENERALITES SUR LES TERMITES

Ces insectes ont un développement similaire aux blattes, de type hémimétabole (Lo et al., 2000; Lo et al., 2003; Inward, Vogler, et al., 2007; Legendre et al., 2008). Il s'agit d'un type de développement progressif, sans stade immobile entre la larve et l'adulte, leurs larves ressemblent à des imagos (adultes) sans ailes. Il y a trois stades : œuf, larve (comporte plusieurs stades) et imago. Lors de chaque mue, les individus se débarrassent intégralement de leur cuticule et par ce biais, ils perdent leurs symbiotes situés dans la partie distale du tube digestif qui elle aussi est tapissée de cuticule. Le mésenteron (partie moyenne du tube digestif), qui est d'origine endodermique et donc dépourvu de cuticule, fait exception (Grassé, 1982).

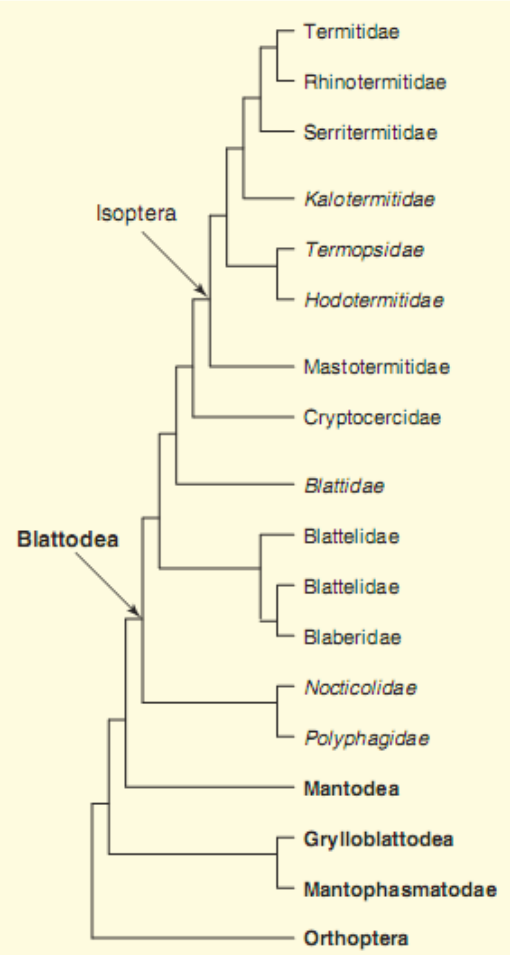


Figure 13: Arbre Phylogénétique. Par l'analyse phylogénétique de traits moléculaires et morphologiques, les termites sont maintenant placés dans les Blattodea. Ordre en gras; *en italique*, les positions non résolues (Korb, 2007)

Les symbiotes sont récupérés pendant les échanges alimentaires sous forme liquide avec ou sans petites particules, on appelle ce procédé la ***trophallaxie***. Elle peut être de type proctodéale (bouche à anus, ce procédé n'est présent que chez les « termites inférieurs ») ou stomodéale, par régurgitation (bouche à bouche) (Grassé, 1949). Outre le transfert de nutriments et de symbiotes, la trophallaxie a aussi un rôle dans le transfert d'information entre les insectes de la colonie et également dans le transfert des phéromones (Grassé, 1982).

ORIGINE DES TERMITES

Les termites (**Figure 13**) sont des insectes sociaux appartenant à l'ancien sous-ordre des Isoptères (Korb, 2007). Cette ancienne classification était basée sur la morphologie des adultes sexués, ceux-ci ayant 2 paires d'ailes de même taille et de même forme (« iso » veut dire « même » et « ptère » veut dire « aile »). Ils sont les plus anciens insectes sociaux, ils existent depuis le Crétacé inférieur, soit depuis 140 millions d'années, période à laquelle les dinosaures étaient présents (Thorne et al., 2000). Bien que la position des termites dans la classification ait été longtemps controversée (Nalepa et Bandi, 2000; Eggleton, 2001), on s'accorde aujourd'hui pour dire que les termites sont des « cafards sociaux » (Lo et al., 2000; Inward, Beccaloni, et al., 2007; Lo et al., 2007). Grâce à des marqueurs moléculaires et à la morphologie de certains traits, ils sont maintenant reconnus comme un clade monophylétique des Blattodea, ayant comme groupe-frère la famille des Cryptocercidae, cafards mangeurs de bois; (Klass et Meier, 2006; Inward, Beccaloni, et Eggleton, 2007).

SCHEMA DE DEVELOPPEMENT DES INDIVIDUS, CASTES ET POLYETHISME

SCHEMA DE DEVELOPPEMENT DES INDIVIDUS

En général, dans le cycle de vie des termites on distingue deux tendances.

(1) Une seule lignée où les faux ouvriers (pseudergates) sont totipotents et se différencient en soldats, pseudo-ouvriers, néoténiques (reproducteurs sexués aptères) et sexués. On retrouve ce type de cycle souvent chez les Kalotermitidés et Termopsidés (Noirot, 1985), mais on le retrouve aussi chez certains Rhinotermitidés du genre *Prorhinotermes* et *Termitogeton* (Roisin, 1988; Roisin, 2000; Parmentier et Roisin, 2003). Les Serritermitidés feraient également partie de cette liste (Bourguignon, Šobotník, Hanus, et al., 2009).

Ce type de cycle de vie est considéré comme ancestral (Abe et al., 1987; Noirot et Pasteels, 1987; Noirot et Pasteels, 1988; Higashi et al., 1991; Legendre et al., 2008; Rupf et Roisin, 2008 ; Bourguignon, Šobotník, Hanus, et al., 2009).

(2) Un cycle de vie comportant deux lignées, une sexuée, l'autre neutre (ouvriers et soldats). Ce cycle est présent chez les familles de Mastotermitidés, Hodotermitidés, la majorité des Rhinotermitidés, et dans tous les Termitidés (Noirot, 1955, 1985a, b; Roisin, 2000).

CASTES ET POLYETHISME

Chez les insectes sociaux le polyéthisme fait référence à la distribution des tâches dans la colonie avec spécialisation d'un individu ou d'un groupe d'individus dans une tâche particulière (ponte, nourrissage, récolte). On distingue classiquement un polyéthisme basé sur la morphologie des individus (polyéthisme de caste), sur leur âge (polyéthisme d'âge) ou encore sur des caractères génétiques (polyéthisme génétique) (Aron et Passera, 2000). Chez les termites il y a généralement trois castes : la caste des ouvriers, celle des soldats et celle des reproducteurs.

CASTE DES OUVRIERS

D'après Grassé (1982), les ouvriers devraient être considérés comme des imagos arrêtés dans leur développement : absence d'yeux composés, d'ocelles, d'ébauches alaires et organes génitaux atrophiés.

Ils construisent les nids, fouragent, nourrissent les larves, les sexués et les soldats, et sont aussi responsables des constructions de galeries (comme le nid, elles sont composées de leur déjection fécale et de grains de sable). Ils peuvent être très agressifs pour défendre leur nid (Šobotník et al., 2012).

Il existe chez certaines espèces un polymorphisme flagrant comme chez *Nasutitermes corniger* (Holmgren, 1910) où les ouvriers ont des tailles différentes.

CASTE DES SOLDATS

Spécialisés pour la défense (Noirot, 1990), ils sont incapables de se nourrir seuls et/ou se font nourrir par les ouvriers (Grassé, 1984; Huang et al., 2008). Traniello (1981) avait montré que les soldats de *Nasutitermes corniger* prenaient part dans la prospection aux ressources alimentaires. Pour Grassé (1982) ils n'ont pas d'autre rôle que la défense de la colonie. Mais trois ans plus tard le comportement de fourragement est confirmé chez les Termitinés (Kaib, 1985), et aujourd'hui chez un Rhinotermitidé (*Heterotermes tenuis*) (Casarin et al., 2008). Ils ont également un rôle dans le transport des œufs (Hanus et al., 2005). D'après Noirot (1990) cette caractéristique de fourragement est une acquisition récente chez les soldats.

Quand le polymorphisme est présent, on peut avoir une différence de taille comme chez *Heterotermes tenuis* (Constantino, 2000) ou une différence plus radicale de la forme de la tête comme chez *Dolichorhinotermes longilabius* (Emerson, 1925).

CASTE DES SEXUES

SEXUES AILLES (GRASSE, 1984)

Ce sont des imagos ailés, de sexe masculin (futur roi) ou féminin (future reine). Ils quittent le nid pendant la période de reproduction et durant le « vol nuptial » ils rencontrent le partenaire avec qui ils se laissent tomber au sol. Une fois au sol ils se débarrassent de leurs ailes et cherchent conjointement un endroit où fonder la colonie lors d'un déplacement où le male suit la femelle (« tandem »). Ils utilisent une cavité comme « chambre royale » (copularium). Le roi et la reine ont la fonction de reproduction au sein de la colonie. Ils assurent l'alimentation des premières larves.

NEOTENIQUES

Ce sont des sexués de remplacement, pour les termites qui ont des pseudergates, les néoténiques sont issus de nymphes appelées « nymphoïdes », pour ceux qui sont des vrais ouvriers ce sont des « ergatoïdes ». Contrairement aux sexués ailés, ils ne quittent pas la colonie, mais ils ont le même rôle. Il y a des individus mâles et femelles assurant ainsi la reproduction. Chez les *Reticulitermes speratus* (famille des Rhinotermitidés) ils peuvent se reproduire par parthénogenèse (thélytoque, c'est-à-dire un néoténique femelle donne une larve femelle (Kawatsu et Matsuura, 2013).

TYPES DE COMMUNICATION

Les ouvriers sont aveugles et n'utilisent donc pas de signaux visuels (Grassé, 1982). Pour pouvoir s'orienter dans des espaces sombres comme les galeries ou même leur propre nid, ils se servent de leur odorat. Outre les phéromones sexuelles servant à la rencontre entre mâles et femelles (Robert et al., 2004), les termites produisent des phéromones de marquage (Moore, 1966; Stuart, 1970). Enfin la reconnaissance entre individus de la même colonie (intracoloniale) et de deux colonies différentes (intercoloniale) se fait grâce à des hydrocarbures cuticulaires (Haverty et Thorne, 1989; Haverty et al., 1999). Les fèces sont aussi impliquées dans le marquage d'odeur (Souto et Kitayama, 2000). Les phéromones servent de balise d'odeur, servant à guider les termites dans leurs déplacements. Toutefois ces balises ne polarisent pas le chemin, la direction est donnée mais pas le sens.

On savait depuis longtemps que chez les termites les soldats produisaient des signaux d'alarme sous forme de vibrations issues des mouvements de l'abdomen ou lorsque ils tapent leur tête sur le substrat (Howse, 1964a; Howse, 1964b; Kirchner et al., 1994). Cela a permis de démontrer que l'orientation à suivre par un termite qui rencontre une piste est donnée par ces vibrations (Evans et al., 2007). Grâce aux vibrations, les termites sont aussi capables d'estimer la taille et la nature de la ressource (Evans et al., 2005; Inta et al., 2007).

CLASSIFICATION EN FONCTION DU MODE DE VIE ET DU TYPE ALIMENTAIRE

MODE DE VIE (ABE ET AL., 1987)

Le classement des termites est de trois types:

(1) "Single-piece nesters", termites qui vivent dans l'endroit où ils mangent, exemple des termites xylophages qui vivent dans le bois sur lequel ils se nourrissent.

(2) "Intermediate nesters", termites qui vivent dans l'endroit où ils mangent mais qui peuvent aussi fourrager à l'extérieur, ils sont également xylophages.

(3)"Separate-piece nesters", termites qui n'habitent pas où ils mangent, ils fourragent à l'extérieur.

TYPE ALIMENTAIRE

Abe (1987) a également suggéré de classer les termites en fonction de la nature du substrat consommé.

Termite de bois humide, termite de bois sec, termite de canopée, termite souterrain, et termite humivore sont distingués. Cependant, la classification par Abe (1987), en se basant sur leur mode de vie, ne tient pas compte du fait que les termites peuvent être hypogés (dans le sol) ou épigés (au-dessus du sol).

Plus tard, une nouvelle classification fonctionnelle quantitative des groupes alimentaires de termites sera proposée, basée sur l'analyse du contenu du tube digestif corrélé à la morphologie et l'anatomie des ouvriers (Donovan et al., 2001).

(1) Groupe I, mangeur de bois, de litière et d'herbacées (souvent des non-Termitidés);

(2) Groupe II, mangeur de bois, de litière et d'herbacées (souvent des Termitidés);

(3) Groupe III, mangeur de morceaux de bois pourris ou humivore qui consomme beaucoup de matière organique (souvent des Termitidés);

(4) Groupe IV, (vrais humivore) humivore qui se contente de peu de matière organique (souvent des Termitidés). La différence par rapport au groupe III se situe au niveau des valves entériques du tube digestifs et de la dureté des mandibules, dans le groupe IV les mandibules sont moins résistantes.

Cette classification est basée sur un gradient d'humification (du groupe I, termites qui mangent des substrats peu dégradés, au groupe IV, termites qui mangent des substrats très dégradés).

Pour les Groupes II, III et IV les ouvriers ont un tube digestif et des mandibules modifiés en fonction de leur position respective sur le gradient d'humification (Tableau 7).

CLASSIFICATION ACTUELLE (EGGLETON, 2001)

Elle est basée sur la synthèse de la classification de Abe (1987) et de Donovan (2001), ce qui permet de distinguer 8 catégories de mode de vie (Tableau 7).

Les catégories de type I à IV, correspondent à différents types alimentaires où l'on distingue une différence significative du rapport C/N, c'est-à-dire des niveaux trophiques différents. Ces différents types suivent donc un gradient croissant d'humification (type I peu humifié, type IV très humifié).

Les termites de type II, consomment des morceaux de bois, de litière et d'herbacées, on place également dans ce type, les termites champignonnistes.

Tableau 7 : Classification des huit catégories de modes de vie (par un "X"; dw=bois sec; ww=bois humide) par rapport au gradient d'humification (abscisse) et le type de nidification par rapport au type de substrat alimentaire (ordonné) (Eggeton, 2001)

Non-termitidés ■ ----------Termitidés---------- ■

Type nidification / type substrat alimentaire ↑

	I		II	III	IV
Single	X dw	X ww			
Intermediate	X		X		
Separate	X		X		
Soil feeding				X	X

→ Gradient d'humification

Un autre classement se base sur la présence de symbiotes contenus dans le tube digestif (association intime et durable entre deux organismes). Des protozoaires (Oxymonadida appartenant à la division des Métamonadines) ou des bactéries symbiotiques du tube digestif sont indispensables pour dégrader la cellulose (Zabel et Morrell, 1992). Les termites, dits inférieurs, sont ceux qui sont associés à des « sporozoaires », et des bactéries pour dégrader la cellulose. Les sporozoaires appartenaient à une classe dans l'embranchement des Apicomplexes, mais d'après une nouvelle nomenclature (Adl et al., 2005) ils appartiennent aujourd'hui au super-groupe des Excavata, du premier-rang des Alveolata et du second-rang des Apicomplexa. Ceux qui sont dépourvus de « sporozoaires » sont considérés comme des termites supérieurs (famille des Termitidés), ils ont quand même des bactéries symbiotiques (Costa-Leonardo, 2002) qui les aident à dégrader la cellulose. Il a été démontré que les termites ont des gènes codants pour la production de cellulase (Watanabe et al., 1998). Cette production est donc assurée par le termite et aussi par les symbiotes (Nakashima et al., 2002; Scharf et al., 2003; Zhou et al., 2007). La production de cellulases de l'hôte et du symbiote est indispensable pour avoir une dégradation complète de la cellulose. Ceci est valable pour les termites inférieurs comme supérieurs (Todaka et al., 2007; Warnecke et al., 2007). La cellulose est dégradée à 60%, dans la partie proximale et moyenne du tube digestif du termite avec l'aide des glandes salivaires (Nakashima et al., 2002), et à 40% dans la partie distale du tube digestif du termite (c'est dans cette partie où se trouvent généralement les symbiotes). Pour la dégradation de la lignine et des hémicelluloses, on ne savait pas encore jusqu'en 2009 quel rôle jouait le termite et le symbiote, mais l'hypothèse que les ligninases soit produite par le termite était la plus soutenue (Todaka et al., 2007; Warnecke et al., 2007; Scharf et Tartar, 2008). On savait en revanche que c'est en passant à

travers l'intestin du termite que la lignine est dégradée (Geib et al., 2008) et que celle-ci serait dégradée dans la partie proximale du tube digestif du termite aidée par les glandes salivaires (Scharf et Tartar, 2008). Aujourd'hui on peut supposer que les symbiotes ne sont pour rien dans la dégradation de la lignine (Tartar et al., 2009; Wheeler et al., 2009) mais la certitude de cette dégradation grâce aux termites doit encore être démontrée.

Une dernière classification se fait sur la façon dont le termite fourrage (recherche d'une ressource), distinguant les « termites souterrains » et « les termites arboricoles ». Bien que cette distinction soit limitée, car on place la plupart des termites dans les « termites souterrains », la famille des Kalotermitidés, qui sont des « termites arboricoles », fait exception. Elle est fréquemment utilisée comme indicateur d'attaque par les entreprises d'expertise établissant les états parasitaires des maisons (expertise indispensable pour la vente d'une maison en France).

COMPORTEMENT POUR LA RECHERCHE D'UNE RESSOURCE

Traniello et Robson (1995) ont démontré que le fourragement chez les termites est aussi efficace que chez les fourmis par rapport à un temps donné sur une même surface.

La recherche de nourriture entraine la construction d'un système de galeries ramifiées sur ou sous le sol, et le dépôt de phéromones de marquage sur le substrat va permettre aux ouvriers et aux soldats de connaître le chemin à prendre (Arab et al., 2005), puis l'orientation se fera grâce à des vibrations (Evans et al., 2007).

RHINOTERMITIDES

L'organisation du système de tunnels par les termites souterrains déterminera l'efficacité de la recherche et l'exploitation des sources dans l'aire de fourragement de la colonie (Traniello et Robson, 1995).

Il a été démontré que les fourrageurs des *Reticulitermes flavipes* et *Coptotermes formosanus* utilisent un système de recherche séparant uniformément les zones à explorer de celles déjà explorées (Su et al., 1984; Robson et al., 1995; Campora et Grace, 2001).

Les termites souterrains exploitent plusieurs types de sources de nourriture simultanément et leur fourragement, qui comprend la construction de tunnels, est influencé par des facteurs

environnementaux comme la température, l'humidité et le type de sol. Chez *Coptotermes formosanus* le nombre de galeries dans le sol augmente significativement avec une forte humidité (Evans, 2003; Su et Puche, 2003). Chez *Reticulitermes hesperus* et *Coptotermes formosanus*, la température et la taille des particules du sol influencent aussi la construction des tunnels (Smith et Rust, 1993).

Les réseaux ramifiés de tunnels correspondent à une stratégie permettant de minimiser la dépense d'énergie pour la recherche de ressource alimentaire (Hedlund et Henderson, 1999).

Certains termites peuvent parcourir (en construisant des cordons ou des galeries) plus d'une cinquantaine de mètres, *Heterotermes tenuis* parcourt 36 m (Camargo-Dietrich et Costa-Leonardo, 2003), pour *Reticulitermes flavipes* cela varie entre 16 et 46 m (Grace, 1990), alors que quelques chercheurs (Su, 1994) montrent une variation plus grande pour la même espèce, entre 9 et 71 m, et pour *Coptotermes havilandi* la distance maximale parcourue est de 33 m par un fourrageur (Costa-Leonardo et Camargo-Dietrich, 1999).

NASUTITERMITINAE

Nous avons choisi comme exemple *Nasutitermes corniger*, qui est un termite très fréquent en forêt guyanaise et qui devient facilement envahissant aux Etats Unis où il a été importé (Scheffrahn et al., 2002). Ces termites construisent des nids fixés en hauteur sur des arbres. Pour se nourrir ils échafaudent des cordons cartonnés qui longent le tronc de l'arbre jusqu'au sol où ils prospectent (ils prospectent également en canopée).

Tout d'abord, il y a quelques soldats qui prospectent. Quand une ressource intéressante est découverte ils recrutent entre 700 et 1000 autres soldats qui explorent en détail l'aire sur laquelle se trouve la source (ils peuvent rester entre 30 et 45 minutes). Le recrutement des ouvriers s'opère ensuite. Le nombre important de soldats impliqués dans ce processus serait dû à une forte pression de prédation (Traniello, 1981).

DIFFERENTS TYPES ALIMENTAIRES (LIMA ET COSTA-LEONARDO, 2007)

Les termites sont tous potentiellement des consommateurs de bois (xylophages), mais seulement 10% d'entre eux sont des xylophages stricts, les autres ont un régime plus diversifié en matériaux organiques se trouvant dans des niveaux de décompositions différents.

Leur préférence alimentaire est donc très diversifiée certains mangent du bois « vivant » (l'arbre est sur pied et vivant), mais ils se trouvent plutôt dans la partie morte du bois (duramen), des herbacées, de la litière, des champignons, des nids d'autres espèces de termites, des excréments et carcasses d'animaux, des lichens et matériaux organiques présent dans le sol (Lee et Wood, 1971; La Fage et Nutting, 1978; Wood, 1978; Noirot, 1992; Sleaford et al., 1996; Miura et Matsumoto, 1998a; Donovan, Eggleton, et Bignell, 2001).

BOIS

Ce régime alimentaire est considéré comme primitif (Grassé et Noirot, 1959), le bois étant un aliment très pauvre en azote il faut que les termites qui en mangent soient très spécialisés pour se développer sur un tel substrat.

L'état du bois (arbre sur pied vivant ou mort, sain ou décomposé) parait être très important pour la préférence de certaines espèces de termites.

Dans le bois des arbres sur pied encore vivants, ils ne consomment généralement que les parties mortes du bois sur l'arbre (exemple: branches et cœur de bois ou duramen). Dans ce cas de figure, on retrouve principalement des termites inférieurs, en incluant les genres de *Zootermopsis* (Termopsidés), *Heterotermes*, *Schedorhinotermes*, *Coptotermes*, *Reticulitermes* (Rhinotermitidés) et des membres de la famille des Kalotermitidés et Mastotermitidés ; par contre il y a rarement des espèces appartenant à la famille des Termitidés (Lee et Wood, 1971; Wood et Sands, 1978).

Non seulement le bois des arbres sur pied encore vivants a une valeur nutritive basse mais en plus le risque d'avoir des produits toxiques est important (Anderson, 1962), le bois y est parfois très dur ou abrasif et peut causer des dégâts irréversibles aux mandibules, c'est ainsi que certaines espèces d'arbres ne sont pas attaquées par les termites (Scheffrahn et Rust, 1983).

Cependant quelques études montrent que ces mandibules, notamment celles des Kalotermitidés, sont consolidés par des particules métalliques (comme le zinc chez *Cryptotermes primus*) permettant une meilleure dureté (Camargo-Dietrich et Costa-Leonardo, 2003; Cribb et al., 2008a; Cribb et al., 2008b).

Le fait d'être sur du bois d'arbre sur pied encore vivant, confère aux termites l'avantage d'être protégé et isolé des températures et humidités extrêmes (Highley et Kirk, 1979).

Dans le bois mort, on retrouve des termites inférieurs et supérieurs qui dégradent le bois à différents niveaux de décomposition (Wood et Sands, 1978). Les mêmes désavantages se retrouvent énumérés ci-après : un rapport bas en azote, une toxicité possible du bois, une dureté et une abrasivité du bois parfois importante. De plus, sur les morceaux de bois coupés il y a une grande fluctuation de température et d'humidité (Highley et Kirk, 1979).

Des champignons peuvent dégrader des morceaux de bois qui sont à l'origine résistants aux termites et les rendre comestibles, mais l'inverse est aussi vrai, ils peuvent les rendre impropres à la consommation des termites. Cela dépend de l'espèce de champignon, du termite et de l'essence sur laquelle se trouve le termite (Sands, 1969; La Fage et Nutting, 1978; Amburgey, 1979; Gilbertson, 1984). La décomposition du bois comporte plusieurs avantages, (1) l'augmentation d'azote et d'autres nutriments, (2) l'augmentation d'humidité, (3) la dégradation de certains produits du bois (cellulose et lignine), (4) l'acquisition de bactéries fixatrices d'azote qui sont associées aux racines à nodules qui se développent dans le bois dégradé, (5) l'accès à des nutriments riches en sporophores et (6) la détoxification du bois et des produits de la plante (Martin, 1979).

On admet que certains termites ne vont dégrader le bois que lorsque celui-ci rentre dans un niveau de décomposition particulier, ce niveau de dégradation favorise la reproduction (Lenz, 1976) et facilite l'établissement de la colonie dans des zones comme le duramen où se stockent beaucoup de toxines (Highley et Kirk, 1979).

On pense que pour accéder à une ressource certains termites sont dépendants de certains champignons qui dégradent le bois. Sands (1969), montre qu'un Kalotermitidé a une réponse positive face à un bois déjà dégradé et face à des extraits de champignons. Cela ne marche pas pour tous les termites, il y a certainement des préférences qui s'opèrent à ce niveau par rapport au champignon et au niveau de dégradation. Il a été mis en évidence que l'odeur phéromonale de certains scolytes ainsi que l'odeur de certains champignons attirent les termites de la famille des Rhinotermitidés (*Reticulitermes*) sur une essence de conifère (Little et al., 2012). L'hypothèse qui persiste encore et qui n'a jamais été vérifiée est que les champignons fournissent des vitamines et quelques « facteurs de croissance » (Grassé, 1949).

HERBACEES ET LITIERES

Il existe deux façons pour les termites d'exploiter ce type de ressource. Ils peuvent les consommer directement (à des niveaux de dégradation différents), les termites sont ici des collecteurs ou "harvesters", on y trouve les sous-familles des Macrotermitinés, Apicotermitinés, Termitinés, Nasutitermitinés, et Hodotermitinés (Bignell et Eggleton, 2000), ou en les offrant à des champignons (la ressource ici sert de substrat), on y trouve la sous-famille des Macrotermitinés, où les individus se nourrissent du champignon.

La consommation directe des parties vivantes des plantes requiert beaucoup d'énergie car les termites doivent fourrager sur une grande distance, couper l'herbe, les feuilles, les jeunes branches et les semences (Darlington, 1982), être compétitifs par rapport aux autres herbivores (Collins, 1982) et maitriser les substances allélochimiques de l'herbe fraiche (Botha et Hewitt, 1978). Tous ces efforts sont compensés par le rapport élevé en azote qu'en retirent les termites par rapport à celui du bois (La Fage et Nutting, 1978).

Le genre *Syntermes* est néotropical (Constantino, 1995), c'est le représentant des "harvesters" par excellence en Guyane française, les autres représentants sont plutôt asiatiques ou africains.

Comme pour le bois, le taux d'azote de la litière varie en fonction de l'habitat (Prestwich et al., 1980), et les termites peuvent la dégrader à différents niveaux de décomposition (Wood, 1978). La sous-famille la plus connue comme comprenant de bons humivores est celle des Apicotermitinés, en particulier le genre *Anoplotermes.*

CHAMPIGNONS

L'association la plus connue est celle des termites de la sous-famille des Macrotermitinés (famille des Termitidés) et un basidiomycète du genre *Termitomyces* (famille des Amanitacées) qui se trouve en Afrique tropicale, en Inde, en Arabie, et dans le sud-est asiatique.

Ces termites sont généralement dominants dans des savanes et les forêts tropicales. On peut les distinguer grâce aux énormes nids qui sortent du sol pour certaines espèces, et peuvent atteindre une dizaine de mètres de hauteur (jusqu'à 6m pour *Macrotermes bellicosus* au Cameroun; Grassé, 1984).

Ces termites fourragent pour trouver les ressources ciblées (les feuilles d'herbacées, racines, branches, feuilles d'autres végétaux), ils les stockent pendant une semaine, les humectent de salive, puis ils les consomment (la digestion de ces ressources n'est pas effective). Ensuite, ils déposent les fèces primaires (produit de la digestion rapide et non-assimilée) sur les meules à champignon, où celui-ci va poursuivre la dégradation de cette ressource. Ce sont les parties les plus anciennes de la meule qui vont être consommées par les termites (Wood et Thomas, 1989; Darlington, 1994).

On sait déjà depuis longtemps que les champignons sont riches en azote et autre nutriments ainsi qu'en enzymes, ils sont capables aussi de détoxifier le bois des produits allélochimiques (Martin et Martin, 1979).

La symbiose termite/champignons est parfaite. Le termite dispose de beaucoup plus de nutriments, comme l'azote. Ce termite transporte le champignon qui est nourri et abrité dans une chambre où l'humidité et la température sont stables et optimales, et n'est pas exposé à la compétition d'autres champignons (Wood et Thomas, 1989; Darlington, 1994).

PRODUITS D'ORIGINE ANIMALE

Les termites digèrent aussi les produits d'origine animale comme les nids cartonnés d'autre espèces de termites, des excréments d'herbivores et des carcasses (La Fage et Nutting, 1978; Wood et Sands, 1978).

NIDS CARTONNES

Il existe des termites dit inquilins (Mathews, 1977; Constantino, 2005), c'est-à-dire des termites qui habitent dans le nid d'un autre termite (autre espèce). Ces deux colocataires ne rentrent jamais en contact direct. Ces nids sont dit cartonnés, fabriqué à partir de fèces, salive et quelques particules provenant du sol (des grains de sable par exemple). L'avantage, pour les inquilins, est que (1) les nids leur confèrent un abri, (2) les nids possèdent une bonne régulation de l'humidité (Lee et Wood, 1971), et (3) la ressource alimentaire est abondante et sans cesse renouvelée. Le meilleur exemple est le genre *Inquilinitermes* dont les représentants vivent dans les nids de *Constrictotermes* et se nourrissent de matières fécales accumulées à la base du nid.

FUMIER

Le fumier est très riche en azote et matériaux cellulosiques, donc très intéressant pour certains termites (La Fage, 1976). Dans certaines zones désertiques on trouve des termites de la famille des Rhinotermitidés qui en sont friands (Whitford et al., 1982). Certains termites consommateurs d'herbacées peuvent sans problème consommer également du fumier. Il existe des termites spécialisés dans la consommation de fumier, exemple de termites australiens qui se nourrissent préférentiellement de fumier bovin (Ferrar et Watson, 1970).

CARCASSES

Au Panama certaines espèces du genre *Nasutitermes*, en saison sèche, consomment les os, la peau, les chairs, et les organes internes de carcasses d'animaux en décomposition. Pour que cette ressource soit consommée il faut que la carcasse soit bien sèche. Ces termites récupèrent assez d'azote pour favoriser une production importante d'adultes ailés dans la colonie (Thorne, 1983).

HUMUS

Plus de 60% de la famille des Termitidés (sous-famille des Apicotermitinés, la majorité des Termitinés, et quelques Nasutitermitinés) sont humivores (Anderson et Wood, 1984; Bignell et Eggleton, 2000).

L'humus correspond à la décomposition de la matière organique par l'action combinée des animaux (certains arthropodes), des bactéries et des champignons du sol (Collins, 1983). On ne sait pas vraiment quels sont les nutriments du sol qui sont extraits par les humivores, mais des travaux ont montré (Bignell et al., 1983) que par rapport à la forme et l'allongement du tube digestif du termite humivore sa diète ne doit pas être de grande qualité.

Ces termites sont restreints à des habitats très humides, comme la forêt tropicale humide et les savanes, et sont très sensibles aux perturbations environnementales (Wood et al., 1982).

Certains termites sont polyphages ; en plus du bois, ils peuvent consommer une grande variété de plantes vivantes, du crottin sec, de la litière et même des matériaux utilisés par l'homme (tissus…) (Snyder, 1948; Ratcliffe et al., 1952; Harris, 1961, 1970).

REGIME PARTICULIER

CANNIBALISME, NECROPHAGIE ET OOPHAGIE

Le cannibalisme semble être commun (La Fage et Nutting, 1978). Collins (1983) pense que la fonction première du cannibalisme est de maintenir une certaine hygiène dans la termitière (car on ne voit pas de termite se battre avec des individus de leur propre colonie) puis vient la deuxième fonction qui est de récupérer de l'azote, une sorte de recyclage. D'après Lee et Wood (1971) et Collins (1983), il y a cannibalisme quand le stress dû au manque d'azote est important. Il est stimulé par l'hémolymphe des individus blessés ou malades.

Beaucoup de chercheurs pensent que c'est par le biais du « cannibalisme sélectif » que les ouvriers peuvent contrôler le ratio d'individus dans les différentes castes (Lee et Wood, 1971; Collins, 1983).

Batra et Batra (Batra et Batra, 1977) relatent que les reines mortes chez les *Odontotermes* ont une haute valeur nutritive et sont donc mangées par les autres reines. Cette nécrophagie est stimulée par le taux d'acides gras élevé chez ces individus.

L'oophagie survient dès le début de l'établissement de la colonie par la caste des sexués. Le roi et reine consomment des œufs (Grassé, 1949).

LICHENS

Les termites du sud-est de l'Asie du genre *Hospitalitermes* (sous-famille des Nasutitermitinés), fourragent à ciel ouvert (ne circulent pas dans des galeries) sur les troncs des arbres (Kalshoven, 1958; Collins, 1979; Jones et Gathorne-Hardy, 1995; Miura et Matsumoto, 1998b, 1998a). Leur régime est composé de bois, de bryophytes, de cyanobactéries, d'hyphes de champignons et en plus grande proportion de lichens collectés sur les branches des arbres (Collins, 1979). Le bénéfice qu'ils en retirent est probablement assez grand car ils sont exposés à la prédation lors du fourragement à ciel ouvert.

En conclusion nous avons un être vivant dont l'alimentation, le cycle de vie, l'organisation sociale et les répartitions de tâches, sont assez complexes. Cela explique la difficulté à trouver un classement rigoureux. La minorité qui cause des problèmes suffit pour marquer nos esprits et associer globalement ces espèces à des nuisibles qui causent des dégâts, de dangereux mangeurs de bois.

Comprendre comment vivent les différentes espèces de termites, peut nous apprendre comment se prémunir des termites xylophages (spécialisés dans la dégradation du bois).

PROBLEMATIQUE DES TERMITES DANS LA CONSTRUCTION

En France, le problème « termites » n'a été traité que très récemment. En effet, ce n'est que depuis les années 90 que les préfets et les municipalités concernés ont décidés d'adopter des arrêtés destinés à informer les habitants et à prévenir le risque d´attaque des bâtiments par la mise en œuvre de mesures préventives au moment de la construction. Mais cette mesure ponctuelle n´était pas assez efficace face aux nombreux problèmes causés par ces insectes. La réflexion pour établir une ou des nouvelles « loi » a pris le jour pour ainsi donner à l´Etat et aux collectivités locales les moyens nécessaires à la mise en place d´une véritable politique de prévention et de lutte. Plusieurs propositions de loi ont été soumises au Sénat à ce sujet depuis 1990. Grâce à cela l´Assemblée Nationale vota à l´unanimité le 8 juin 1999 la loi n°99-471, tendant à protéger les acquéreurs et propriétaires d´immeubles contre les termites et autres insectes xylophages. Elle définit les modalités de mise en œuvre d´une politique de lutte dans laquelle sont engagés tous les acteurs : l´Etat, les collectivités locales, les professionnels ainsi que les propriétaires d´immeubles. Les décrets précisent les modalités d'application de la loi.

Les différentes applications de texte sont les suivantes :

1. Déclarations obligatoires des foyers d'infestation par les propriétaires, les occupants ou les syndicats de propriétaires.
2. Participation aux actions de prévention dans les secteurs délimités par le préfet : -Traitement des déchets de démolition contaminés par les termites, -Réalisation d'un état relatif à la présence de termites dans le bâtiment au moment de la vente d'un immeuble. L'article R. 271-5 du code de la construction et de l'habitation fixe la durée de validité du rapport à 6 mois et l'expertise de l'état relatif à la présence de termite dans le bâtiment doit se faire par des personnes titulaires d'une certification délivrée par un organisme accrédité par le COFRAC et ayant la qualité d'Opérateurs en Diagnostic Immobilier (O.D.I.).

3. La protection contre les insectes xylophages (termites inclus) dans tous les départements métropolitains et d'outre-mer (date de mise en application : 1er décembre 2006) : A cet effet, les bois et matériaux visés doivent, (1) soit être naturellement résistants aux insectes à larves xylophages, (2) soit avoir fait l'objet d'un traitement adapté afin qu'ils résistent aux attaques d'insectes à larves xylophages (ce traitement doit être efficace pendant une durée minimale de 10 ans),ou (3) soit, s'ils ne sont ni naturellement durables ni traités, être mis en œuvre de manière apparente dans un local aménageable ou accessible afin de permettre leur examen visuel et si nécessaire leur traitement et/ou leur remplacement. Cette dernière mesure n'est pas autorisée dans les départements d'outre-mer. Généralement une notice technique, dont le modèle est mentionné dans l'arrêté, est fournie au maître d'ouvrage par le constructeur au plus tard à la réception des travaux. Elle mentionne les modalités et les caractéristiques des protections mises en œuvre contre les termites et les autres insectes xylophages.

Un dispositif capable de faire obstacle au passage des termites depuis le sol vers le bâti doit être mis en œuvre. Il peut être constitué par un des dispositifs suivants :

(1) barrière physico-chimique

(2) barrière physique

(3) dispositif de construction contrôlable, sauf dans les départements d'outre-mer.

La Guyane-française est située dans la carte établie par le FCBA (www.**termite**.com.fr/*)* des départements de France où l'arrêté est effectif (Figure 14). Ce département d'outre-mer reste aujourd'hui avec beaucoup de lacunes en termes de connaissances sur ses termites. On connaît assez bien le nombre et les différentes espèces xylophages de termites et on sait également qu'elles sont les principales familles qui sont présentes dans les bâtiments. Mais on ne sait pas dire quelles sont les espèces de termites qui s'intéressent à nos bois d'œuvres. L'intérêt de cette étude est i) de connaître quels sont les genres et espèces de termites qui s'attaquent à trois essences de bois (de différente durabilité) utilisées dans la construction et de comprendre comment ces attaques se produisent en vérifiant différentes variables (pédologie, milieux, et saisonnalité), ii) de déterminer quelle est la dynamique de ces termites sur les différentes essences. iii) de mieux comprendre

l'écologie des termites xylophages forestiers permettrait de mieux appréhender la lutte contre les termites anthropiques.

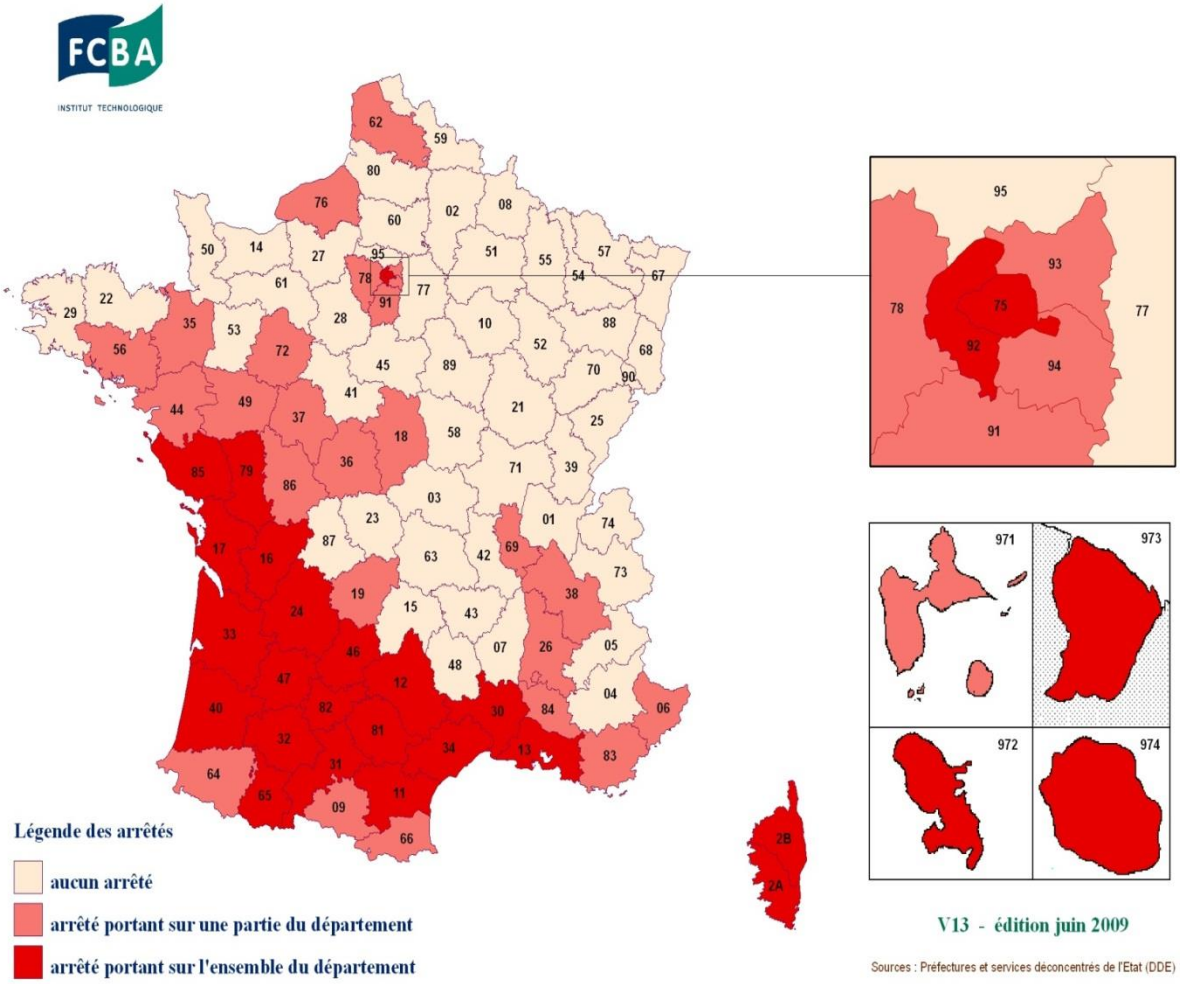


Figure 14 : Carte des arrêtés préfectoraux (loi n°99-471 du 8 juin 1999)

DEUXIEME PARTIE : AIDE A L'IDENTIFICATION DES DIFFERENTES ESPECES DE TERMITES RENCONTREE

COLLECTE

A l'aide d'une pince souple, on collecte les soldats des termites, c'est grâce à eux que l'on arrive à déterminer le genre et éventuellement l'espèce récoltée. On les place dans un microtube eppendorf ® (de 2ml) avec de l'alcool à 80%. Pour chaque tas de bois on utilise un tube, et s'il y a plusieurs espèces sur le même tas de bois, on utilise 1 tube par espèce. L'identification se fait au laboratoire grâce au microscope digital (Keyhence VHX-F500). On utilise les catalogues de (Constantino, 1999; Constantino, 2007) pour déterminer d'abord le genre puis le catalogue d'Emerson (1925) pour aller jusqu'à l'espèce. Quand un doute persiste, nos taxons sont comparés à des taxons de référence qui nous ont été envoyé de Belgique par l'équipe du Professeur Yves Roisin.

CLEF D'IDENTIFICATION

L'identification des termites se fait à partir des soldats, elle peut se faire à partir des ouvriers mais c'est plus difficile. Pour le genre *Anoplotermes* dépourvu de soldat, l'identification se fait, non sans mal, après dissection et observation de la forme du tractus digestif.

Une clé de détermination rapide est proposée pour les termites trouvés en Guyane dans nos expériences. Cette clé montre tout d'abord les différentes familles (Figure 15) puis les genres et les espèces lorsqu'elles sont supérieures à deux au sein d'un même genre (Figure 16, Figure 17 et Figure 18).

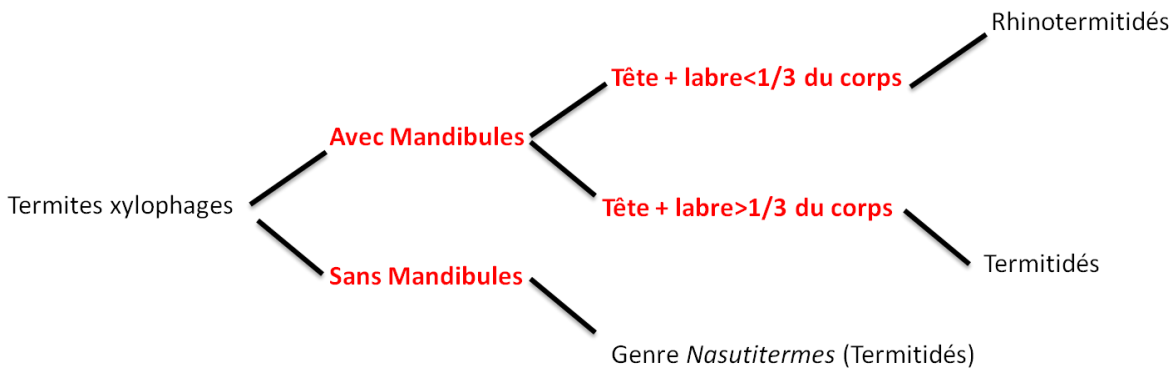


Figure 15: Clé de détermination rapide de familles de termite en Guyane française ; En rouge les caractères, en noir les familles.

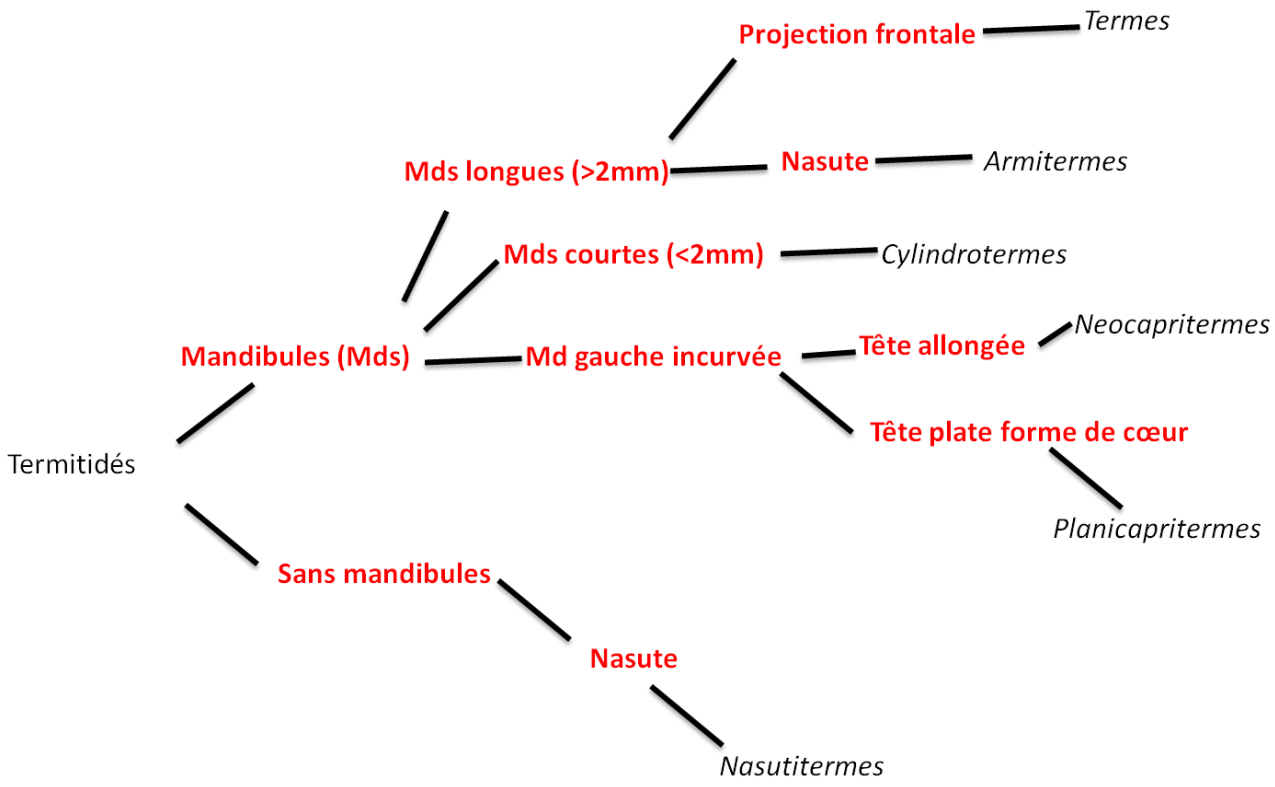


Figure 16 : Clé de détermination rapide de la famille des Termitidés jusqu'aux Genres de termite en Guyane française ; En rouge les caractères, en italique noir les genres et les espèces.

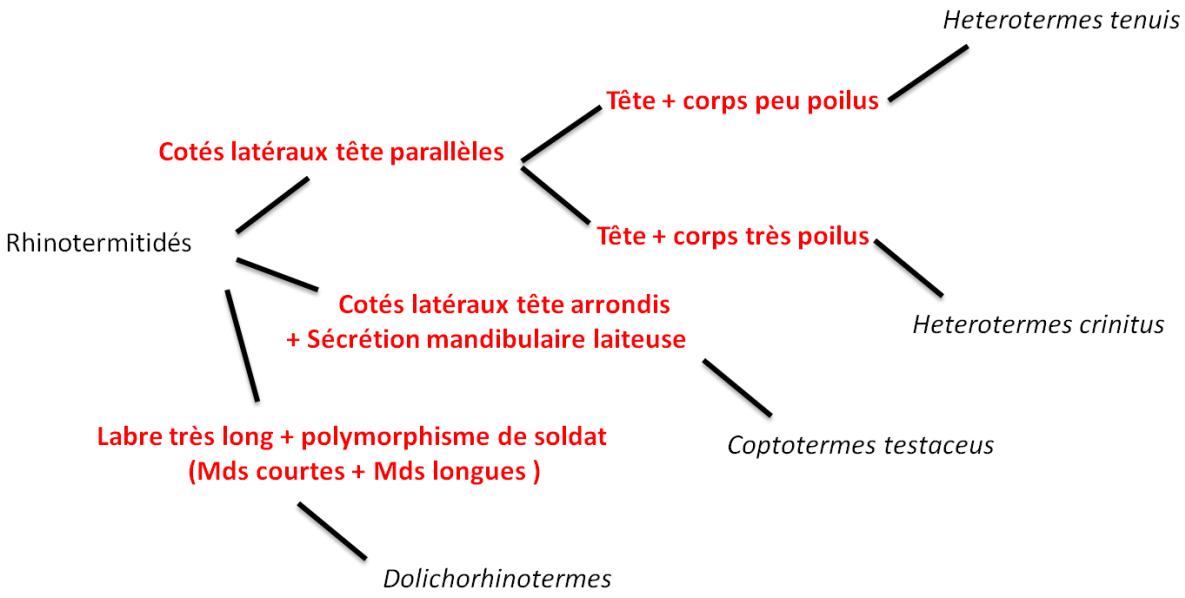


Figure 17 : Clé de détermination rapide de la famille des Rhinotermitidés jusqu'aux Genres de termite en Guyane française ; En rouge les caractères, en italique noir les genres et les espèces.

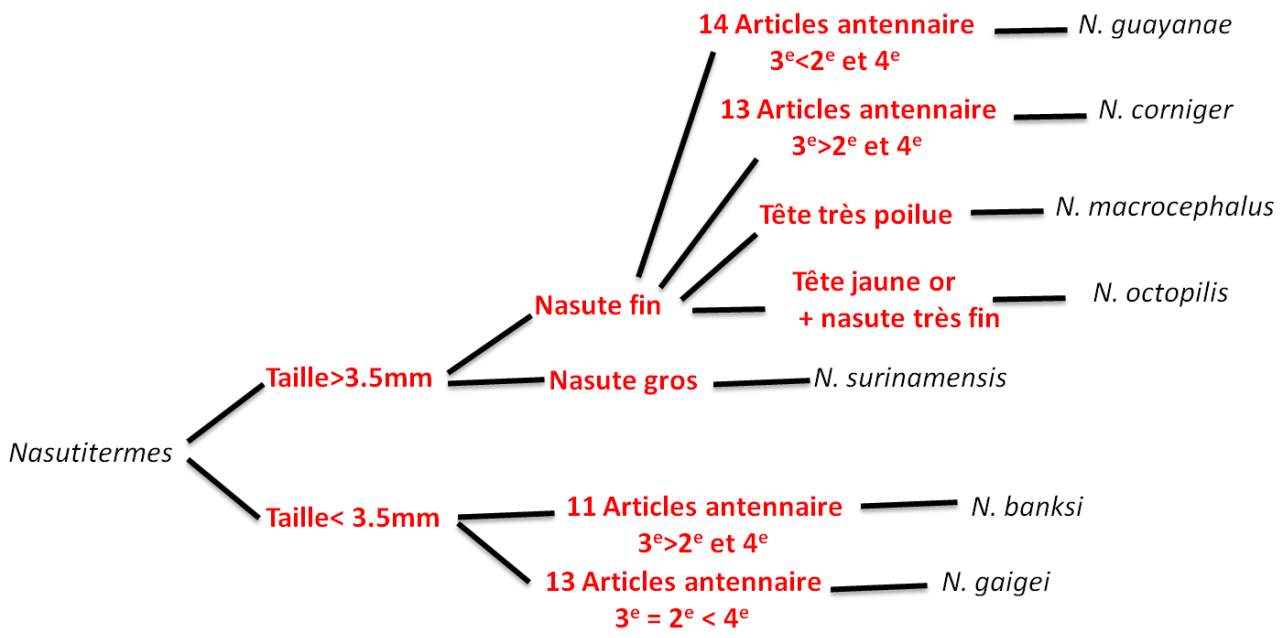


Figure 18 : Clé de détermination rapide de Genres de termite en Guyane française ; En rouge les caractères, en italique noir les genres et les espèces.

FAMILLE DES RHINOTERMITIDAE

Les ouvriers sont très particuliers la tête bien ronde le corps plutôt aplati dorso-ventralement (par rapport aux *Nasutitermes*). Ils sont très blancs, laiteux. Les soldats eux ont une tête hexagonale allongée. Pour comparaison, les ouvriers de *Nasutitermes* (Figure 19A) ont l'abdomen plus rond dorso-ventralement, des pattes plus longues, ils sont également plus frêles que les ouvriers de Rhinotermitidea (Figure 19B).

Figure 19: Ouvriers de termite. A: ouvrier de Nasutitermes macrocephalus (Nasutitermitinae); B: ouvrier de Coptotermes testaceus (Rhinotermitinae).

GENRE *HETEROTERMES*

Figure 20:Genre Heterotermes. A: H. tenuis; B: H. crinitus. Les flèches vertes indiquent la présence ou l'absence de pilosité

.

La différence entre ces deux espèces est la pilosité. *Heterotermes crinitus* **(**Figure 20**B)** est un termite très velu par rapport à *H. tenuis* (Figure 20**A**). Ce dernier (*H. tenuis*) est présent dans le bois de construction où il cause d'énormes dégâts. Au Brésil, il cause d'énormes dégâts dans les plantations de canne à sucre et de maïs (Silva de Campos, 2004). Lors d'une attaque de bois on ne dénombre que

quelques dizaines d'individus mais en réalité plusieurs milliers d'individus se dissimulent soit à l'intérieur d'un morceau de bois, soit sous terre.

GENRE *COPTOTERMES*

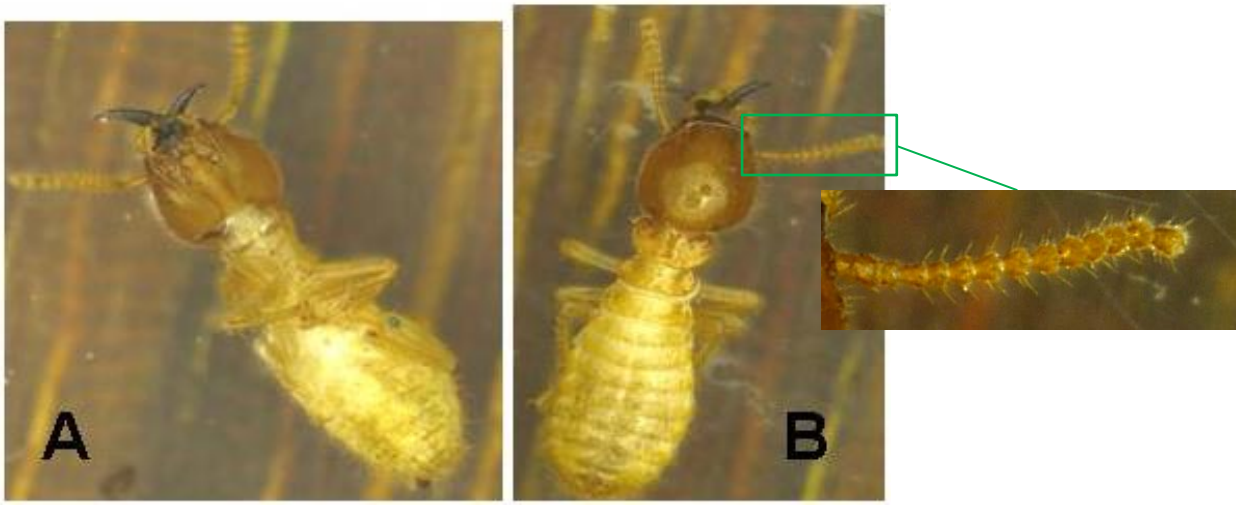


Figure 21: Genre *Coptotermes*. A : vue ventrale; B : vue dorsale, C : détail articles antennaires.

La tête est ovale et ils possèdent 14 segments antennaires (Figure 21). Lorsqu'il est face à un assaillant, ce termite sécrète par la bouche un liquide blanchâtre qui provient probablement des glandes frontales. Quand la présence de ce termite est détectée, il y a en fait plusieurs milliers d'individus présents. Il est fréquent dans les bois de constructions (obs. pers.). En Guyane il n'y a qu'une espèce connue *Coptotermes testaceus* (en tout cas pour l'instant, car n'oublions pas que certains genres de *Coptotermes* sont envahissants).

GENRE *DOLICHORHINOTERMES*

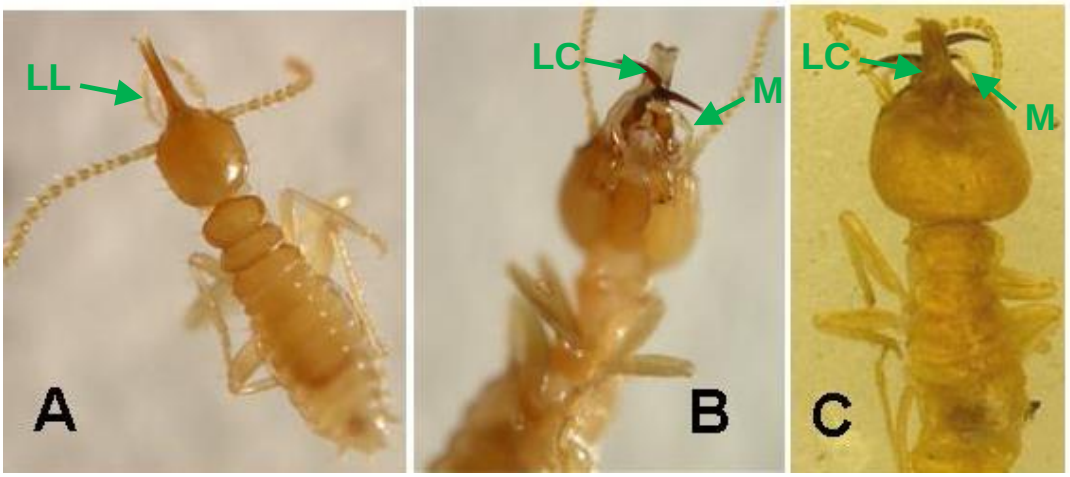


Figure 22: Genre *Dolichorhinotermes*. A: soldat minor; B: soldat major, vue ventrale; C: soldat major, vue dorsale. LL = labre long, LC = labre court, M = Mandibule.

Il y a un polymorphisme chez les soldats de *Dolichorhinotermes longilabius*, on distingue (Figure 22**A**) des soldats sans mandibules (« minor») qui sont plus frêles et plus nombreux dans la colonie, le labre est très allongé d'où le nom de l'espèce (« *longilabius* »), et qui à priori au premier coup d'œil peuvent se confondre avec un *Nasutitermes* (ce sont les ouvriers qui informent son appartenance aux Rhinotermitidea) et des soldats avec mandibules (Figure 22 **B et C**) et une tête plus large et un labre plus court (« major »). Deux autres Dolichorhinotermes sont présent sur le plateau des Guyane, *D. hispidus* (soldats très velu sur la tête) et *D. marginalis* (moins velu que *D. longilabius*, les différences se font par la forme des mandibules des « soldats major » et surtout la taille des soldats qui est largement supérieure).

FAMILLE DES TERMITIDAE – *SOUS FAMILLE DES NASUTITERMITIDAE*

GENRE *NASUTITERMES*

Ils possèdent un « nasute » qui va projeter des substances chimiques sur son adversaire.

Nasutitermes surinamensis

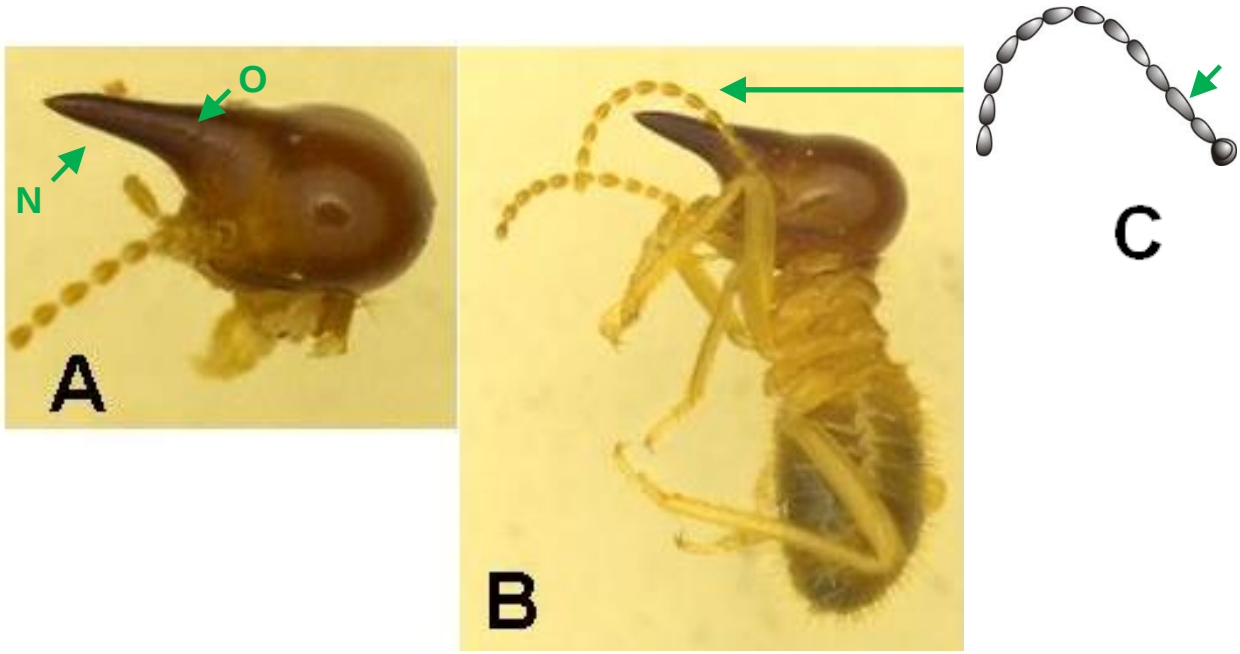


Figure 23: *N. surinamensis*. A : forme de la tête; B : vue de profil. C : détail de l'antenne, N = nasute, O = orifice de sécrétion.

Il dispose d'un nasute assez gros (Figure 23) par rapport au reste des *Nasutitermes* rencontrés ici. Le haut de la tête et du nasute est plutôt plat et droit, un petit creux est visible à la base du nasute. Il a 13 segments antennaires, le 3e est plus long que le 2e et le 4e est égal au 2e. Il mesure entre 4 et 5mm de long.

Nasutitermes guayanae :

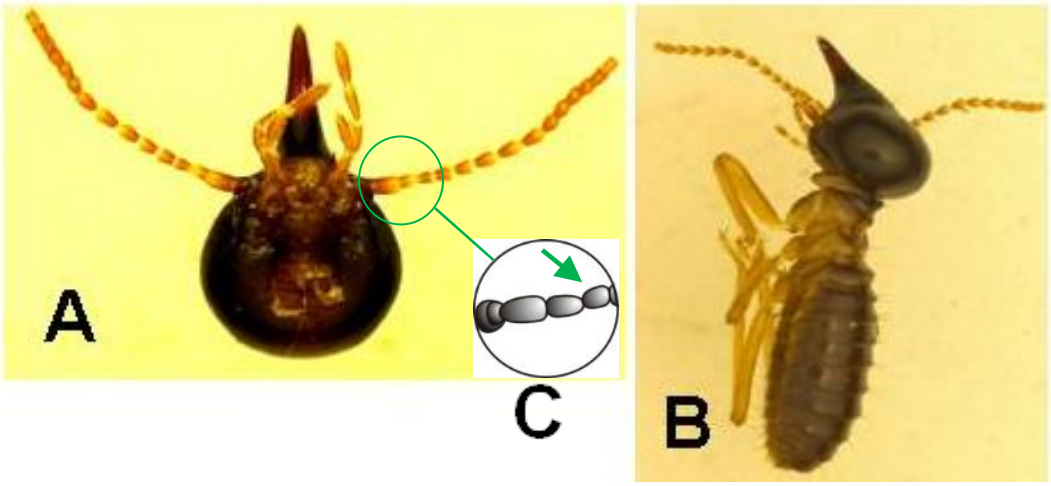


Figure 24: A: Forme de la tête; B: vue de profil. C : détail des articles antennaires de la base

Forme de la tête ovale, 14 articles antennaires et le 3e article un petit peu plus petit que le 2e (Figure 24). Un groupe compte plusieurs milliers d'individus lorsqu'on le détecte sur du bois. Il mesure entre 4.00 et 5.20 mm de long.

Nasutitermes corniger

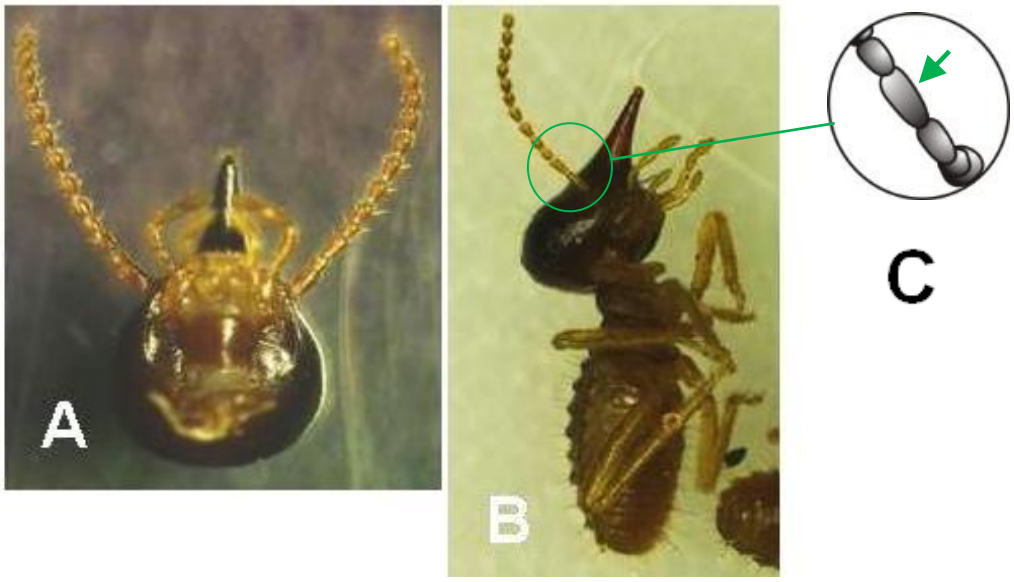


Figure 25 : *N. corniger*. A: forme de la tête; B: vue de profil. C : détail des articles antennaires de la base de l'antenne

Forme de la tête ovale, 13 articles antennaires et le 3e article plus grand que le 2e (Figure 25). Cette espèce (*N. corniger*) est dite « envahissante » (« invasive species ») et cause d'énorme dégât (Scheffrahn et al., 2002). Un groupe compte plusieurs milliers d'individu lorsqu'on le détecte sur du bois. Il mesure entre 3.5 et 4.5mm.

Nasutitermes octopilis

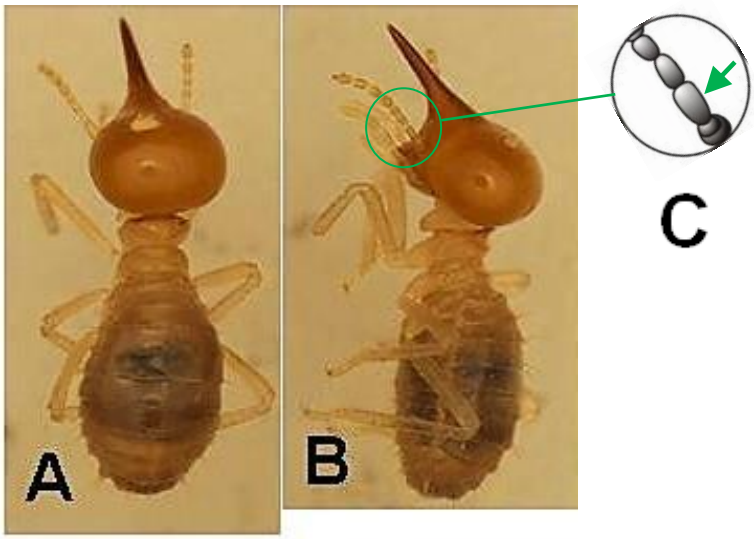


Figure 26: *N. octopilis*. A: vue dorsale; B: vue de profil. C : détail des articles antennaires de la base de l'antenne.

Ce termite est jaune (4.7-5 mm de long), la tête est très ronde de couleur jaune or. Il possède 13 segments antennaires le 3e plus long que le 2e et le 4e est égal au 2e (Figure 26). Quand sa présence est détectée, il y a en réalité quelques milliers d'individus présents.

Nasutitermes macrocephalus

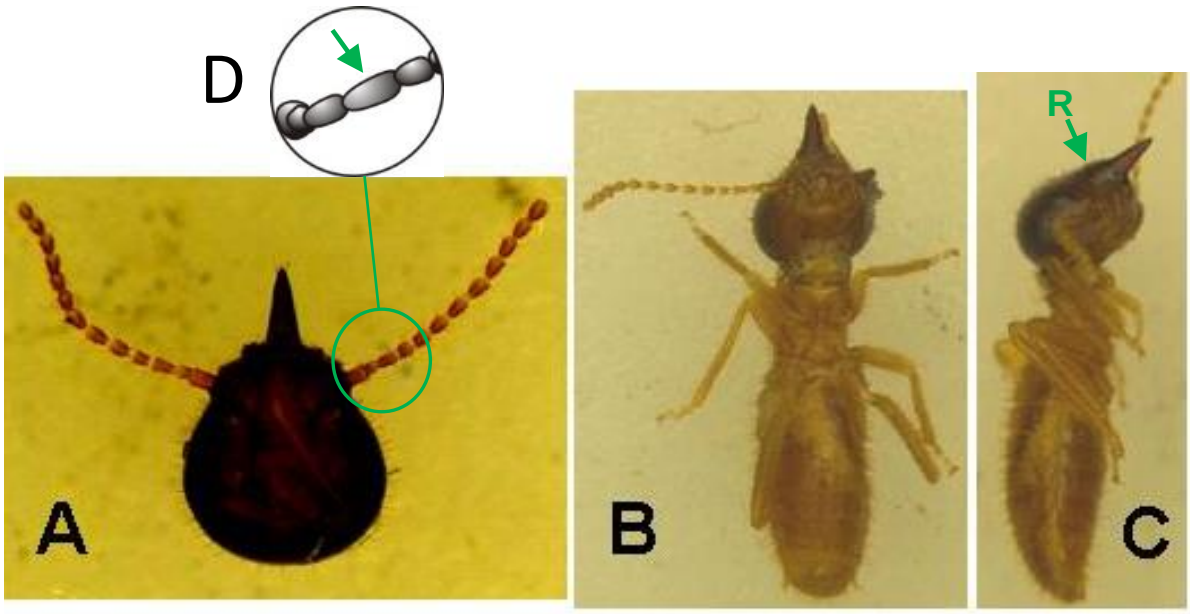


Figure 27 : *N. macrocephalus*. A: forme de la tête; B: vue ventrale; C: vue de profil. R = renflement à la base du nasute, D : détail des articles antennaires de la base de l'antenne.

C'est un termite côtier (5-6 mm). Très fréquent sur le littoral guyanais, bordures de plage et mangroves. La morsure d'un ouvrier est aussi douloureuse que celle d'une fourmi rouge (fourmis de feu, « Fire Ant ») ; il est probable que le termite libère des substances chimiques en mordant. Les nids sont très gros et noirs, avec un nid central entouré de plusieurs nids « secondaires ». C'est une stratégie qui leur permet de couvrir une vaste aire de distribution. La reine peut probablement changer de nid comme les reines de *N. corniger* (com. pers.).

La tête est ovale, le nasute est petit et on distingue une convexité (une petite bosse) à sa base sur la partie supérieure de la tête. La tête est très velue et possède 13 articles antennaires, le 3e plus grand que le 2e (Figure 27).

Nasutitermes banksi

Figure 28: *N. banksi*. A: forme de la tête; B: vue ventrale; C: vue de profil. D : détail des articles antennaires de la base de l'antenne.

Ce termite noir est très petit (2.4-3.4 mm de long). Il fait de très petits cordons, quand on le voit sur un morceau de bois le nombre dépasse rarement une centaine. Il a 11-12 articles antennaires, et le 3e est plus grand que le 2e (Figure 28).

Nasutitermes gaigei

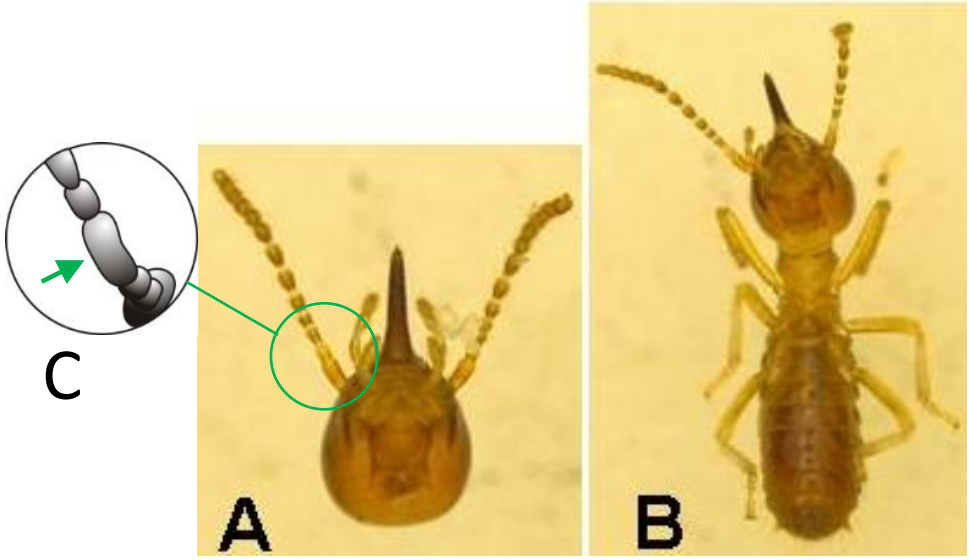


Figure 29: *N. gaigei.* A: forme de la tête. B: vue de profil. C : détail des articles antennaires de la base de l'antenne.

Ce termite est très petit (3-3.5 mm de long), de couleur jaune, il fait de très petits cordons. Quand sa présence est détectée, il y a en réalité quelques milliers d'individus présents. Il y a 12 articles antennaires, et le 3e est plus grand que le 2e (Figure 29).

Les soldats ont des « nasutes » et ont également des mandibules à la différence des *Nasutitermes*.

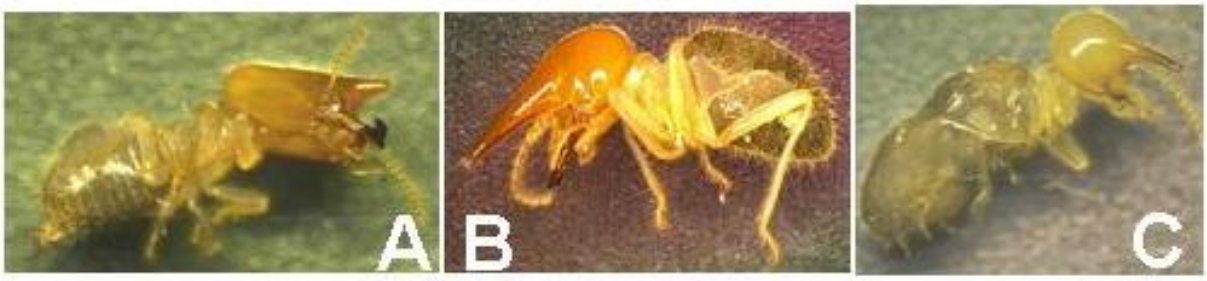


Figure 30:Genre *Armitermes. A: A. percutiens; B: A. grandidens; C: A. albidus*.

Ces termites ont été trouvés dans nos dispositifs d'essais. Certaines espèces, comme *A. albidus* (Figure 30**C**), pouvaient recouvrir tout un tas de bois de yayamadou. *Armitermes albidus* possède une tête plutôt ronde (très jaune) avec un nasute fin et long qui dépasse plus de deux fois la taille des mandibules.

De façon plus discrète nous avons trouvé entre le sol et la première couche de bois (mais toujours dans le bois), *A. percutiens* (Figure 30**A**) qui possède des antennes à 14 segments dont le 2e plus court que le 3e et le 4e plus court que le 2e ; les mandibules dépassent à peine le nasute. Plus rare, mais toujours entre le sol et le bois *A. grandidens* (Figure 30**B**) possède des antennes à 14 segments dont le 2e est égal au 3e et le 4e plus court que le 3e.

GENRE *TERMES*

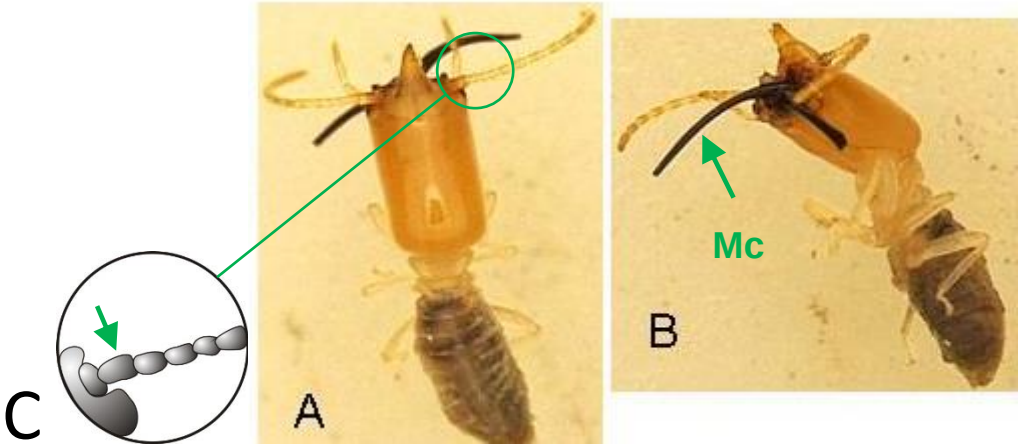


Figure 31:*T. fatalis.* A: vue dorsale; B: vue de profil. C : détail des articles antennaires de la base de l'antenne. Mc = longue mandibule caractéristique de l'espèce.

Termes fatalis possède 14 articles antennaires dont le 2e plus grand que le 3e, et le 4e égal au 3e (Figure 31). A la base des antennes il a une « projection frontale ». Les mandibules sont très longues et un peu recourbées aux extrémités. Ce termite est souterrain, il fourrage sous dans le sol. Il serait plutôt humivore.

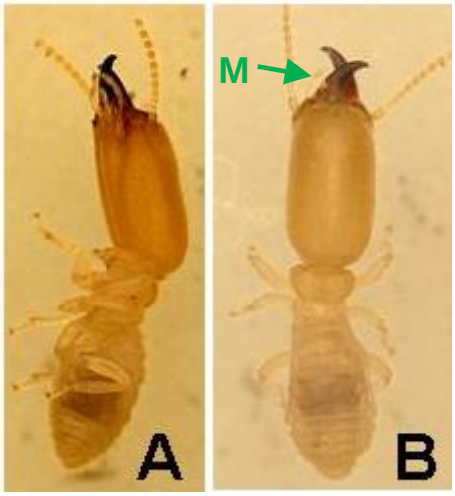


Figure 32: *Cylindrotermes*. A: vue de profil; B: vue dorsale. M = mandibules plus courtes qu'*Heterotermes.*

Ce termite (3.4-3.46 mm de long) peut être confondu avec *Heterotermes*. Il est tout de même plus petit, les mandibules sont plus courtes et surtout les ouvriers ne ressemblent pas à des ouvriers de Rhinotermitidea (Figure 32).

Trois genres de termites humivores ont été trouvés :

GENRE *NEOCAPRITERMES*

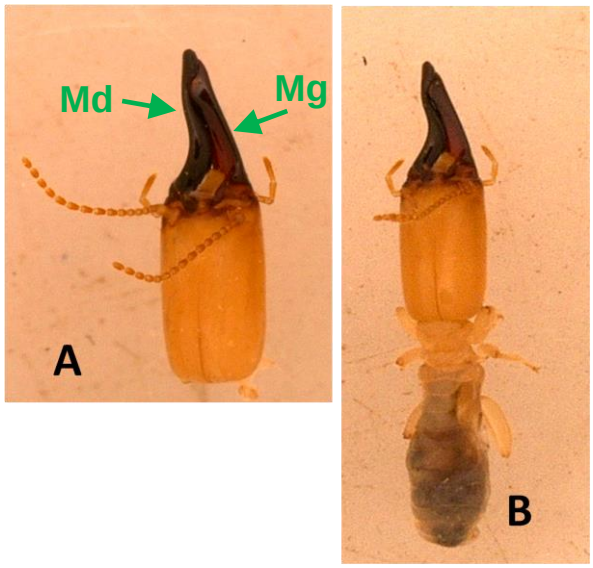


Figure 33: *Neocapritermes*. A: vue de dorsale de la tête; B: vue dorsale.

Mg = mandibule droit, Md = mandibule gauche.

Termites très reconnaissables par la forme de ses mandibules : mandibule gauche concave, mandibule droite plus petite que la gauche, concave également (Figure 33). Sa taille est variable en fonction de l'espèce mais elle est de l'ordre de la dizaine de millimètres.

GENRE *PLANICAPRITERMES*

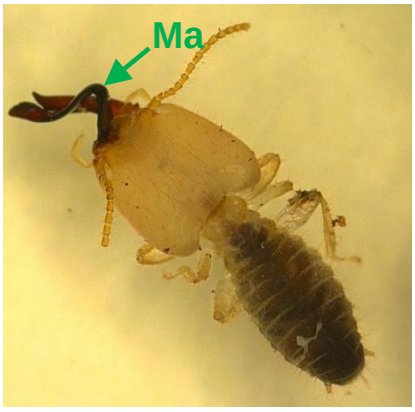


Figure 34: *Planicapritermes* ; Vue dorsale. Ma = mandibule asymétrique caractéristique du genre.

Termites très reconnaissables par la géométrie de leurs mandibules asymétriques et de la tête en forme de cœur. Mandibule gauche concave (courbure très prononcée), mandibule droite plus petite que la gauche mais rectiligne. Sa taille est de l'ordre de la dizaine de millimètres (Figure 34).

GENRE *ANOPLOTERMES*

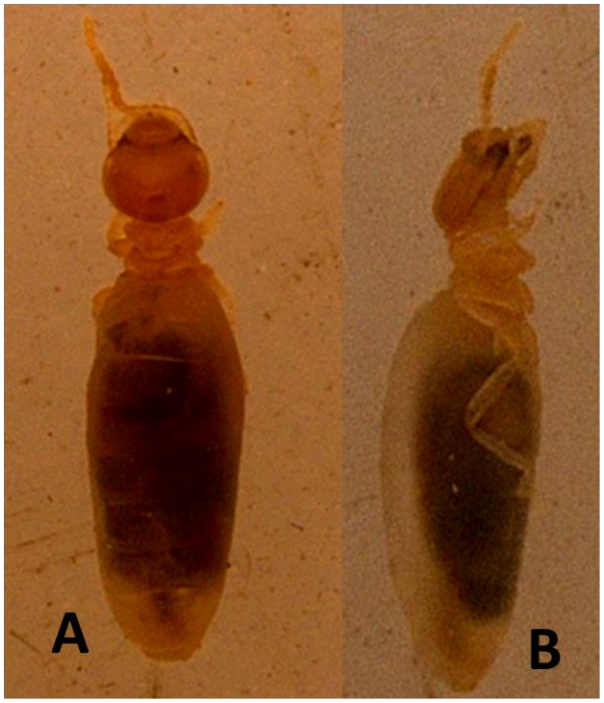


Figure 35 : Anoplotermes. A: vue dorsale; B: vue de profile.

Dans ce genre de termites il n'y n'a pas de caste de soldat, donc la reconnaissance à l'espèce se fait par dissection en regardant la forme du tube digestif (et des tubes de Malpighi). A l'œil nu, on les distingue par leur abdomen conique pointu et très segmenté donnant une apparence d'abdomen zébré (Figure 35). C'est un très bon humivore(Bourguignon, Šobotník, Lepoint, et al., 2009), et nous cherchons à savoir si les ressources alimentaires de deux forêts différentes conditionnent ou pas la diversité des termites. Il semblerait qu'en effet il y a probablement une pression dans la compétition (prédation) qui diffère entre sites (Annexe II).

Nota bene : d'après la bibliographie et nos observations personnelles, il doit y avoir en Guyane française environ une trentaine de termites xylophages, mais dans nos essais nous n'avons enregistré qu'une dizaine de taxons. Il y a certainement des termites xylophages qui sont dans d'autres types de milieux (on pense bien entendu aux termites de bois sec, les kalotermitidae, et aux *Microcerotermes*). Il se peut aussi que ces termites ne soient pas attirés par les essences sur lesquelles nous avons travaillé.

TROISIEME PARTIE: MISE AU POINT METHODOLOGIQUE

CHOIX D'UNE ESSENCE TEMOIN

Afin de choisir une essence témoin plus attractive pour les termites, nous avons réalisé un essai d'appétance sur deux espèces sensibles, le Kobé et le Yayamadou, en examinant s'il y a un effet de la quantité de bois disponible**.**

LE KOBE (STERCULIA PRURIENS)

Famille : Sterculiacae

Noms vernaculaires : Koké, Maho-Cochon (Guyane française), Achicha, Chicha, Axixá, Xixá, Capote, Capoteiro, Envireira, Embira-quiabo, Envira-capoteiro, Tacacazeiro, Tacazeiro, (Brésil), Kobehe, Jahoballi (Surinam).

Distribution géographique : Présent dans toutes les Guyanes et au nord du Brésil.

Densité moyenne : 1.09 (à l'état vert) ; 0.64 (à 12% d'humidité).

Durabilité : Le bois du Kobé n'est pas résistant aux champignons (classe 5 selon la Norme NF EN 350-1), enclin au bleuissement, il n'est pas résistant aux termites et autres insectes xylophages (de classe S) ; l'aubier et le duramen ne sont pas ou peu distincts.

Usage : Il est utilisé dans la fabrication de contre-plaqué, de panneaux de fibres ou de particules, de panneaux lattés, en menuiserie intérieure, en ébénisterie (corniche de meuble), pour la fabrication de lambris, l'emballage, comme bois de coffrage sur des chantiers, la fabrication de caisses, parquets, charpentes légères, sièges.

Description du bois : Aubier et duramen peu distincts, brun clair.

Caractéristiques biologiques : Arbre qui peut atteindre 30m de hauteur et jusqu'à 1 m de diamètre. L'écorce externe est de couleur grisâtre et se desquame en petites écailles. L'écorce interne est

rougeâtre. Il y a une légère exsudation jaune clair à la tranche. Les cendres de ce bois rajoutées au tabac soignent le rhume (remède créole). Les jeunes feuilles sont gaufrées et trilobées, entières lorsqu'elles sont adultes. Les fruits sont globuleux et formés de 5 follicules, chaque follicule contient 3 à 4 graines.

Les photographies des planchettes de bois ont été extraites du logiciel Tropix version 6.0 (Gerard et al., 2009). Les descriptions des essences ont été faites grâce à des ouvrages de référence (Gérard et al., 1996; Latreille et al., 2004; Gerard et al., 2009).

Figure 36: Planchette de kobé

LE YAYAMADOU (*VIROLA MICHELII)*

Famille : Myristicaceae

Noms vernaculaires : Moulomba, Yayamadou, yayamadou grand-bois (Guyane française), Ucuúba-preta, Bicúiba (Brésil), Baboen, Pintri(Surinam).

Distribution géographique : Présent sur les Guyanes et sur l'état de l'Amapa et du Para (nord du Brésil). Il est assez fréquent en Guyane : d'après l'inventaire papetier (CTFT et ONF 1974 à 1976) on estime sa présence sur les zones côtières à 94 arbres/100 ha.

Densité moyenne : 0.65-0.90 (à l'état vert) ; 0.52-0.59 (à 12% d'humidité)

Durabilité : très faible, peu résistant aux termites et autres insectes xylophages, ainsi qu'aux champignons. Le bois fermente facilement (apparition d'une odeur forte quand il est stocké dans l'eau).

Usage : pour la menuiserie intérieure, bardeaux, tabletterie, charpente légère, le lambris, le contreplaqué, les panneaux de fibres ou de particule, l'emballage, comme bois de coffrage sur des chantiers, les caisses, la pâte à papier, les boites à cigares, la fabrication d'allumettes.

Description du bois : Aubier et duramen non distincts, brun clair.

Caractéristiques biologiques : Arbre qui peut atteindre 30 m de hauteur et jusqu'à 1 m de diamètre. L'écorce externe est épaisse et dure présentant des fissures longitudinales espacées de 5 mm environ lui conférant un aspect pierreux et produisant de nombreux petits éclats à l'entaille. L'écorce interne est tendre et l'exsudation est translucide rougeâtre. Le sabre que l'on cogne sur le tronc émet un bruit métallique caractéristique. Cette écorce est utilisée contre les abcès dentaires. Feuilles simples, entières, alternes, elliptiques. Les fruits sont des capsules pubescentes bivalves, libèrent une graine noire, ellipsoïde recouverte d'un arille rouge vif, charnus ressemblant à une noix de muscade.

Figure 37: Planchette de Yayamadou

PREMIERE SERIE

Avec chaque essence, nous avons réalisé 4 « fagots » de bois (notés P, M1, M2, G) dont les surfaces au sol et le volume variaient (67.5cm², 135cm², 202.5cm², 270cm² ; 202,5cm^3, 810cm^3, 1621,6cm^3, 3238,4cm^3) Chaque fagot est constitué de barreaux mesurant, 1,5 x 1,5 x 22,5cm (le nombre de barreaux est 4, 16, 32, 64).

Nous avons profité de la présence de deux grosses termitières au niveau du hangar de stockage du laboratoire de Kourou sur la zone industrielle de Pariacabo (5°09’ N, 52 40’ W).

Ces nids étaient naturellement présent à l’endroit où nous avons installé les essais, dans un abri composé de 6 poutres portant une toiture en tôle, cet abri était utilisé pour stoker du bois (le nid de *Nasutitermes macrocephalus* situé sur une poutre à 3m de hauteur existe depuis plus de 10 ans et celui de *Coptotermes testaceus* se trouvait dans un « rondin » d’arbre en contact avec le sol.

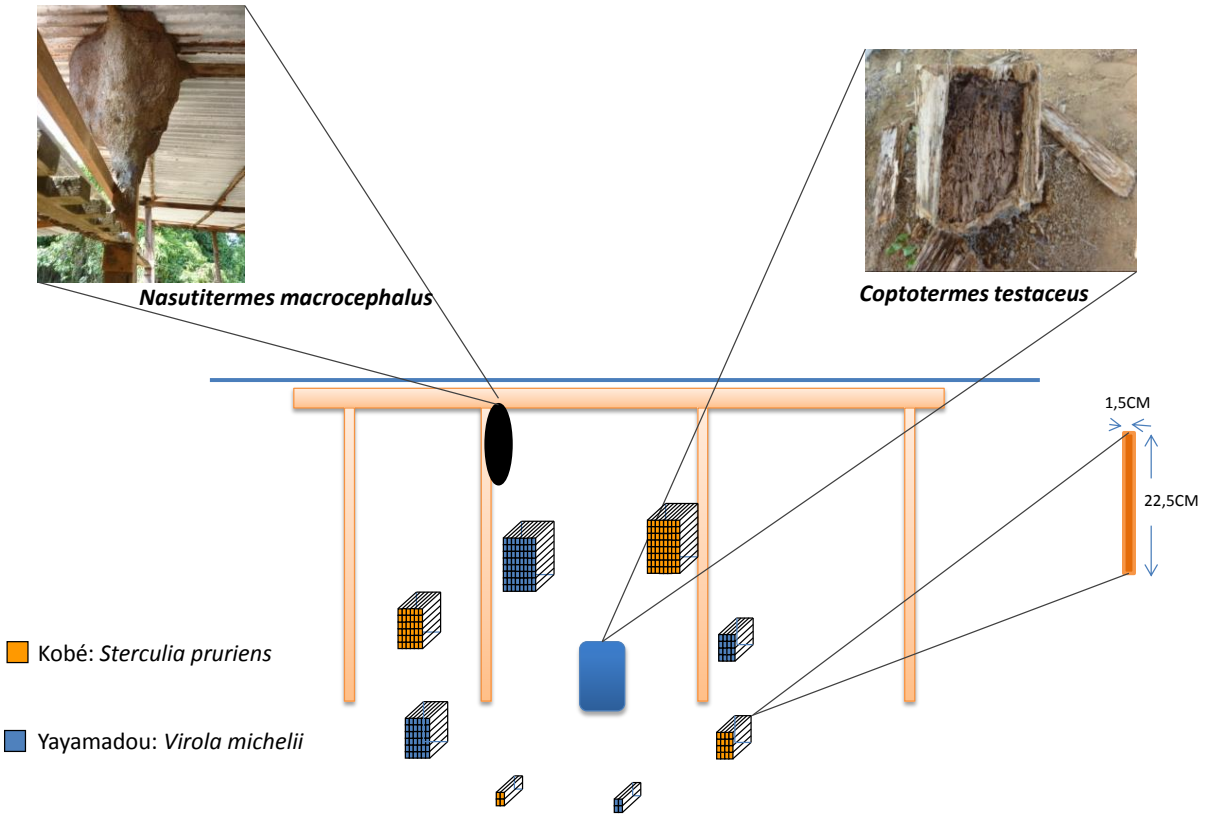


Figure 38 : Disposition des fagots par rapport aux termitières

Les fagots ont été placés en cercle, à environ un mètre de distance les uns des autres, autour du nid au sol et sous le nid en hauteur (Figure 38). Entre les nids et les fagots protégés des intempéries par un abri en tôle, la distance est d'environ 1,20 m. On a laissé les tas de bois sur site durant 63 jours.

Les tas de bois ont été pesés en début et en fin d'essai pour déterminer la perte de masse durant cette période de dégradation.

Pour tester la significativité de la dégradation en fonction des essences utilisées, du volume et de la surface au sol des empilements de bois nous avons utilisé le test non-paramétrique de Kruskal-Wallis suivi de comparaisons *post-hoc* de Dunns (Graphpad version 5.0®).

Les résultats de perte de masse sont présentés pour les deux espèces en Figure 39.

On observe la présence de l'espèce *Coptotermes testaceus* (Rhinotermitidés) uniquement sur les tas les plus grands (M2 et G) de Yayamadou, la durée de leur présence sur les tas de bois est de 20 jours. L'autre espèce n'a pas colonisé les tas.

Pour *Coptotermes testaceus* il y n'a une différence significative (P<0.0001) de perte de masse seulement pour le plus gros volume de bois (G).

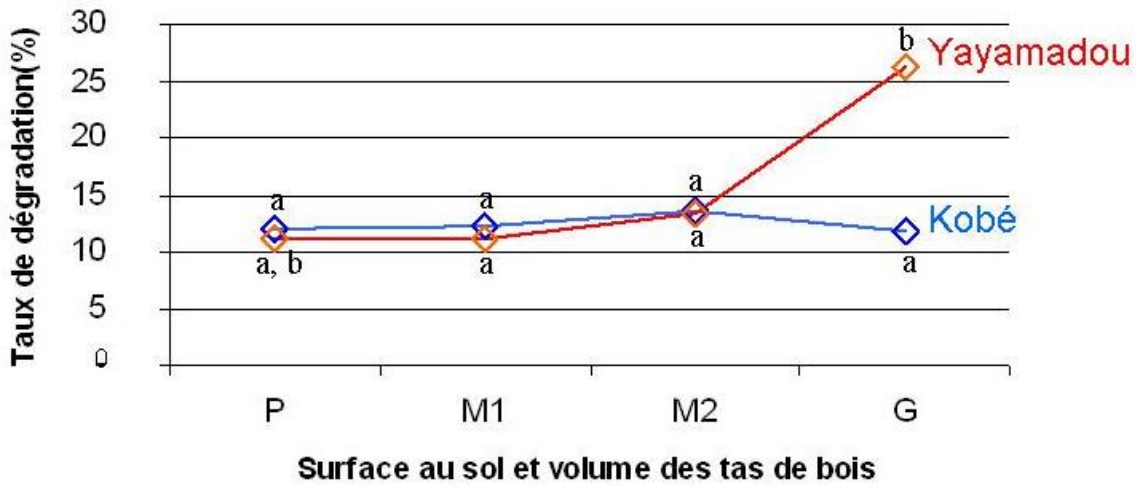


Figure 39 : Moyenne perte de masse du bois au bout de 2 mois. Les lettres représentent des différences significatives (P<0.0001). Les différentes tailles des tas sont représentées par « P » pour petit, « M1 » pour très moyen, « M2 » pour moyen et « G » pour grand.

L'existence d'une perte de masse pour les deux essences, en l'absence d'attaque de termites semble montrer qu'il y a aussi eu une dégradation fongique des bois. *Coptotermes testaceus* étant un termite souterrain nous avons renouvelé l'expérience avec le même dispositif constitué uniquement de Yayamadou, en saison des pluies, en effet à cette période le sol est très imbibé d'eau de par la configuration du terrain, ce qui inhibe l'activité des termites souterrains. Nous avons vérifié quotidiennement (pendant 2 mois) la non-présence des termites.

La Figure 40 permet la comparaison des deux essais pour le Yayamadou. On peut en déduire que les champignons provoquent une perte de masse d'environ 10% pour le Yayamadou en 2 mois et cela quel que soit le volume du tas de bois. La présence de termites, en période favorable, augmente sensiblement la dégradation du Yayamadou dès que le volume de bois est assez important.

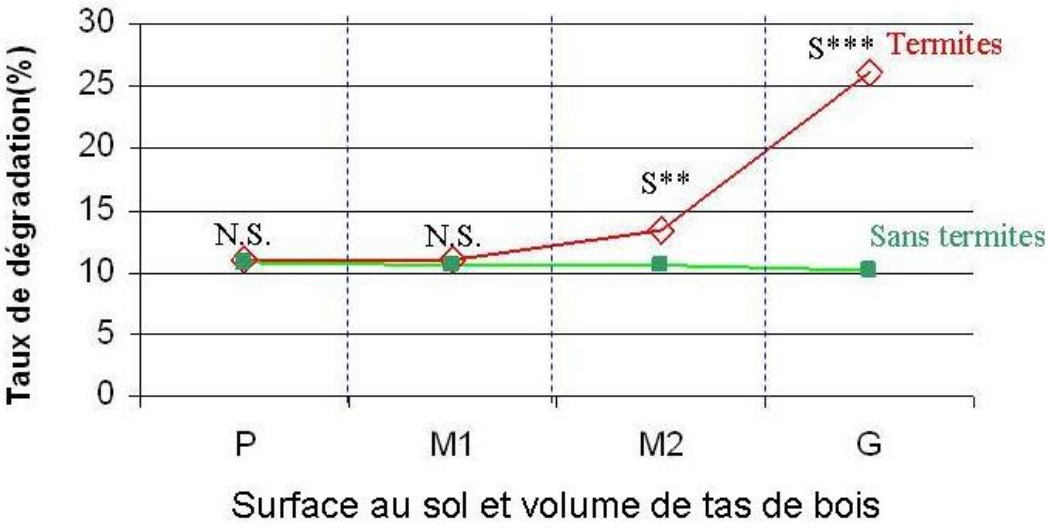


Figure 40 : Moyenne de perte de masse du Yayamadou au bout de 2 mois. S: différences significatives (: P<0.001; ***: P<0.0001); NS: différences non-significatives. Les différentes tailles des tas sont représentées par « P » pour petit, « M1 » pour très moyen, « M2 » pour moyen et « G » pour grand.**

DEUXIEME SERIE

Seul le Yayamadou est utilisé cette fois sur le même emplacement à Pariacabo. Les expériences se font sur champ, au même endroit et avec les mêmes nids décrits précédemment. Nous avons fait 5 tas de bois dont le volume varie du plus petit au plus grand (Tableau 8).

Tableau 8: Description des échantillons

Désignation des tas de bois	Volume de bois (cm^3)	Nombre de planchettes
P1	658	3
P2	1316	6
M1	3950	18
M2	5923	27
G	9872	45

Chaque tas est constitué de planchettes mesurant 1,5x 6,5x 22,5 cm. Ces tas ont été déposés en cercle de diamètre environ 2,5m (Figure 41) et sont séparés les uns des autres de 1,50 m environ. Afin de les maintenir dans l'obscurité et à l'abri des courants d'air, nous installons une boite en plastique qui recouvre chacun des tas de bois. Tous les 15 jours nous regardons s'il y a présence ou absence de termites tout en prélevant, le cas échéant, des soldats afin de déterminer l'espèce. L'expérience a débuté le 08 juin 2008 et a pris fin aout 2008, soit 61 jours. Les pertes de masses ont étés évaluées pour chaque planchette.

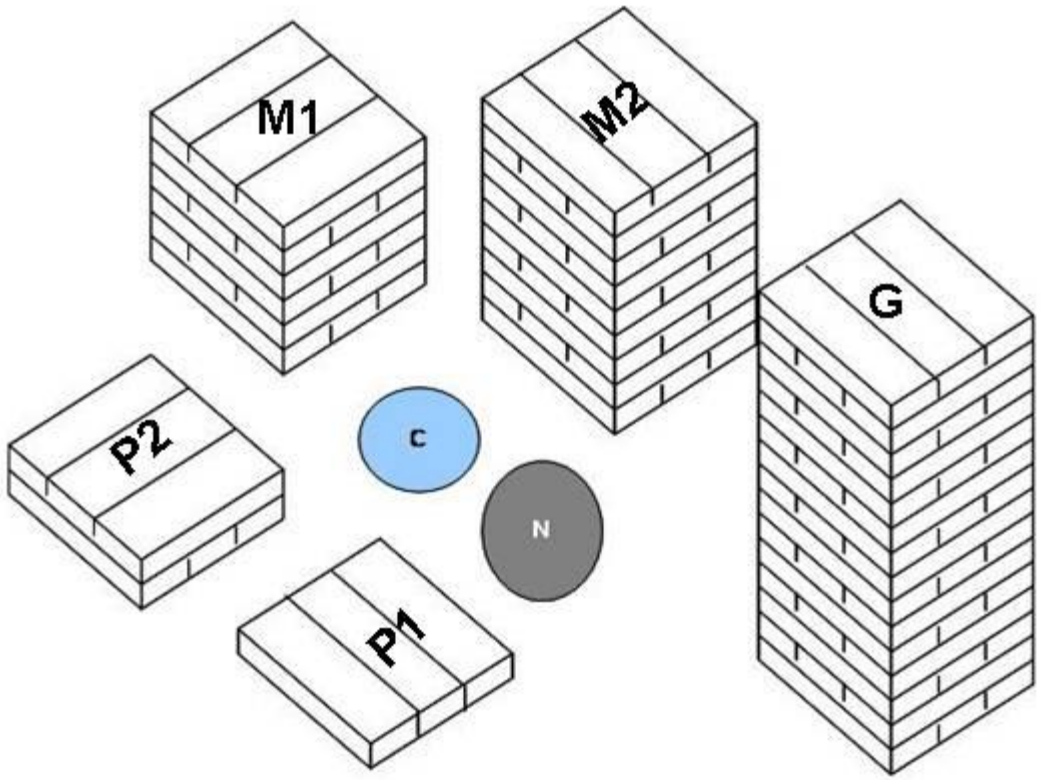


Figure 41: Schéma du dispositif : dégradation du bois par rapport au volume. N : Nid de Coptotermes testaceus *au sol*; C : nid de Nasutitermes macrocephalus *en hauteur sur le poteau*

Les deux tas les moins volumineux sont dégradés par *Coptotermes testaceus* (Figure 42). Les trois autres ont été dégradés par *Nasutitermes macrocephalus*. La vitesse de dégradation par *Coptotermes testaceus* est significativement plus grande ($p<0.0001$) que par *Nasutitermes macrocephalus*. Le volume de bois initial n'influence pas la vitesse de dégradation ni pour *Coptotermes testaceus*, ni pour *N. macrocephalus.*

La vitesse de dégradation est la même pour Coptotermes testaceus quelle que soit la position des planchettes (contact au sol ou pas) (*Figure 43*).

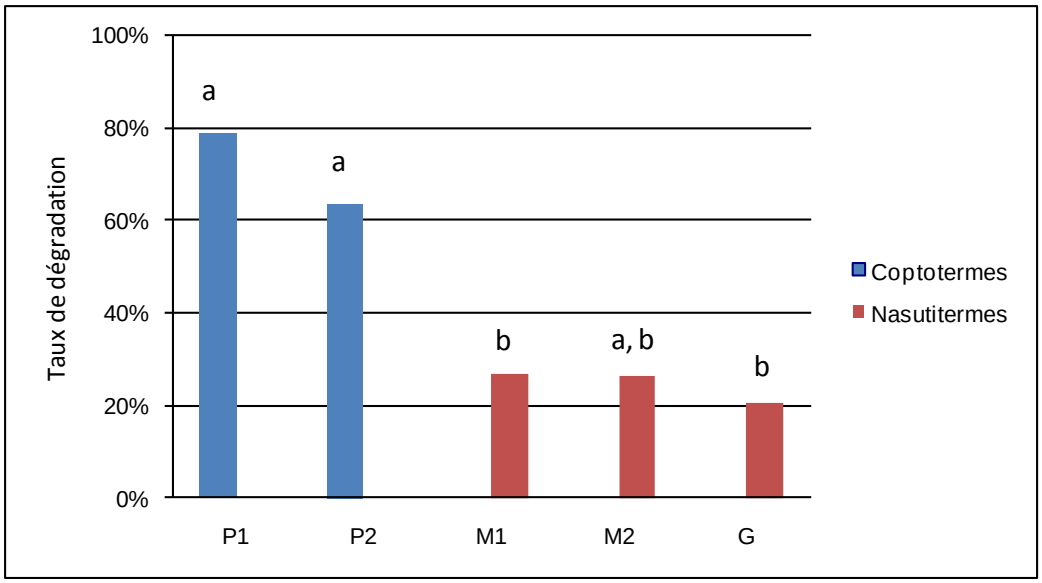


Figure 42: Taux de dégradation en 61 jours. Test de Kruskal-Wallis (P<0,0001) ; comparaison Post-hoc de Dunns : les lettres différentes représentent des différences significatives.

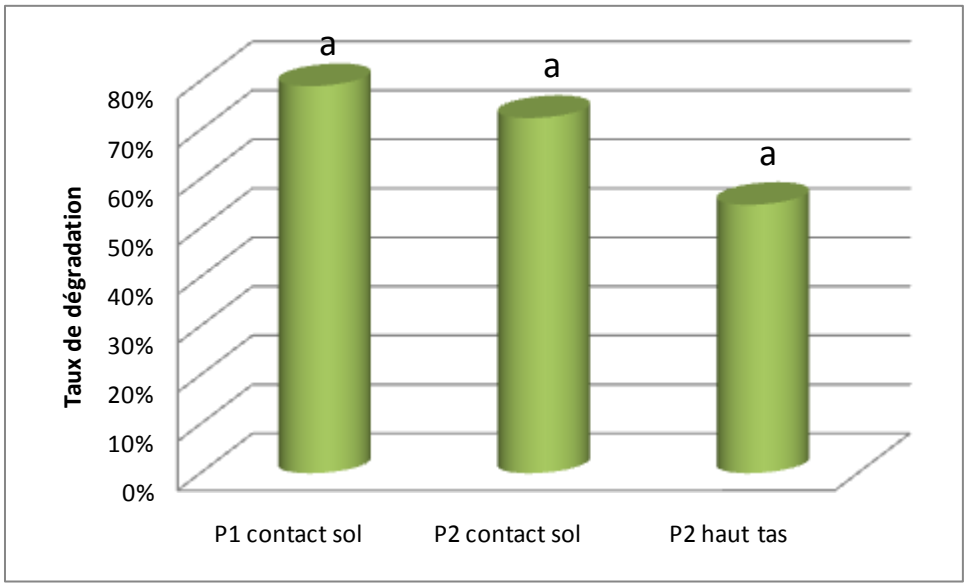


Figure 43: Taux de dégradation en fonction des niveaux des planchettes sur le tas par Coptotermes. Test de Kruskal-Wallis (P<0,01) ; comparaison Post-hoc de Dunns : les lettres différentes représentent des différences significatives.

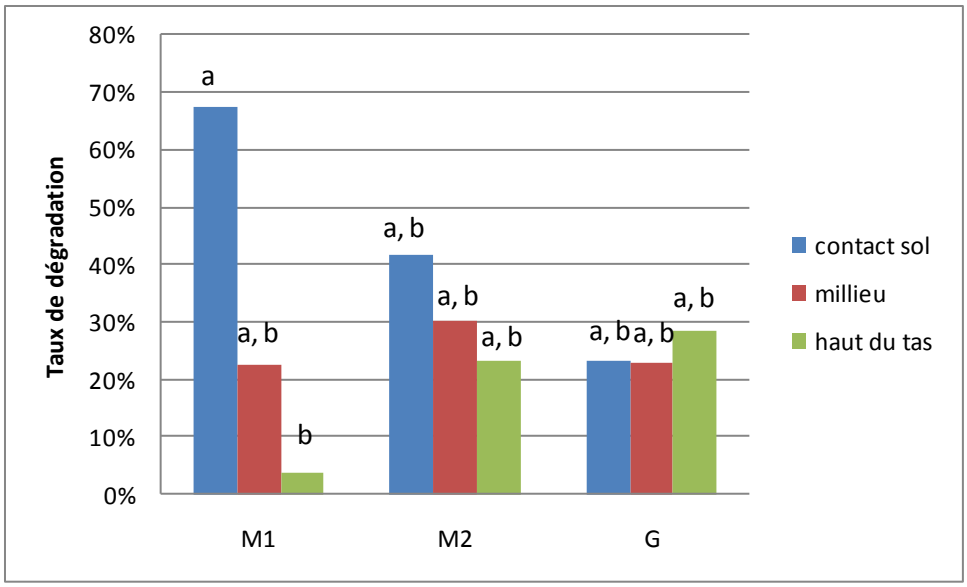


Figure 44:Taux de dégradation en fonction des niveaux des planchettes sur tas par Nasutitermes. Test de Kruskal-Wallis (P<0,01) ; comparaison Post-hoc de Dunns : les lettres différentes représentent des différences significatives.

Par contre, la vitesse de dégradation du bois par *N. macrocephalus* ne reste la même, quelle que soit la position des planchettes (contact au sol, milieu ou haut), que pour les deux plus gros tas (Figure 44). Pour le plus petit, les planchettes qui sont au contact du sol se dégradent plus vite que celles qui se trouvent en haut du tas.

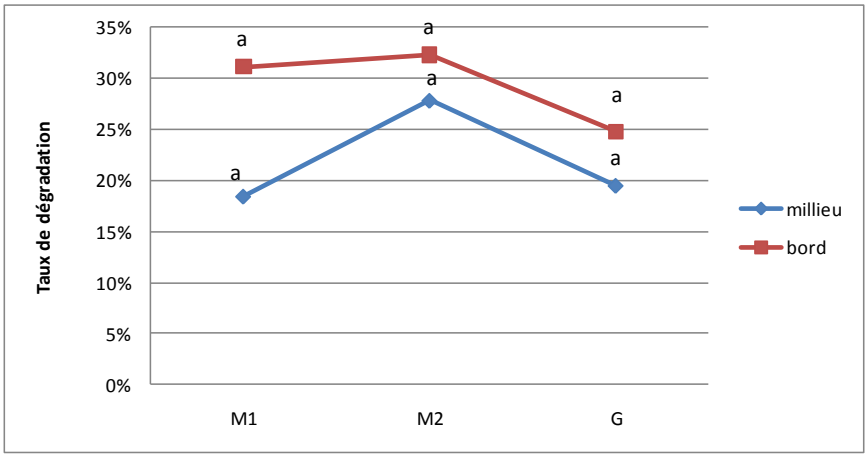


Figure 45: Taux de dégradation en fonction de la position de la planchette dans le tas attaqué par Nasutitermes. Test de Kruskal-Wallis : P<0,1 (il n'y a pas de différence significative entre les différentes valeurs).

Il n'y a pas de différence significative entre la dégradation des planchettes qui se trouvent à l'intérieur ou à l'extérieur du tas, dans le cas de *Nasutitermes macrocephalus* (Figure 45).

CONCLUSION

Le Yayamadou peut être utilisé comme essence de référence appétante dans la suite de l'étude.

Il faudra veiller à utiliser un volume de bois suffisant, équivalent aux deux plus grands tas testés ci-dessus. A priori, avec un tas de taille suffisante, il n'y a pas, sur une durée de deux mois, d'effet de la position de la planchette dans le tas sur la dégradation par les termites.

QUATRIEME PARTIE: COMPARAISON DE DIFFERENTS MILIEUX POUR LA DIVERSITE DES TERMITES XYLOPHAGES.

Nous nous intéressons à la diversité et aux successions de termites sur du bois sain, préalablement séché (dont l'humidité varie de 12 à 20%). Nous avons choisi de faire cette expérience sur 3 essences plus ou moins sensibles aux termites et sur 6 sites forestiers du littoral guyanais.

CHOIX DE MILIEUX ET D'ESSENCES COMPLEMENTAIRES

CHOIX DE DIFFERENTS MILIEUX ANTHROPISES

Afin d'avoir une assez bonne diversité de milieux, nous avons retenu : une plantation de Simarouba, une savane naturelle, une mangrove côtière (ces trois premiers milieux sont dans l'est guyanais), une zone anthropisée (le campus agronomique de Kourou), une plantation de Cacao et une pinède (ces trois derniers milieux sont dans l'ouest guyanais) (Figure 46).

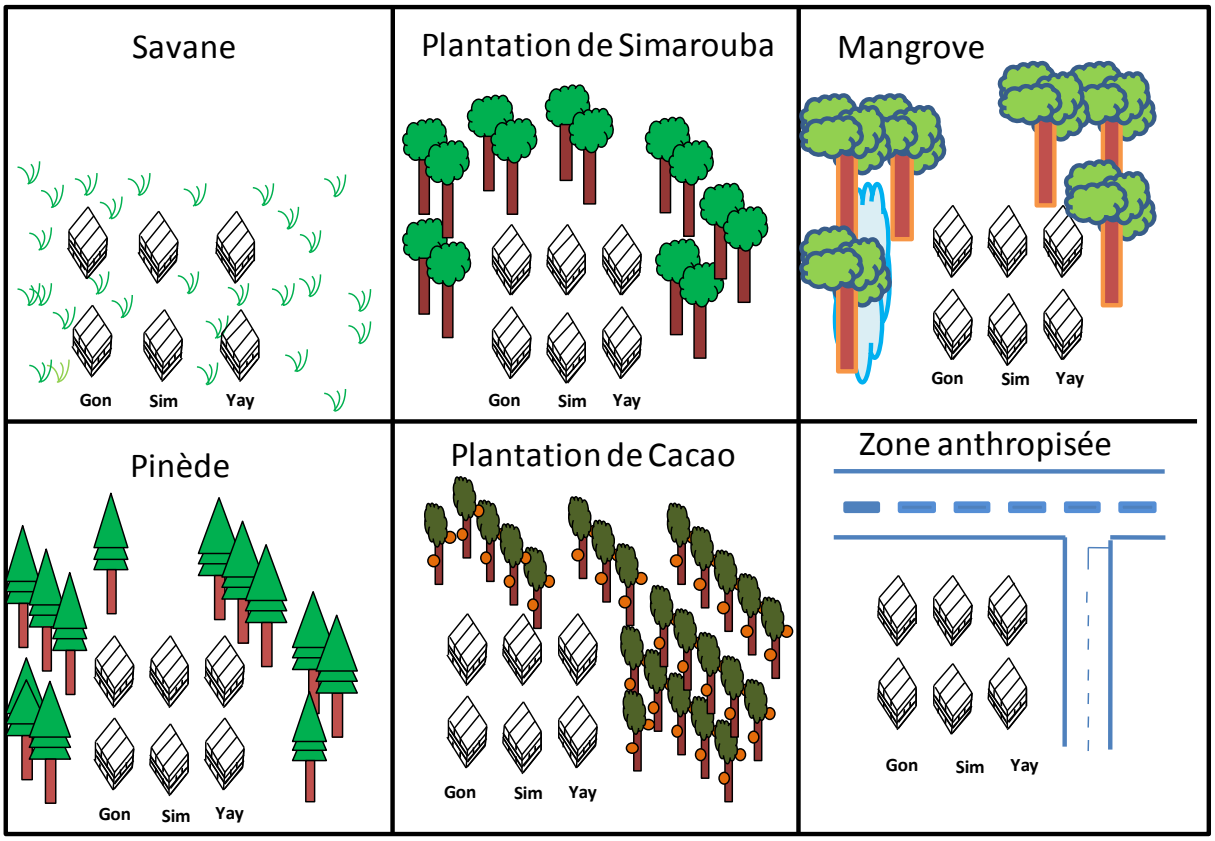


Figure 46:Schéma des dispositifs dans différents milieux. gon= gonfolo; sim=simarouba; yay=yayamadou.

Nous avons utilisé le dispositif de Paracou (Figure 47) qui est implanté (5°15’ N, 52°55’ O) sur une concession de 5000 ha accordée au CIRAD par le Centre Spatial Guyanais (CSG), à 12 Km au sud est de la commune de Sinnamary (Schmitt et Bariteau 1989). Cette forêt appartient au faciès à Caesalpiniaceae (Sabatier et Prévost 1990) dominé par les genres *Eperua, Swartzia, Dicorynia, Vouacapoua, Tachigali etc.*). Les familles Lecythidaceae (*Eschweilera sagotiana et spp., Lecythis persistens* et spp.) et Chrysobalanaceae (*Licania, Couepia*) sont également abondantes. Les sols à drainage vertical bloqué se sont développées sur un substrat de la série des schistes de Bonidoro et sont argileux à sablo-argileux.

Deux parcelles forestières de Paracou, l’une dont le sol est sableux et l’autre dont le sol est ferralique noir (terre noire issue de la décomposition de la litière) ont été retenues. Dans chaque type de forêt il y a 6 batteries de tests installées en haut et en bas de colline.

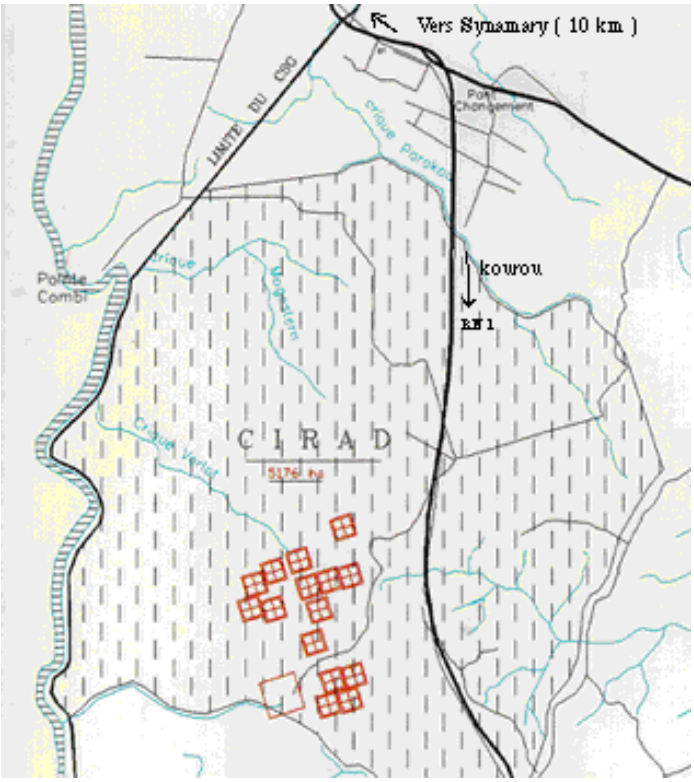


Figure 47 : Concession Cirad à Paracou.

LE SIMAROUBA (*SIMAROUBA AMARA)*

Nom de famille: Simaroubaceae

Nom vernaculaire : Simarouba, Acajou blanc (Guyane française), Cabatã-de-leite, Cajurana, Calunga, Caraíba, Caroba, Carrapatinho, Caxeta, Caxeta-branca, Caxeta-de-casca-grossa, Caxeta-peluda, Craíba, Cupiúba, Louro-pisco, Malacacheta, Maraupaúba, Marubá, Marupá, Marupá-do-campo, Marupaí, Marupaí-do-campo, Marupaúba, Marupá-verdadeiro, Mata-barata, Mata-cachorro, Mata-menino, Mata-vaqueiro, Paparaúba, Paparaúba-branca, Papariúba, Parahyba, Paraíba, Paraparaíba, Pararaiba, Pararaúba, Parariúba, Paraúba, Pau-paraíba, Pau-praíba, Praíba, Simaruba, Tamanqueira, Tamanqueiro, (Brésil), Soemaroeba (Surinam).

Distribution géographique : Sur la partie nord de l'Amérique du Sud en partant du Venezuela jusqu'aux différentes Guyanes et toute la région de l'Amazonie au Brésil, présent également dans les Caraïbes spécialement à Trinidad et Tobago, aussi qu'aux petites Antilles.

Densité moyenne : 0.60-0.70 (à l'état vert) ; 0.38-0.43 (à 12% d'humidité).

Durabilité : non résistant aux champignons (de classe 5), enclin au bleuissement, pas résistant aux termites et autres insectes xylophages (de classe S) ; l'aubier et le duramen ne sont pas ou peu distinct donc il y a un risque sur tout le bois, toutefois, la présence de composés amers ralentit les attaques au début de l'exposition, ils sont ensuite rapidement lessivés.

Usage : Généralement assez peu utilisé, on le retrouve cependant dans la fabrication de jouets, d'instruments de musique, pour la menuiserie intérieure, la corniche d'un meuble, le lambris, le contre-plaqué, panneau de fibre ou de particule, l'empaquetage (conditionnement), comme bois de coffrage sur des chantiers, les caisses, les allumettes. Il était aussi beaucoup utilisé dans la réalisation de faux-plafonds dans les anciennes habitations créoles.

Description du bois : Aubier et duramen non distincts, blanc jaunâtre plus ou moins foncé, amer au goût.

Caractéristiques biologiques : l'arbre peut atteindre 30 m de hauteur et jusqu'à 1 m de diamètre. L'écorce externe est grise ou beige, finement striée ou crevassé dans le sens longitudinal. Le fût sonne creux lorsqu'on le frappe avec le sabre. Au niveau d'une entaille, une zone jaunâtre démarque l'écorce externe de l'écorce interne. La décoction d'écorce ou de feuille, ou juste le fait de frotter les

feuilles sur la peau, semble avoir un effet répulsif contre les poux d'agouti et les moustiques. L'écorce a une saveur amère, avec des propriétés toniques, fébrifuges et vermifuges. Les feuilles légères, composées (7 à 21 folioles ovales), coriaces, regroupé aux extrémités des rameaux. Les fruits sont des drupes glabres, noires et ovoïdes.

Le Simarouba fait partie des jolis bois blancs de Guyane assez faciles à travailler, de plus il est assez fréquent dans des zones comme St Laurent (Figure 48). En Guyane d'après, l'inventaire papeterie du CTFT et ONF (1974 à 1976), on estime sa présence sur les zones côtières à 131 arbres/100 ha. Il n'est pas résistant à l'attaque des champignons ou à celle des insectes xylophages (termites et autres) une fois lessivé des composés chimiques qui le protègent. Il est classé en bois non-durable (classe 5) par les essais de pourriture bien qu'une fois à l'abri (au sec) il ne soit ni champignonné ni attaqué par des insectes xylophages. Les nouvelles études le placent plutôt dans les bois faiblement résistant aux champignons, plus résistant que le Yayamadou et moins que le Gonfolo (Beauchêne et Thibaut 2007).

Figure 48 : Simarouba.

LE GONFOLO GRIS (RUIZTERANIA ALBIFLORA)

Nom de famille : Vochysiaceae

Nom vernaculaire : Gonfolo gris, Gronfolo, Cèdre Gris (Guyane française), Caixeta, Canela-mandioca, Mandioca, Mandioqueira, Mandioqueira-áspera, Mandioqueira-lisa, Mandioqueira-preta, Morototó, Pau-terra, Quaruba-lisa, Tamanqueira, Tamanqueiro (Brésil), Egron-gronfoeloe (Suriname).

Distribution géographique : Il est présent abondamment dans les Guyanes. Le genre est présent du sud du Mexique au Pérou.

Densité moyenne : 1.14 (à l'état vert) ; 0.7 (à 12% d'humidité).

Durabilité : Moyennement résistant aux champignons (de classe 3), sensible aux termites, et résistants aux insectes xylophages; l'aubier et le duramen sont distincts, L'aubier n'est pas durable.

Usage : Ossature, charpente lourde, parquet, menuiserie intérieure et extérieure, lambris, revêtement extérieur, meuble courant ou élément de meuble, plaquage tranché, construction navale (bordée et pont), moulure, intérieur de contre-plaqué, emballage, caisserie, coffrage, lamellé-collé, fond de véhicule ou container, embarcation, sièges et manches d'outils.

***Description du bois* :** Aubier bien distinct du duramen, brun rosâtre à brun rouge, odeur désagréable à l'état vert.

Caractéristiques biologiques : Arbre qui peut atteindre 35m de hauteur et un diamètre variant entre 0.5 et 1 m. L'écorce externe est gris cendré avec un aspect de crépi, elle présente beaucoup de lenticelles. Les feuilles sont simples, opposées, entières, elliptiques, glabres avec des présences de lenticelles blanchâtres. Les fruits sont des capsules s'ouvrant en trois valves libérant des graines ailées.

C'est un joli bois, parfois appelé cèdre blanc (Figure 49). Très utilisé dans la construction pour la fabrication de charpentes. Il est assez répandu en Guyane d'après l'inventaire papeterie du CTFT et ONF (1974 à 1976), où on estime sa présence sur les zones côtières à 128 arbres/100 ha d'un diamètre de 20cm à 70cm, c'est la 25e essence la plus courante. Il est moyennement résistant aux

champignons (classe 3), et sensible aux termites. Il faut donc le traiter avant de l'utiliser en charpente.

Figure 49 : Gonfolo gris.

DESCRIPTION DU DISPOSITIF EXPERIMENTAL

BATTERIES DE PLANCHETTES

Des planchettes sont usinées, comme précédemment, pour avoir les dimensions de 4,5 X 9,5 X 31 cm, puis placées par tas de 9 planchettes ce qui représente un volume un peu supérieur au plus grand tas utilisé dans la mise au point méthodologique. Chaque planchette est numérotée et sa masse, sa densité ainsi que son humidité sont mesurées en début d'expérimentation. La position chaque planchette dans le tas est notée : (niveau 1= contact direct avec le sol, niveau 2= contact direct avec plaquette du niveau 1, et niveau 3= contact direct avec plaquette du niveau 2 et sommet du tas). Tous les mois on fait un relevé et on note la présence ou absence de termite. Lorsqu'il y a présence on prélève un échantillon du bois (à l'aide d'un marteau sondeur) pour mesurer son humidité. Les tas restent sur le terrain tout le temps de la durée de l'expérience (12 mois). A la fin des 12 mois de l'expérience, on prélève les échantillons de bois pour connaitre leur humidité, on les pèse in situ puis on les retire pour les sécher et avoir la masse anhydre qui nous permettra de calculer la perte de masse.

Les tas sont séparés entre eux de 2m (Figure 50). Chaque essence est représentée par deux tas qui correspondent à deux réplicas. Nous avons donc trois fois (3 essences) deux réplicas (deux tas de bois) qui correspondent à une ***batterie d'essai***.

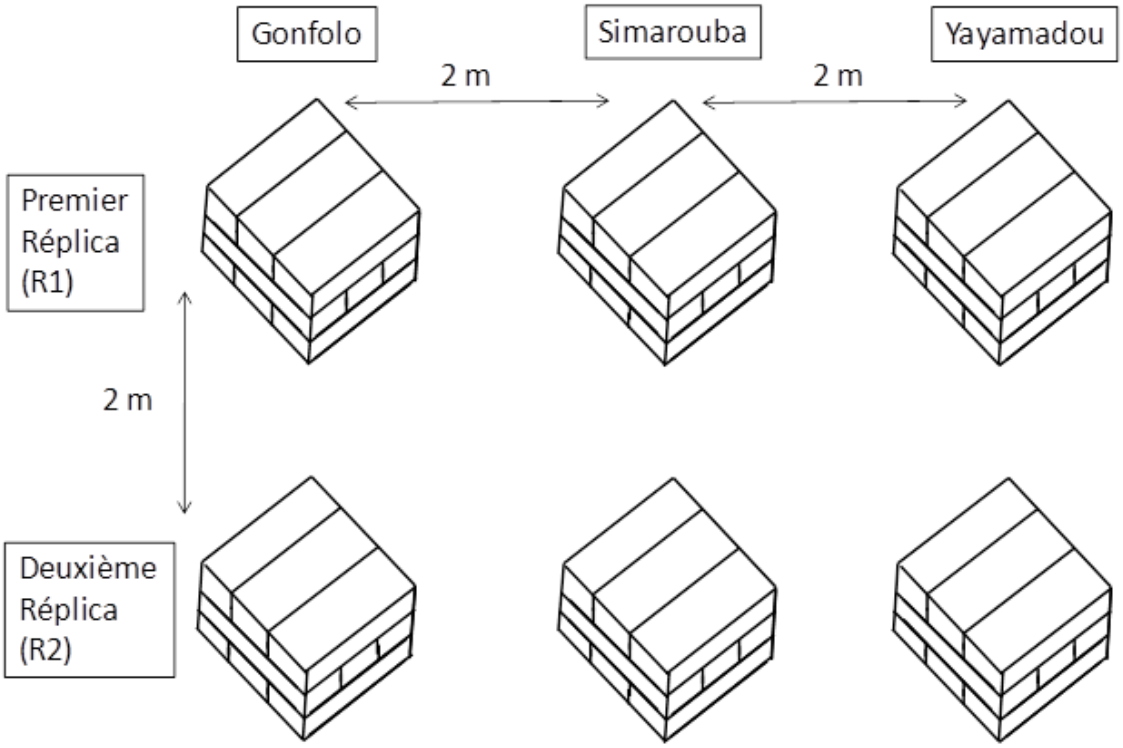


Figure 50 : Disposition des deux réplicas sur un site.

Les dispositifs ont été mis en place pour les différents milieux du littoral début mars 2009 pour certains, et début mai pour d'autres (ce décalage s'explique par le fait que 3 tas sont sur l'est de la Guyane et trois autres sur l'ouest de la Guyane), puis retirés en 2010 à la date anniversaire de la mise en place de l'essai.

CAS PARTICULIER DE PARACOU

Sur les deux parcelles de Paracou, afin de tester la saisonnalité (voir cinquième partie), une nouvelle batterie d'essais est installée tous les deux mois, soit 6 batteries d'essais au total, par site (les réplicas sont numérotés de B1 à B6), chacune restant un an sur site. Tous les mois on fait un relevé pour noter la présence ou l'absence de termites. Lorsqu'il y a présence on prélève un échantillon de bois (à l'aide d'un marteau sondeur) pour mesurer son humidité.

Les B1 ont été mises en début mars, les B2 en début mai, les B3 en début juillet, B4 en début septembre, B5 en novembre et B6 en janvier. Ils restent 12 mois et sont retirés à la date anniversaire (Figure 51).

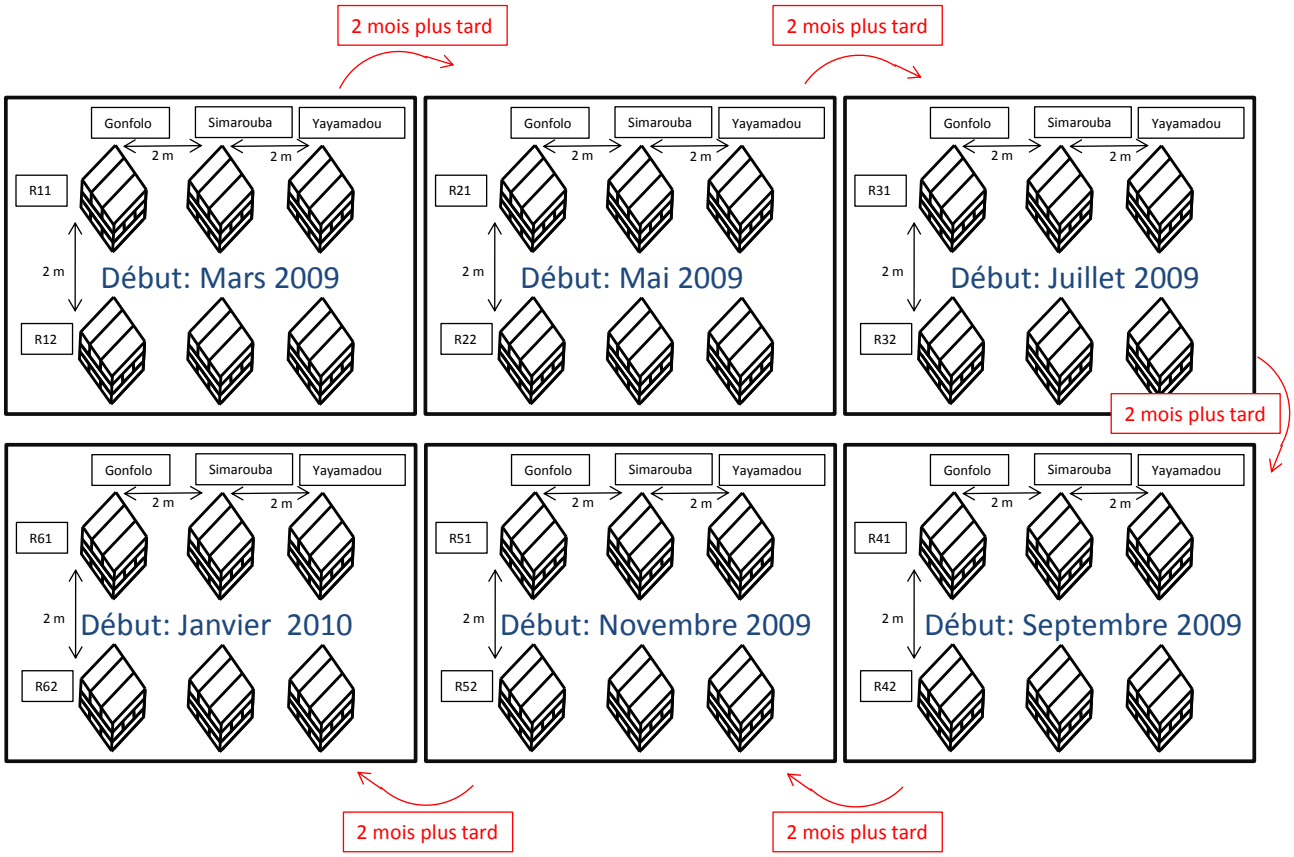


Figure 51 : Schéma du dispositif expérimental.

RESULTATS

Le terme « abondance » correspond au nombre de fois où une espèce de termite est répertoriée sur chaque plaquette d'un tas donné, sur un an.

Le terme « diversité » des termites, traduit la présence ou l'absence des espèces en fonction des essences durant l'année.

La fréquence en % est le nombre de plaquettes occupées pendant un an divisé par le nombre de planchettes observées durant cette période

Les données de Paracou ont dû être divisées par quatre pour être homogènes avec les autres milieux. En effet, Paracou comporte deux fois plus de tas de bois et a été échantillonné sur deux mois (Mars et Mai) pendant un an.

COMPARAISON DES SITES

Globalement (Tableau 9), le milieu qui a la plus forte abondance de termites sur les tas de bois est la pinède (292) alors que la plantation de Simarouba a la plus faible (44). La plantation de Cacao et la mangrove ont une faible abondance (72 et 79), les parcelles de Paracou une forte abondance (155 et 178), le Campus et la savane ayant une voleur moyenne (117 et 126).

Par contre la diversité est nettement plus élevée sur les parcelles de Paracou (10). Elle est très faible dans les plantations de Simarouba ou de Cacao et dans la parcelle de savane.

Le calcul des fréquences dans les tas occupés par les termites nous montre clairement une forte activité dans les stations Pinède, Paracou et Savane. Les autres zones ont une activité plus basse.

Tableau 9 : Synthèse montrant la diversité, l'abondance et la fréquence des tas occupé par des termites. Les différents milieux sont représentés par des abréviations: CA pour "Plantation de cacao", AN pour "zone anthropisée", MA pour "mangrove", SA pour "savane, SI pour" plantation de simarouba", PI pour "pinède", PT pour "Paracou sol en terre" et PS pour "Paracou sol en sable".

	CA	AN	MA	SA	SI	PI	PT	PS
Abondance	79,00	117,00	72,00	126,00	44,00	292,00	178,00	155,00
Diversité	3,00	4,00	4,00	2,00	2,00	5,00	10,00	10,00
Moyenne abondance sur tas occupé	17,67	21,00	12,09	7,93	15,00	31,50	14,67	30,08
% fréquence tas occupé par les termites	12,17	19,07	10,87	23,33	8,13	40,20	24,70	25,50

En analysant en détail la figure en Annexe III, dans la Pinède, l'abondance des termites est forte sur le Yayamadou et le Simarouba, bien que la diversité de ces termites ne dépasse pas 4 espèces. Les espèces présentes semblent être spécialisées. Sur le site de Paracou, quelle que soit la nature du sol, l'abondance et la diversité des termites sont très fortes pour le Yayamadou. En savane, l'essence la plus attaquée de par l'abondance de termites est le Gonfolo. Le Yayamadou vient en deuxième

position. Le Gonfolo (deux espèces de termites) et le Yayamadou (une espèce) sont attaqués par des termites spécialisés en savane. Dans les sites comme la Mangrove et le campus, l'essence la plus convoitée en termes d'abondance et des termites est le Yayamadou. Pour les plantations de Simarouba, la tendance est une préférence pour les planchettes en Yayamadou et Gonfolo. Dans la plantation de Cacao, les planchettes en Gonfolo et Simarouba sont préférentiellement attaquées.

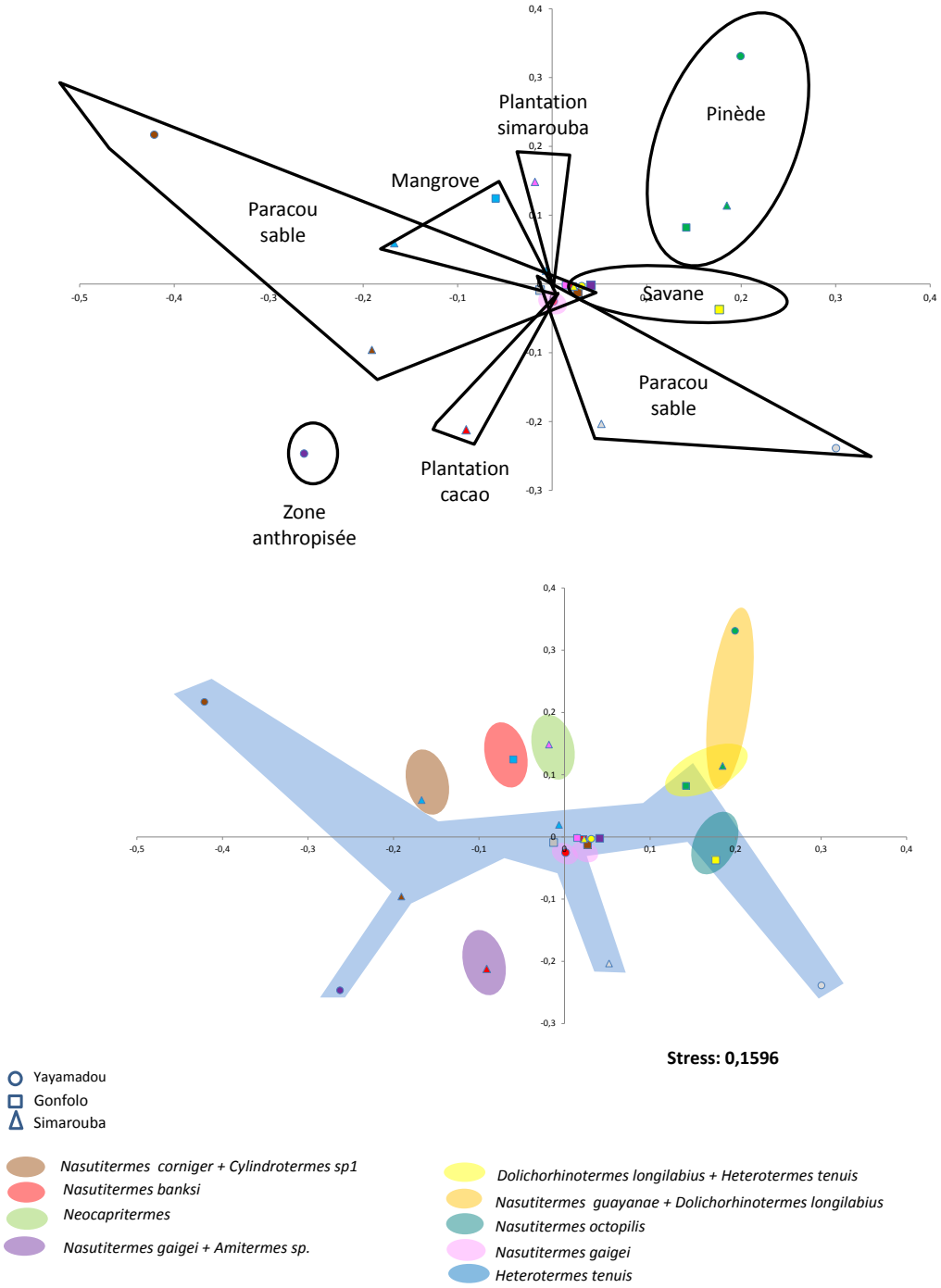


Figure 52 : Non-metric multidimensional scaling (NMDS) des ressemblances des communautés de termites sur les tas bois dans des sites différents. Les couleurs dans les ronds, triangles ou carrés représentent des sites différents : vert pour pinède, jaune pour savane, rouge pour plantation cacao, rose pour plantation simarouba, violet pour zone anthropisée, bleu pour mangrove, marron pour Paracou terre et gris pour Paracou sable.

D'après l'analyse NMDS (*Non-metric multidimensional scaling*) avec l'indice de similarité GOWER (Figure 52), nous avons différents sites reliés par un tronc commun qui est la communauté d'*Heterotermes tenuis*, la partie centrale du graphique est assez pauvre en diversité d'espèces de termites. Plus on s'éloigne du centre plus nous avons une dominance en *Nasutitermes* ou en espèces plus rares comme *Dolichorhinotermes* et *Neocapritermes.* Certains sites présentent donc des particularités de dominance de termites outre *H. tenuis.* La Pinède est caractérisée par la présence de *Dolichorhinotermes longilabius*, la Savane est dominée par *Nasutitermes octopilis*, la Plantation Cacao se détache par la présence des communautés de *N. gaigei* et *Armitermes*, la Plantation de Simarouba se distingue par la communauté de *Néocapritermes*, la Mangrove où le Gonfolo s'écarte du tronc commun par la présence de *N. banksi* et le simarouba par *N. corniger* et *Cylindrotermes sp1.* Le campus n'est représenté que par deux points et le Simarouba n'a eu aucune attaque de termites.

En somme*, Heterotermes tenuis* est une espèce présente sur tous les milieux étudiés qui parait avoir une grande importance dans l'assemblage des différentes espèces. Cette espèce semble être l'espèce dominante dans notre zone d'étude en Guyane. Il parait clair qu'en fonction des sites il y a des préférences particulières à certaines essences, même si Yayamadou reste l'essence la plus attaquée. Il parait aussi évident que plus un milieu est perturbé ou soumis à une perturbation importante plus l'espèce qui a un fort poids de par son impact reste *H. tenuis.* Toutefois, bien que présent en forêt, *H. tenuis* a une action moins visible du fait de la forte diversité qu'il y a dans ce milieu. *Nasutitermes octopilis* semble être un termite de milieux ouverts.

DIVERSITE SUR PARACOU

Compte tenu de la plus grande diversité trouvée dans la forêt de Paracou, une analyse plus complète a été effectuée sur ce site.

Nous avons analysé la diversité annuelle de nos tas de bois, ce qui a réduit considérablement le nombre d'absences d'espèces. L'analyse s'est faite sur la **diversité annuelle** des termites où nous avons la présence ou l'absence des espèces en fonction des essences.

Tableau 10: Fréquence d'observation des termites sur les 3 différentes essences de bois. En gris, les 8 espèces majoritaires et en vert celles dont la proportion est faible.

Espèces de termites	Gonfolo	Yayamadou	Simarouba
Heterotermes tenuis	56%	29%	27%
Heterotermes crinitus	3%	3%	8%
Coptotermes testaceus	13%	11%	0%
Nasutitermes gaigei	8%	9%	14%
Nasutitermes guayanae	5%	9%	3%
Nasutitermes corniger	3%	9%	8%
Nasutitermes octopilis	0%	7%	0%
Cylindrotermes sp1	3%	10%	34%
Total	91%	87%	94%
Nasutitermes banksi	1%	0,5%	1%
Armitermes albidus	0%	1%	0%
Armitermes percutiens	0%	0,5%	3%
Armitermes grandidens	1%	2%	0%
Termes fatalis	0%	0,5%	0%
Neocapritermes sp2	1%	0,5%	0%
Planicapritermes sp3	1%	5%	0%
Anoplotermes sp4	1%	0,5%	1%
Dolichorhinotermes longilabius	0%	2%	1%
Dolichorhinotermes marginalis	4%	0,5%	0%
Total	9%	13%	6%

Il apparaît que 8 espèces de termites représentent la très grande majorité des fréquences totales pour chaque essence de bois (Tableau 10). En effet, elles représentent 91% des cas pour Gonfolo, 87% pour Yayamadou et 94% pour Simarouba. Elles sont classées dans la catégorie des espèces majoritaires. Les autres termites sont comptabilisés dans une seule catégorie : « espèces minoritaires ».

L'analyse de la diversité s'est faite avec un GLM (modèle linéaire généralisé) en utilisant le logiciel GLIM (1986) où l'on utilise l'erreur Poisson et le test du *Chi*-carré (χ^2). Les dispersions des données sont corrigées par le χ^2.

L'analyse est tout d'abord effectuée à partir de tous les cas (modèle général ou *full model*), lorsque les interactions doubles ou triples sont significatives nous procédons à un modèle simplifié (*simplified model*) où nous regroupons les différentes moyennes des variables par classe, ceci permet de réduire le nombre de classes à analyser (par exemple : au lieu de 20 moyennes, en les regroupant par classe nous n'en comparons que 5 ou 6). Nous testons la validité du nouveau modèle avec l'ancien pour vérifier si nous avons le droit de l'utiliser (nous ne l'utilisons que si $p>0,9$).

Tableau 11 : Liste des espèces de termites présentes sur les différentes essences. En gris, les 8 espèces expliquant la plus grande proportion en terme de diversité. En vert les espèces minoritaires dont la proportion est faible.

Espèces de termites	Gonfolo	Yayamadou	Simarouba
Heterotermes tenuis	P	P	P
Heterotermes crinitus	P	P	P
Coptotermes testaceus	P	P	Abs
Nasutitermes gaigei	P	P	P
Nasutitermes guayanae	P	P	P
Nasutitermes corniger	P	P	P
Nasutitermes octopilis	Abs	P	Abs
Armitermes albidus	Abs	P	Abs
Armitermes percutiens	Abs	P	P
Armitermes grandidens	P	P	Abs
Cylindrotermes sp1	P	P	P
Termes fatalis	Abs	P	Abs
Neocapritermes sp2	P	P	Abs
Planicapritermes sp3	P	P	Abs
Anoplotermes sp4	P	P	P
Dolichorhinotermes longilabius	Abs	P	P
Dolichorhinotermes marginalis	P	P	Abs
Nasutitermes banksi	P	P	P

Nos expériences ont mis en évidence 18 espèces de termites colonisant les tas de bois à Paracou (Tableau 11), beaucoup sont des xylophages, d'autres des humivores ou des polyphages (xylophages ou humivores). Toutes ces espèces sont présentes dans des proportions différentes chez le Yayamadou. Sur Gonfolo 13 espèces ont été trouvées et « seulement » 10 sur Simarouba. Certaines de ces espèces ont une préférence pour le Gonfolo ou le Simarouba, certaines sont présentes chez l'un mais pas chez l'autre. Celles qui sont présentes chez Gonfolo (et absentes chez Simarouba) sont *Coptotermes testaceus, Dolichorhinotermes marginalis, Amitermes grandidens, Neocapritermes sp2 et Planicapritermes sp3.* Celles qui sont présentes chez Simarouba (et absentes chez Gonfolo) sont *Dolichorhinotermes longilabius* et *Armitermes percutiens.* Néanmoins *Nasutitermes octopilis, Termes fatalis et Armitermes albidus* ne sont présentes que chez Yayamadou.

Pour les triples interactions, nous n'avons que « date.bois.site » qui est significatif ($\chi^2_{10} = 16{,}28; P = 0{,}092$).

Pour les doubles interactions, « date.bois » est significatif ($\chi^2_{10} = 27{,}47; P = 0{,}0022$), nous procédons à un modèle simplifié où nous passons de 18 moyennes à 4 classes de moyennes (Tableau 12) car le nouveau modèle est très voisin de l'ancien ($\Delta\chi^2_{14} = 3{,}66; P = 0{,}99$).

Tableau 12:Représentation des moyennes de diversité affectées à la saison et aux essences ainsi qu'aux classes de moyennes.

Essences	Mois début essais	Moyenne de diversité	Classe
	Mars	1,5	2
	Mai	0,125	1
Gonfolo	Juillet	0,375	1
	Septembre	1,25	2
	Novembre	1,625	2
	Janvier	1,5	2
	Mars	2,125	3
	Mai	2,375	3
Yayamadou	Juillet	3,875	4
	Septembre	3,125	4
	Novembre	3,125	4
	Janvier	3,25	4
	Mars	1,5	2
	Mai	2,625	3
Simarouba	Juillet	1,5	2
	Septembre	1,25	2
	Novembre	2	3
	Janvier	2	3

Les différentes classes de moyennes sont des regroupements de moyennes appartenant aux mêmes niveaux. Ici nous avons 4 niveaux différents (Figure 53), (1) faible, (2) très moyen, (3) moyen et (4) fort.

Il n'y a que Gonfolo qui a une diversité faible lorsqu'il a été installé en forêt en mai (R2) et juillet (R3). Elle varie entre 0,125 et 0,375.

Lorsque nous installons, les tas de bois de Simarouba (1) en mars (R1), juillet (R3) et septembre (R4) et (2) de Gonfolo en mars, septembre (R4), novembre (R5) et janvier (R6), nous avons des diversités de termites très moyennes variant entre 1,25 et 1,625.

Les tas de bois de Yayamadou posés en mars (R1) et mai (R2) et ceux de Simarouba posés en mai, novembre (R5) et janvier (R6) présentent une diversité de termite moyenne qui varie entre 2 et 2,625.

Les tas de bois de Yayamadou posés de juillet à janvier (R3, R4, R5 et R6) présentent une forte diversité en termite. Elle varie entre 3,125 et 3,875.

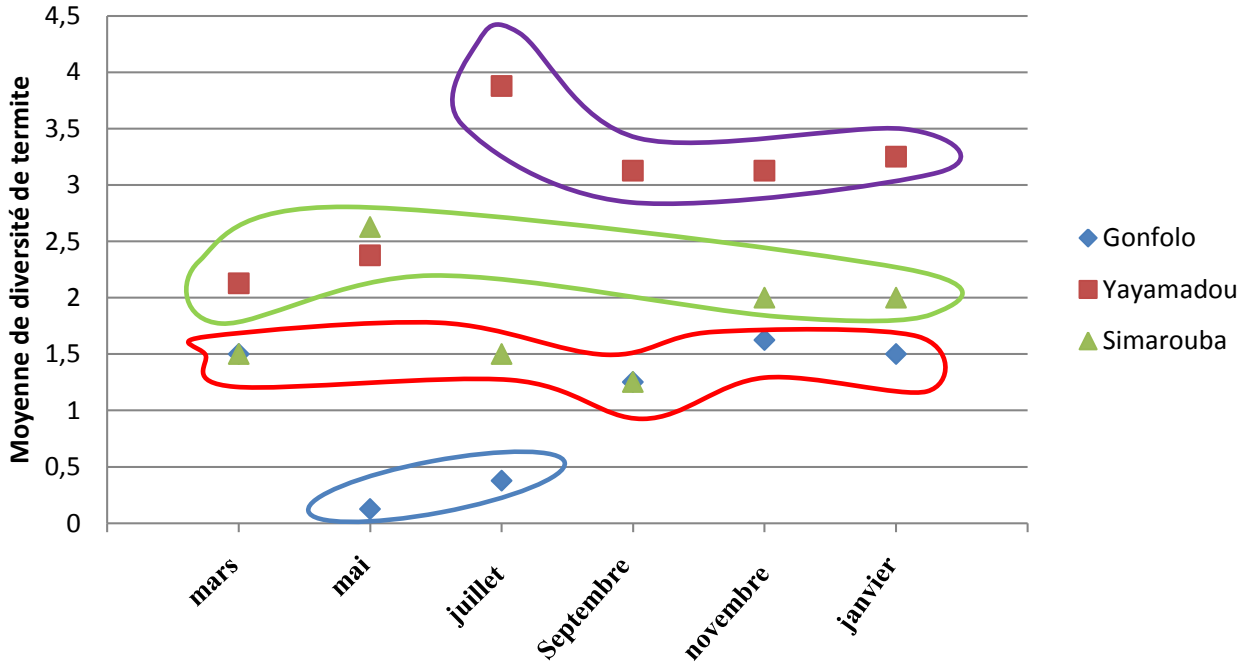


Figure 53 : Représentation graphique des moyennes de diversité en fonction des essences. Les différents cercles de couleur représentent un niveau de diversité (bleu=faible, rouge=très moyen, vert=moyen, violet=fort).

En résumé, pour Gonfolo (Figure 54) les tas de bois posés en milieu forestier présentent soit une faible diversité soit une diversité très moyenne en termites, avec un minimum en mai

Pour Simarouba (Figure 54) les tas de bois posés en milieu forestier présentent soit une diversité très moyenne soit une diversité moyenne en termites, avec un maximum en mai.

Pour Yayamadou (Figure 54) les tas de bois posés en milieu forestier présentent soit une diversité moyenne soit une diversité forte en termites avec un maximum en juillet.

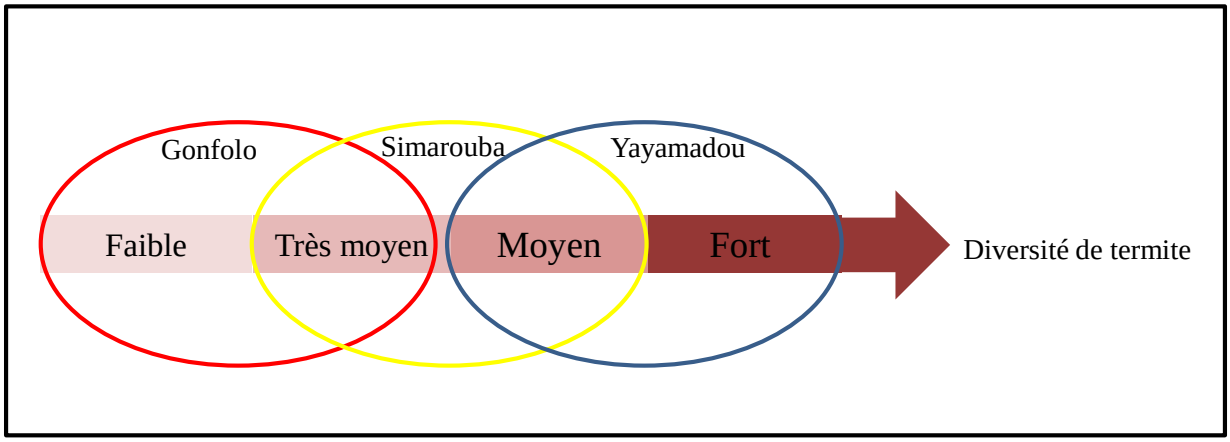


Figure 54 : Schéma de la diversité de termites en fonction de l'essence. Ellipse en rouge= gonfolo ; ellipse en jaune=simarouba ; ellipse en bleu=yayamadou.

CINQUIEME PARTIE: ACTIVITE SPATIO-TEMPORELLE DES TERMITES SUR LE SITE DE PARACOU

Les essences utilisées et le dispositif d'essai ont été décrits dans la quatrième partie (paragraphes II-1.et II-2.). Le terme « abondance » dans cette analyse correspond au nombre de fois où une espèce de termite est répertoriée sur chaque planchette d'un tas donné, sur un an.

EFFET ESSENCE

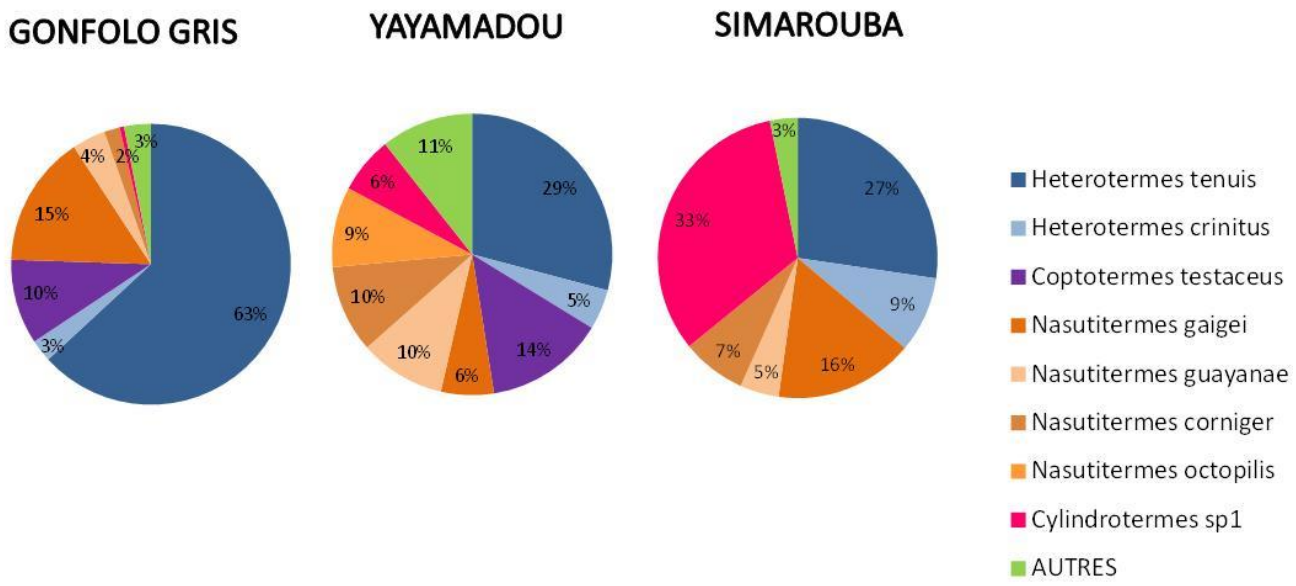


Figure 55 : Proportions des abondances annuelles de termite sur trois essences, toutes saisons et sites confondus.

GONFOLO GRIS

Pour gonfolo gris (Figure 55), il y a majoritairement (proportion ≥ 20%) des *Heterotermes tenuis* (63%). La proportion du reste des termites oscille entre 3 et 15%, *Nasutitermes gaigei* (15%), *H. crinitus* (3%), *Coptotermes testaceus* (10%), *Nasutitermes guayanae* (4%), *N. corniger* (2 %) et *Cylindrotermes sp1* (>1%). La partie minoritaire (3%) est représenté (en vert sur la Figure 2) par 6 espèces dont la valeur oscille entre 1 et 4%, *Nasutitermes banksi* (>1%), *A. grandidens* (1%), *Neocapritermes sp2* (>1%), *Planicapritermes sp3* (1%), *Anoplotermes sp4* (1%), *Dolichorhinotermes marginalis* (1%). Les Rhinotermitidés (*Heterotermes* et *Coptotermes*) sont majoritaires à 76% par rapport aux Termitidés (*Cylindrotermes* et *Nasutitermes*) qui ne sont représentés qu'à 21%.

YAYAMADOU

Pour yayamadou (Figure 55), les Rhinotermitidés (*Heterotermes* et *Coptotermes*) sont très légèrement majoritaires (48%) par rapport aux Termitidés (*Cylindrotermes* et *Nasutitermes* ; 41%). Pour cette essence il y a un peu plus de Rhinotermitidés que de Termitidés attirés.

L'espèce majoritaire est *Heterotermes tenuis* (29%). Les moins présents varient entre 5 et 14%, *Coptotermes testaceus* (14%), *H. crinitus* (5%), *Nasutitermes gaigei* (6%), *N.guayanae* (10%), *N. corniger* (10%), *N. octopilis* (9%) et *Cylindrotermes sp1* (6%). Les minoritaires (11%) sont composés de 10 espèces, *Nasutitermes banksi* (>1%), *Armitermes albidus* (1%), *A. percutiens* (<1%), *A. grandidens* (1%), *Termes fatalis* (<1%), *Neocapritermes sp2* (<1%), *Planicapritermes sp3* (6%), *Anoplotermes sp4* (1%), *Dolichorhinotermes longilabius* (2%), *D. marginalis* (<1%).

SIMAROUBA

Pour simarouba (Figure 55), les espèces majoritaires oscillent entre 27 et 33%, *Heterotermes tenuis* (27%) et *Cylindrotermes sp1* (33%). Les moins présents varient entre 5 et 16%, *H. crinitus* (9%), *Nasutitermes gaigei* (16%), *N. guayanae* (5%), *N. corniger* (7**%). Il y a 2 espèces qui ne sont jamais présentes, *Coptotermes testaceus* et *Nasutitermes octopilis.***

Les espèces minoritaires sont, *Nasutitermes banksi* (1%), *Armitermes percutiens* (<1%), *Anoplotermes sp4* (<1%) et Dolichorhinotermes longilabius (1%).

Les Rhinotermitidés (*Heterotermes*) sont minoritaires (36%) par rapport aux Termitidés (*Cylindrotermes* et *Nasutitermes* ; 61%).

CONCLUSION

Pour gonfolo gris ou yayamadou l'espèce prédominante est *Heterotermes tenuis* alors que pour simarouba c'est *Cylindrotermes sp1* qui l'emporte (Tableau 13). Si on considère l'ensemble de nos données les Rhinotermitidés sont plutôt présents majoritairement sur gonfolo et yayamadou alors que chez simarouba c'est l'inverse, ce sont les Termitidés qui prédominent.

Tableau 13: Bilan récapitulatif

	Gonfolo	Yayamadou	Simarouba
Famille majoritaire	Rhinotermitidés	Rhinotermitidés	Termitidés
Espèce majoritaire	*Heterotermes tenuis*	*Heterotermes tenuis*	*Cylindrotermes sp1*
Remarque	7 espèces	8 espèces	6 espèces

EFFET SAISONNALITE

EFFET SAISONNALITE CHEZ GONFOLO GRIS

Les essais sur gonfolo (Figure 56) installés en mars (R1), montrent qu'*Heterotermes tenuis* (88%) accède majoritairement à ces tas de bois. Il y a aussi *Nasutitermes gaigei* (7%) et *N. corniger* (3%). Les espèces minoritaires sont *Armitermes grandidens* (1%) et *Neocapritermes sp2* (1%). Les Rhinotermitidés (88%) sont mieux représentés que les Termitidés (10%).

Les essais de mai (R2, ne comportent qu'une seule espèce de termite, *Heterotermes tenuis* (100%). Par défaut, c'est la famille des Rhinotermitidés qui est majoritaire.

Les essais de juillet (R3) ont été colonisés que par *Heterotermes tenuis* (13%) et *Nasutitermes gaigei* (87%). Ici les Termitidés sont mieux représentés que les Rhinotermitidés.

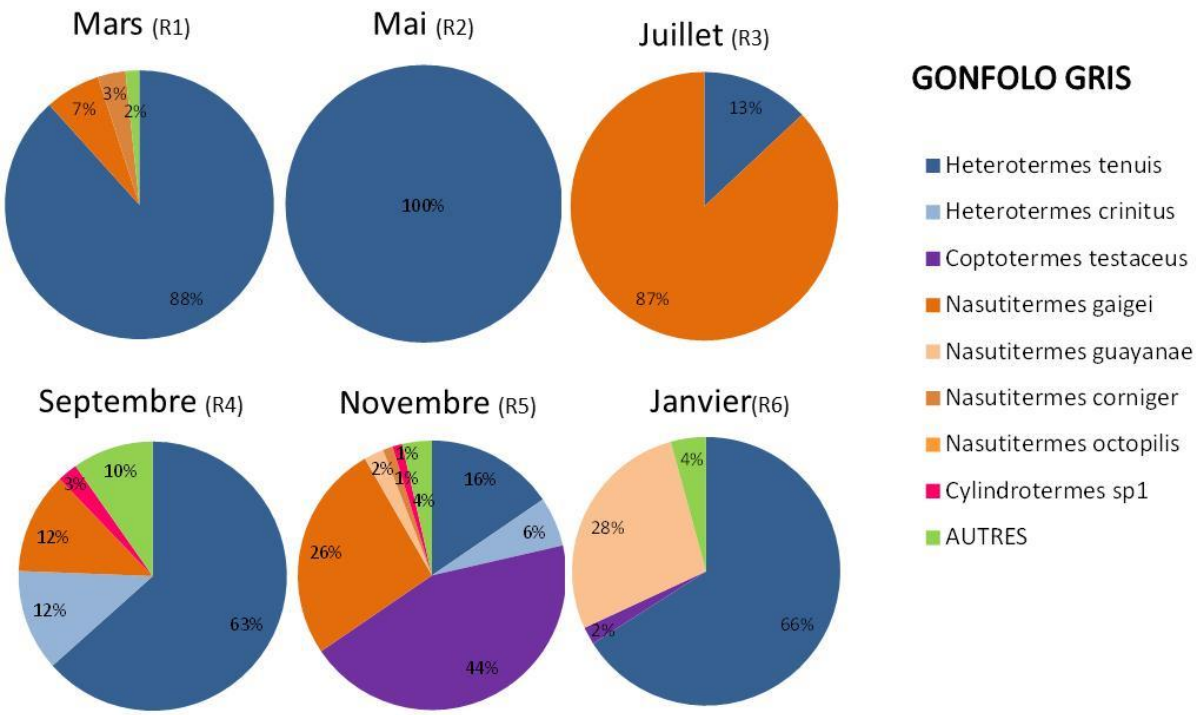


Figure 56 : Proportions des abondances annuelles de termites en fonction des saisons (tous sites confondus) pour gonfolo.

Les essais de septembre (R4), saison sèche, ont été colonisés par quatre espèces de termites. L'espèce majoritaire est *Heterotermes tenuis* (63%) suivi d'*Heterotermes crinitus* (12%), *Nasutitermes gaigei* (12%) et *Cylindrotermes sp1* (3%). Les termites minoritaires sont *Anoplotermes sp4* (7%) et *Dolichorhinotermes marginalis* (3%). Les Rhinotermitidés (75%) sont mieux représentés que les Termitidés (15%).

Les essais de novembre (R5) ont été principalement colonisés par *Coptotermes testaceus* (44%) et *Nasutitermes gaigei* (26%). Les espèces qui sont moins fréquentes sont *Heterotermes tenuis* (16%), *H. crinitus* (6%), *Nasutitermes guayanae* (2%), *N. corniger* (1%) et *Cylindrotermes sp1* (1%). Les espèces minoritaires sont *Planicapritermes sp3* (2%) et *Dolichorhinotermes marginalis* (2%). Les Rhinotermitidés (66%) sont mieux représentés que les Termitidés (30%).

Les essais de janvier (R6) ont été colonisés majoritairement par *Heterotermes tenuis* (66%) et *Nasutitermes guayanae* (28%), les espèces qui sont moins abondantes sont *Coptotermes testaceus* (2%) et *Nasutitermes gaigei* (4%). Les espèces minoritaires (7%) sont représentées par seulement *Nasutitermes banksi*. Les Rhinotermitidés (66%) sont mieux représentés que les Termitidés (27%).

Bilan rapide :

A l'exception de R3 (juillet) les Rhinotermitidés prédominent (Tableau 14). L'espèce dont la proportion est la plus grande est généralement *Heterotermes tenuis*, à l'exception de R3 en juillet (*Nasutitermes gaigei*) et R5 en novembre (*Coptotermes testaceus*). A l'exception de R2 en mai (1 espèce) et R3 en juillet (2 espèces), le nombre d'espèces présentes sur Gonfolo est supérieur ou égal à 4.

Tableau 14: Bilan récapitulatif.

		Gonfolo
Mars	Famille majoritaire	Rhinotermitidés
R1	Espèce majoritaire	*Heterotermes tenuis*
	Remarque	4 espèces
Mai	Famille majoritaire	Rhinotermitidés
R2	Espèce majoritaire	*Heterotermes tenuis*
	Remarque	1 seule espèce
Juillet	Famille majoritaire	Termitidés
R3	Espèce majoritaire	*Nasutitermes gaigei*
	Remarque	2 espèces
Septembre	Famille majoritaire	Rhinotermitidés
R4	Espèce majoritaire	*Heterotermes tenuis*
Saison sèche	Remarque	4 espèces
Novembre	Famille majoritaire	Rhinotermitidés
R5	Espèce majoritaire	*Coptotermes testaceus*
	Remarque	7 espèces
Janvier	Famille majoritaire	Rhinotermitidés
R6	Espèce majoritaire	*Heterotermes tenuis*
	Remarque	4 espèces

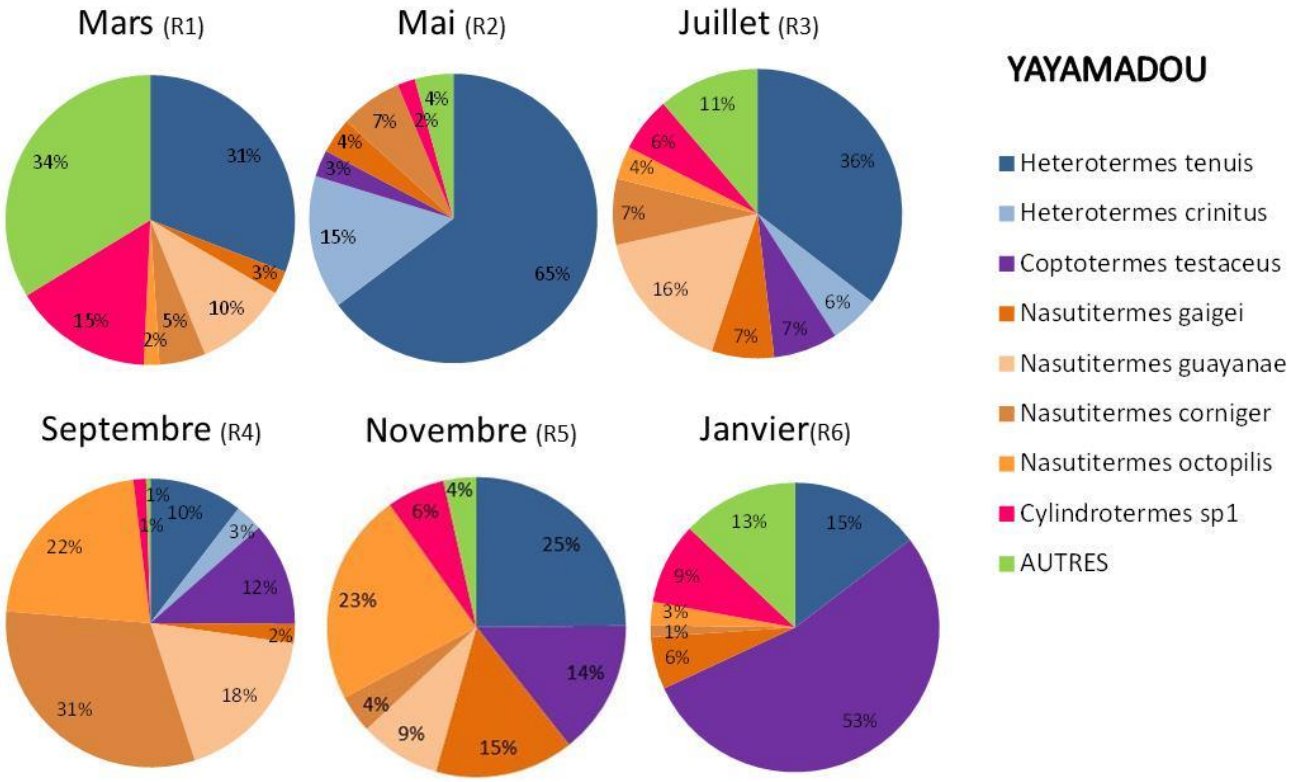


Figure 57 : Proportions des abondances annuelles de termites en fonction des saisons (tous sites confondus) pour yayamadou.

Les essais de yayamadou (Figure 57) mis sur le terrain en mars (R1) ont été colonisés préférentiellement par *Heterotermes tenuis* (31%), les autres espèces sont *Cylindrotermes sp1* (15%), *Nasutitermes gaigei* (3%), *N. guayanae* (10%), *N. corniger* (5%) *et N. octopilis* (2%).Les espèces minoritaires sont *Termes fatalis* (2%), *Neocapritermes sp2* (2%), *Planicapritermes sp3* (25%) et *Anoplotermes sp4* (5%). Il n'y a pas de famille majoritaire car il y a 31% de Rhinotermitidés et 35% de Termitidés.

Les essais mis sur le terrain en mai (R2) ont été colonisés principalement par *Heterotermes tenuis* (65%), les autres espèces sont *H. crinitus* (15%), *Coptotermes testaceus* (3%), *Nasutitermes gaigei* (4%)*, N. corniger* (7%) *et Cylindrotermes sp1* (2%)*.* Les espèces minoritaires sont *N. banksi* (<1%) et *Planicapritermes sp3* (<4%). Les Rhinotermitidés (83%) sont mieux représentés que les Termitidés (13%).

Les essais de juillet (R3) ont été occupés majoritairement par *Heterotermes tenuis* (36%). Les autres espèces sont *Nasutitermes guayanae* (16%), *H. crinitus* (6%), *Coptotermes testaceus* (7%), *Nasutitermes gaigei* (7%), *N. corniger* (7%) *et N. octopilis* (4%) et *Cylindrotermes sp1* (6%)*.* Les espèces minoritaires sont *Dolichorhinotermes longilabius* (7%), *Armitermes albidus* (3%), *A. percutiens* (%) et *Termes fatalis* (1%). Les Rhinotermitidés (49%) sont mieux représentés que les Termitidés (40%).

Les essais de septembre (R4) ont été colonisés majoritairement par *Nasutitermes corniger* (31%), *N. octopilis* (22%). Il y a eu également *Heterotermes tenuis* (10%), *H. crinitus* (3%), *Coptotermes testaceus* (12%), *Nasutitermes gaigei* (2%)*, N. guayanae* (18%) *et Cylindrotermes sp1* (1%)*.* Les espèces minoritaires sont *Armitermes grandidens* (<1%) et *Termes fatalis* (<1%). Les Termitidés (64%) sont mieux représentés que les Rhinotermitidés (25%).

Les essais de novembre (R5) ont été colonisés majoritairement par Heterotermes tenuis (25%), il y a eu également *Coptotermes testaceus* (14%), *Nasutitermes gaigei* (15%), *N. guayanae* (9%), *Nasutitermes corniger* (4%), *N. octopilis* (23%) et *Cylindrotermes sp1* (6%). Les espèces minoritaires sont *Armitermes percutiens* (1%), *Planicapritermes sp3* (1%) et *Dolichorhinotermes marginalis* (2%). Les Termitidés (57%) sont mieux représentés que les Rhinotermitidés (39%).

Les essais de janvier (R6) ont été colonisés majoritairement par *Coptotermes testaceus* (53%). Il y a eu également, *Cylindrotermes sp1* (9%), *Heterotermes tenuis* (15%), *Nasutitermes gaigei* (6%), *Nasutitermes corniger* (1%) et *N. octopilis* (3%)*.* Les espèces minoritaires sont *Armitermes grandidens* (6%), *Dolichorhinotermes longilabius* (4%) et *Planicapritermes sp3* (5%). Les Rhinotermitidés (68%) sont mieux représentés que les Termitidés (10%).

Bilan rapide :

L'espèce qui prédomine sur yayamadou (Tableau 15) est *Heterotermes tenuis* sauf pour R4 en septembre (*Nasutitermes corniger*) et R6 en janvier (*Coptotermes testaceus*). Un peu avant la saison

sèche et un peu après les Termitidés prédominent (R4 en septembre et R5 en novembre), pour mai, juillet et janvier (R2, R3 et R6) se sont les Rhinotermitidés, en mars il y a autant de Rhinotermitidés que de Termitidés (R1).

Tableau 15 : Bilan récapitulatif.

		Yayamadou
Mars	Famille majoritaire	Rhinotermitidés et Termitidés
R1	Espèce majoritaire	*Heterotermes tenuis*
	Remarque	6 espèces
Mai	Famille majoritaire	Rhinotermitidés
R2	Espèce majoritaire	*Heterotermes tenuis*
	Remarque	6 espèces
Juillet	Famille majoritaire	Rhinotermitidés
R3	Espèce majoritaire	*Heterotermes tenuis*
	Remarque	8 espèces
Septembre	Famille majoritaire	Termitidés
R4	Espèce majoritaire	*Nasutitermes corniger*
Saison sèche	Remarque	8 espèces
Novembre	Famille majoritaire	Termitidés
R5	Espèce majoritaire	*Heterotermes tenuis*
	Remarque	7 espèces
Janvier	Famille majoritaire	Rhinotermitidés
R6	Espèce majoritaire	*Coptotermes testaceus*
	Remarque	6 espèces

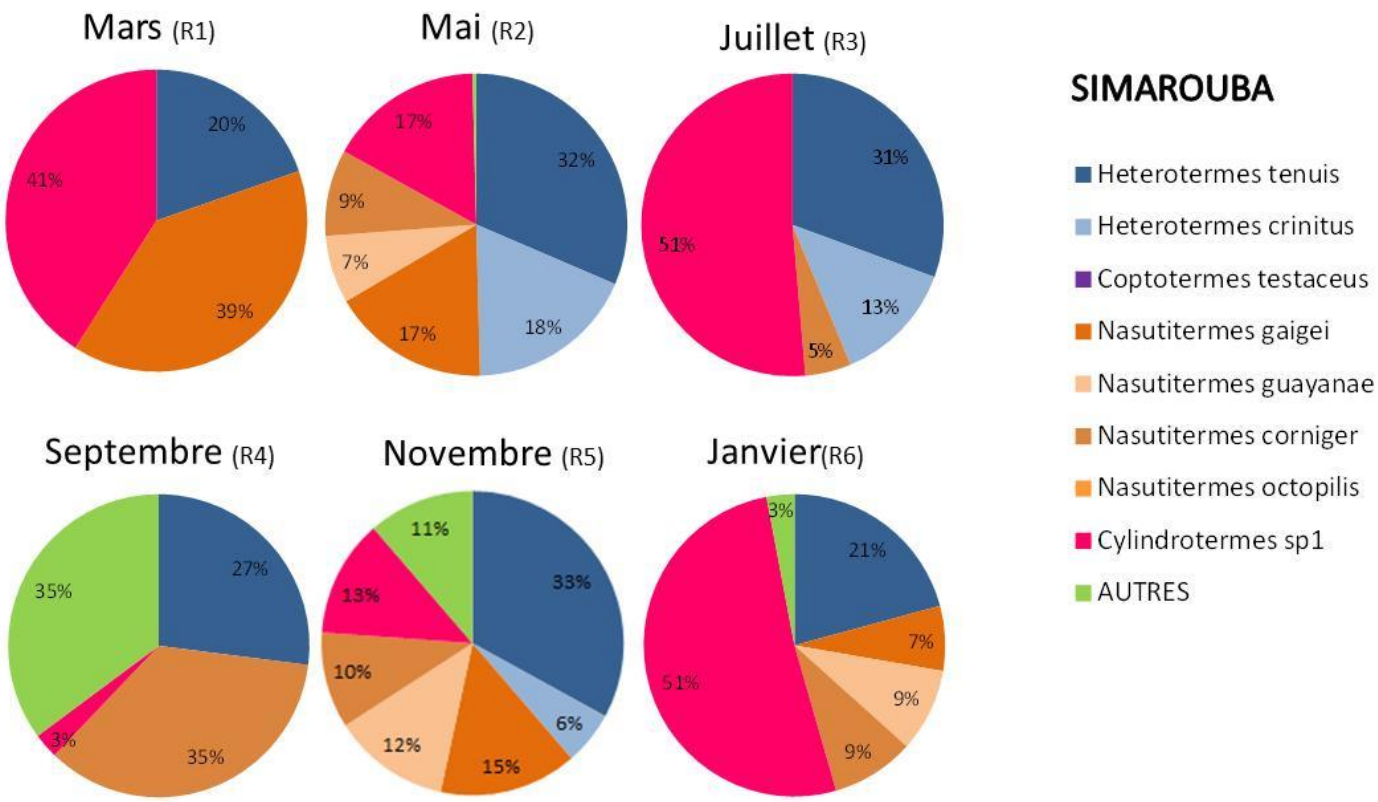


Figure 58 : Proportions des abondances annuelles de termites en fonction des saisons (tous sites confondus) pour simarouba.

Les essais de simarouba (Figure 58) mis sur le terrain en mars (R1) ont été colonisés par *Cylindrotermes sp1* (41%), *Nasutitermes gaigei* (39%), et *Heterotermes tenuis* (20%). Les Termitidés (80%) sont mieux représentés que les Rhinotermitidés (20%).

Les essais mis sur le terrain en mai (R2) ont été colonisés principalement par *Heterotermes tenuis* (32%), les autres espèces sont *H. crinitus* (18%), *Nasutitermes gaigei* (17%), *N. guayanae* (7%), *N. corniger* (9%) *et Cylindrotermes sp1* (17%). Parmi les espèces minoritaires nous avons *N. banksi* à <1%. Il y a autant de Termitidés (50%) que de Rhinotermitidés (50%).

Les essais de juillet (R3) ont été occupés majoritairement par *Cylindrotermes sp1* (51%) et *Heterotermes tenuis* (31%), les autres espèces sont *H. crinitus* (13%), *Nasutitermes corniger* (5%). Les Termitidés (56%) sont mieux représentés que les (44%).

Les essais de septembre (R4) ont été colonisés majoritairement par *Nasutitermes corniger* (35%) et *Heterotermes tenuis* (27%) et il y a eu également *Cylindrotermes sp1* (3%). Les espèces minoritaires sont *Armitermes percutiens* (3%), *N. banksi* (24%) et *Anoplotermes sp4* (8%). Les Termitidés (38%) sont mieux représentés que les Rhinotermitidés (27%).

Les essais de novembre (R5) ont été colonisés majoritairement par *Heterotermes tenuis* (33%), il y a eu également, *Coptotermes testaceus* (6%), *Nasutitermes gaigei* (15%), *N. guayanae* (12%), *Nasutitermes corniger* (10%) et *Cylindrotermes sp1* (13%). Les espèces minoritaires sont *Armitermes percutiens* (1%), et *Dolichorhinotermes longilabius* (10%). Les Termitidés (50%) sont mieux représentés que les Rhinotermitidés (39%).

Les essais de janvier (R6) ont été colonisés majoritairement par *Cylindrotermes sp1* (52%) et *Heterotermes tenuis* (21%), il y a eu également, *Nasutitermes gaigei* (7%), *N. guayanae* (9%) et *Nasutitermes corniger* (9%). Une seule espèce minoritaire, *Armitermes percutiens*. Les Termitidés (78%) sont mieux représentés que les Rhinotermitidés (21%).

Bilan rapide :

Nous observons (Tableau 16) que quelle que soit la saison et l'espèce de termite majoritaire sur un tas de bois de Simarouba les Termitidés dominent, à l'exception du mois de mai (R2) où les deux familles y sont en proportion égale. Il y a alternance de succession des espèces majoritaires (*Cylindrotermes sp1* et *Heterotermes tenuis*) de mars à janvier (R1 à R6) sauf après septembre, période de la saison sèche (R4), où nous avons *Nasutitermes corniger.*

Tableau 16 : Bilan récapitulatif.

		Simarouba
Mars	Famille majoritaire	Termitidés
R1	Espèce majoritaire	*Cylindrotermes sp1*
	Remarque	3 espèces
Mai	Famille majoritaire	Rhinotermitidés et Termitidés
R2	Espèce majoritaire	*Heterotermes tenuis*
	Remarque	6 espèces
Juillet	Famille majoritaire	Termitidés
R3	Espèce majoritaire	*Cylindrotermes sp1*
	Remarque	4 espèces
Septembre	Famille majoritaire	Termitidés
R4	Espèce majoritaire	*Nasutitermes corniger*
Saison sèche	Remarque	3 espèces
Novembre	Famille majoritaire	Termitidés
R5	Espèce majoritaire	*Heterotermes tenuis*
	Remarque	6 espèces
Janvier	Famille majoritaire	Termitidés
R6	Espèce majoritaire	*Cylindrotermes sp1*
	Remarque	5 espèces

SYNTHESE DES RESULTATS DE L'ABONDANCE ANNUELLE

Les tendances générales peuvent répondre à la question suivante. Quelles sont les espèces et les familles de termites qui prédominent sur un tas de bois donné, d'une essence donnée, en un an ? On peut dire aussi : quel est le poids des familles ou des espèces de termites sur un tas d'une essence donnée en un an (1) globalement et (2) en fonction de la période d'installation des tas de bois sur le terrain (R1 à R6).

D'après ce que l'on voit dans la Figure 59, quelle que soit la période de mise en place des tas de bois pour Simarouba, les Termitidés prédominent. Cette tendance est inversée pour Gonfolo où les Rhinotermitidés prédominent à l'exception de juillet (R3) où ce sont les Termitidés. Pour la période de juillet (R3) sur gonfolo et simarouba, en septembre (R4) et puis en novembre (R5) sur yayamadou et simarouba, ce sont les Termitidés qui prédominent. Pour yayamadou, à l'exception de septembre et novembre (R4 et R5) ce sont les Rhinotermitidés qui prédominent. Si nous nous intéressons aux

tendances issues des espèces, quelques résultats sont intéressants. *Heterotermes tenuis* est présent partout (≥ 20%) quelle que soit la saison et quelle que soit l'essence de bois. Quelle que soit l'essence, *Heterotermes tenuis* semble dominant en mai (R2). Pour les *Nasutitermes gaigei*, on remarque qu'ils ne sont présents qu'en mars (R1) pour simarouba et en juillet (R3) et novembre (R5) pour gonfolo, ces périodes correspondent à la saison sèche. *Nasutitermes guayanae*, n'est présent que sur gonfolo en janvier (R6). *Nasutitermes corniger* est dominant en saison sèche, en septembre (R4), sur yayamadou et simarouba, c'est probablement la période où il est le plus actif. *Nasutitermes octopilis* n'est présent que sur yayamadou en septembre et novembre, les tas de bois posés dans cette période attirent ces termites qui peuvent être considérés comme actifs à ce moment-là. *Cylindrotermes sp1* n'est présent en abondance que sur simarouba en mars (R1), juillet (R3) puis janvier (R6).

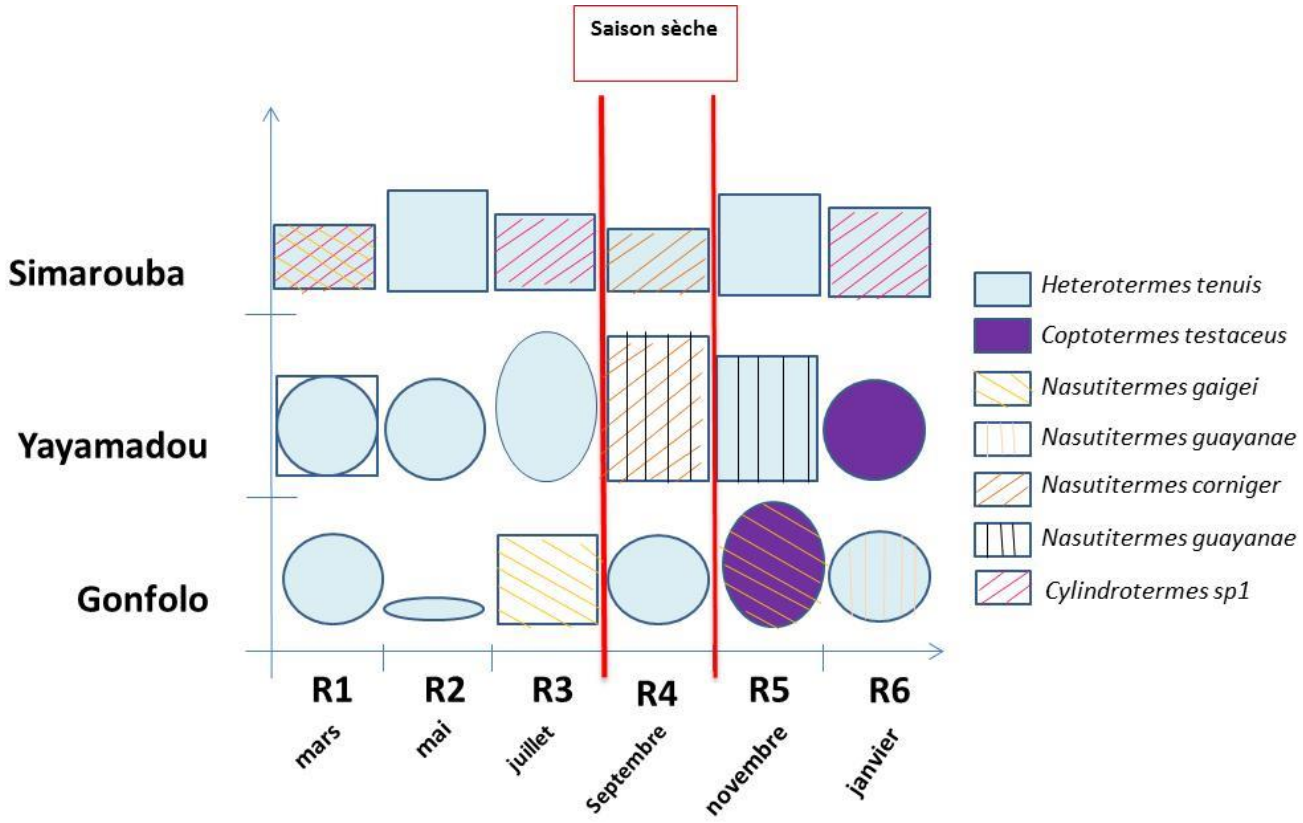


Figure 59 : Répartition des abondances sur une année des espèces majoritaires (≥20%) en fonction des saisons et des essences. Les rectangles représentent la famille des Termitidés ; les cercles et ellipses, la famille des Rhinotermitidés. Les tailles sont proportionnelles au nombre d'espèces.

GLM (MODELE LINEAIRE GENERALISE) POUR LES ABONDANCES

L'analyse globale qui inclut une quadruple interaction, "date.espèce bois.pedo.site", n'est pas significative($\chi^2_{10} = 21{,}98; P = 0{,}015$). Il faut voir en detail pour chaque essence si les diffèrentes interactions font ressortir des diffèrences significatives.

GONFOLO

La seule interaction significative est celle de la Triple interaction « date.pedo.site »($\chi^2_5 = 20{,}45; P = 0{,}001$). Le modèle simplifié permet de passer de 24 moyennes à 5 classes de moyennes($\Delta\chi^2_{19} = 2{,}5; P = 0{,}999$) (Tableau 17).

Tableau 17 : Représentation des moyennes d'abondance affectées à la saison, à la pédologie et au site ainsi qu'aux classes de moyennes.

Essence	Mois début essais	Pedologie	Site	Moyenne d'abondance	Classe
	Mars	Terre	Bas colline	27,5	5
	Mars	sable	Haut colline	42,5	5
	Mars	sable	Bas colline	3	2
	Mars	Terre	Haut colline	15,5	4
	Mai	Terre	Bas colline	0	1
	Mai	sable	Haut colline	6,5	3
	Mai	sable	Bas colline	0	1
	Mai	Terre	Haut colline	0	1
	Juillet	Terre	Bas colline	0	1
	Juillet	sable	Haut colline	8,5	3
	Juillet	sable	Bas colline	0	1
Gonfolo	Juillet	Terre	Haut colline	3	2
	Septembre	Terre	Bas colline	5	2
	Septembre	sable	Haut colline	1	2
	Septembre	sable	Bas colline	9,5	3
	Septembre	Terre	Haut colline	3	2
	Novembre	Terre	Bas colline	1	2
	Novembre	sable	Haut colline	1	2
	Novembre	sable	Bas colline	29,5	5
	Novembre	Terre	Haut colline	6	3
	Janvier	Terre	Bas colline	2,5	2
	Janvier	sable	Haut colline	4	2
	Janvier	sable	Bas colline	7	3
	Janvier	Terre	Haut colline	9	3

Les tas de bois installés en haut de colline terre en mai (R2) puis ceux de bas colline terre installés en mai (R2), juillet (R3) et novembre (R5), et enfin ceux de bas colline sable installés en mai (R2) et juillet (R3) ont une abondance nulle, aucun termite n'y vient (Figure 60).

Les tas de bois installés en haut de colline terre en juillet (R3) et septembre (R4), ceux installés en haut de colline sable en septembre (R4), novembre (R5) et janvier (R6), ceux installés en bas de colline terre en septembre (R4) et janvier (R6), puis ceux installés en bas de colline sable en mars (R1) ont une faible abondance en termites. Elle varie entre 1 et 5 (Figure 60).

Les tas de bois installés en haut de colline terre en novembre (R5) et janvier (R6), ceux installés en haut de colline sable en mai (R2) et juillet (R3, ceux installés en bas de colline sable en septembre (R4) et janvier (R6), ont une abondance très moyenne en termites. Elle varie entre 6 et 9,5 (Figure 60).

Les tas de bois installés en haut de colline terre en mars (R1) ont une abondance moyenne en termites d'une valeur de 15,5 (Figure 60).

Les tas de bois installés en haut de colline sable en mars (R1), ceux installés en bas de colline terre en mars (R1), puis ceux installés en bas de colline sable en novembre (R5) ont une forte abondance en termites. Elle varie entre 27,5 et 42,5 (Figure 60).

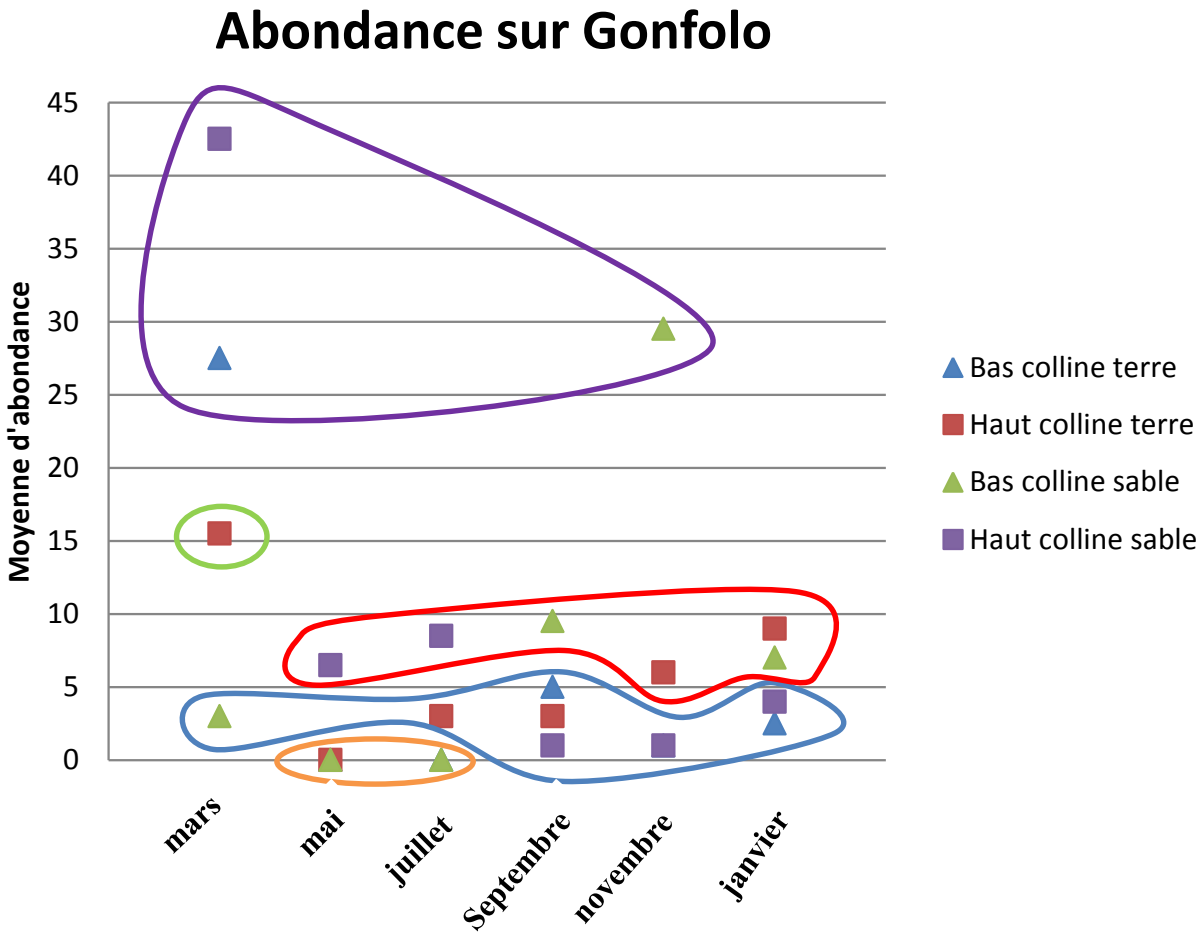


Figure 60 : Représentation graphique des moyennes d'abondance en fonction de la saisonnalité. Les différentes parties en couleur représentent un niveau d'abondance (orange=nulle, bleu=faible, rouge=très moyen, vert=moyen, violet=fort).

Les abondances en termites sur le gonfolo sont influencées par trois facteurs : la date à laquelle les tas de bois sont posés (effet saisonnalité), la position du tas sur le site en haut ou bas de colline (effet hauteur sur site) et enfin la nature du sol sur lequel les tas de bois restent durant un an le temps de l'expérience (effet pédologie).

La seule interaction significative est celle de la triple interaction « date.pedo.site »($\chi^2_5 = 15{,}15; P = 0{,}0097$). Le modèle simplifié permet de passer de 24 moyennes à 5 classes de moyennes. Le nouveau modèle est significativement identique à l'ancien, donc nous pouvons passer de 24 à 4 moyennes ($\Delta\chi^2_{18} = 1; P = 0{,}999$) (Tableau 18).

Tableau 18 : Représentation des moyennes d'abondance affectées à la saison, à la pédologie et au site ainsi qu'aux classes de moyennes.

Essence	Mois début essais	Pedologie	Site	Moyenne d'abondance	Classe
	Mars	Terre	Bas colline	36,5	2
	Mars	sable	Haut colline	9	1
	Mars	sable	Bas colline	38	2
	Mars	Terre	Haut colline	31,5	2
	Mai	Terre	Bas colline	27,5	2
	Mai	sable	Haut colline	10,5	1
	Mai	sable	Bas colline	51,5	3
	Mai	Terre	Haut colline	54,5	3
	Juillet	Terre	Bas colline	51,5	3
	Juillet	sable	Haut colline	73	4
	Juillet	sable	Bas colline	45	3
Yayamadou	Juillet	Terre	Haut colline	47	3
	Septembre	Terre	Bas colline	35	2
	Septembre	sable	Haut colline	58,5	3
	Septembre	sable	Bas colline	78,5	4
	Septembre	Terre	Haut colline	38	2
	Novembre	Terre	Bas colline	19,5	2
	Novembre	sable	Haut colline	43,5	3
	Novembre	sable	Bas colline	69	4
	Novembre	Terre	Haut colline	54	3
	Janvier	Terre	Bas colline	74	4
	Janvier	sable	Haut colline	21	2
	Janvier	sable	Bas colline	21	2
	Janvier	Terre	Haut colline	17,5	2

Les tas de bois installés en haut de colline sable en mars (R1) et mai (R2) ont une abondance faible en termites. Elle varie entre 9 et 10,5 (Figure 61).

Les tas de bois installés en haut de colline terre en mars (R1), septembre (R4) et janvier (R6), ceux installés en haut de colline sable en janvier (R6), ceux installés en bas de colline terre en mars (R1), mai (R2), septembre (R4) et novembre (R5), puis ceux installés en bas de colline sable en mars (R1) et janvier (R6) ont une abondance très moyenne en termites. Elle varie entre 17,5 et 38 (Figure 61).

Les tas de bois installés en haut de colline terre en mai (R2), juillet (R3) et novembre (R5), ceux installés en haut de colline sable en septembre (R4) et novembre (R5), ceux installés en bas de colline terre en juillet (R3), puis ceux installés en bas de colline sable en mai (R2) et juillet (R3) ont une abondance moyenne en termites. Elle varie entre 43,5 et 58,5 (Figure 61).

Les tas de bois installés en haut de colline sable en juillet (R3), ceux installés en bas de colline terre en janvier (R6), puis ceux installés en bas de colline sable en septembre (R4) et novembre (R5) ont une abondance très moyenne en termites. Elle varie entre 69 et 78,5 (Figure 61).

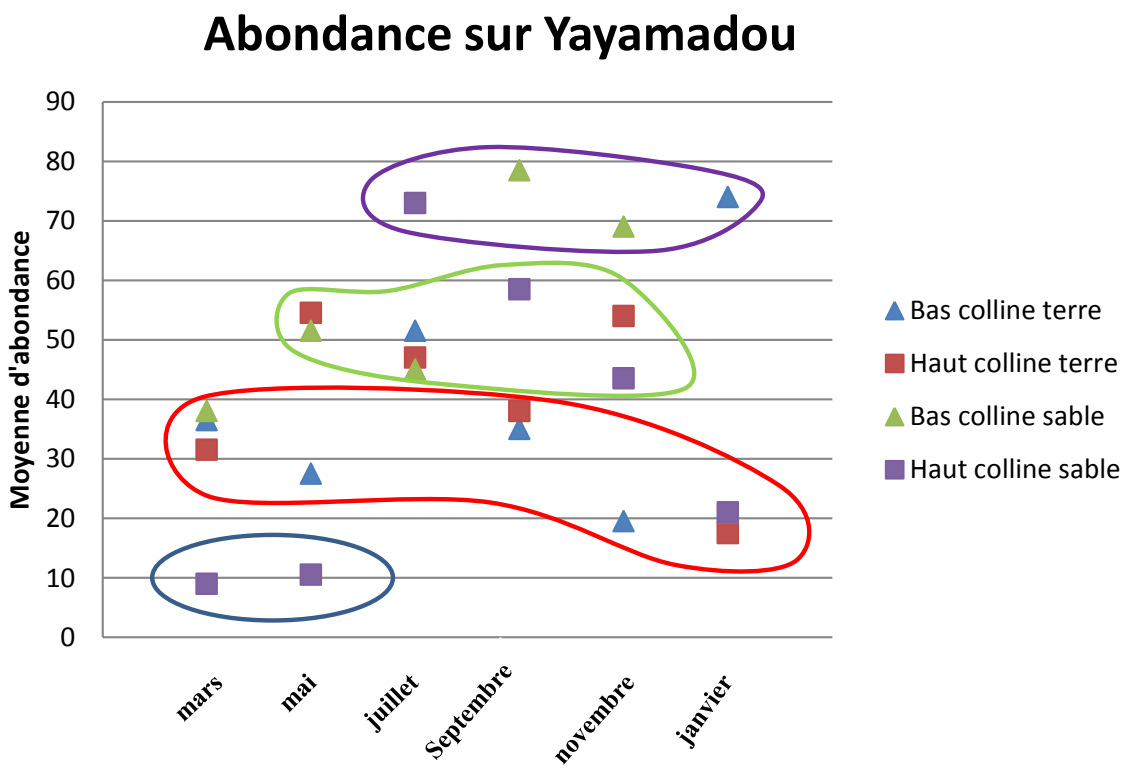


Figure 61 : Représentation graphique des moyennes d'abondance en fonction de la saisonnalité. Les différentes parties en couleur représentent un niveau d'abondance (bleu=faible, rouge=très moyen, vert=moyen, violet=fort).

Les abondances en termites sur le yayamadou sont influencées par trois facteurs : la date à laquelle les tas de bois sont posés (effet saisonnalité), la position du tas sur le site en haut ou bas de colline (effet hauteur sur site) et la nature du sol sur lequel les tas de bois restent durant un an (effet pédologie).

SIMAROUBA

La seule variable significative est celle de la « date », ($\chi_5^2 = 27{,}33; P = 0{,}00005$). Le modèle simplifié permet de passer de 6 moyennes à 4 classes de moyennes ($\Delta\chi_3^2 = 1{,}36; P = 0{,}71$) (Tableau 19).

Tableau 19 : Représentation des moyennes d'abondance affectées à la saison ainsi qu'aux classes de moyennes.

Essence	Mois début essais	Moyenne d'abondance	Classe
	Mars	23,5	3
	Mai	30,875	4
Simarouba	Juillet	22,875	3
	Septembre	3	1
	Novembre	9,75	2
	Janvier	12,25	2

Les tas de bois installés en septembre (R4) ont une abondance faible en termites, d'une valeur de 3 (Figure 62).

Les tas de bois installés en novembre (R5) et janvier (R6) ont une abondance moyenne en termites. Elle varie entre 9,75 et 12,25 (Figure 62).

Les tas de bois installés en mars (R1) et juillet (R3) ont une forte abondance en termites. Elle varie entre 22,875 et 23,5 (Figure 62).

Les tas de bois installés en mai (R2) ont une très forte abondance en termites, d'une valeur de 30,875 (Figure 62).

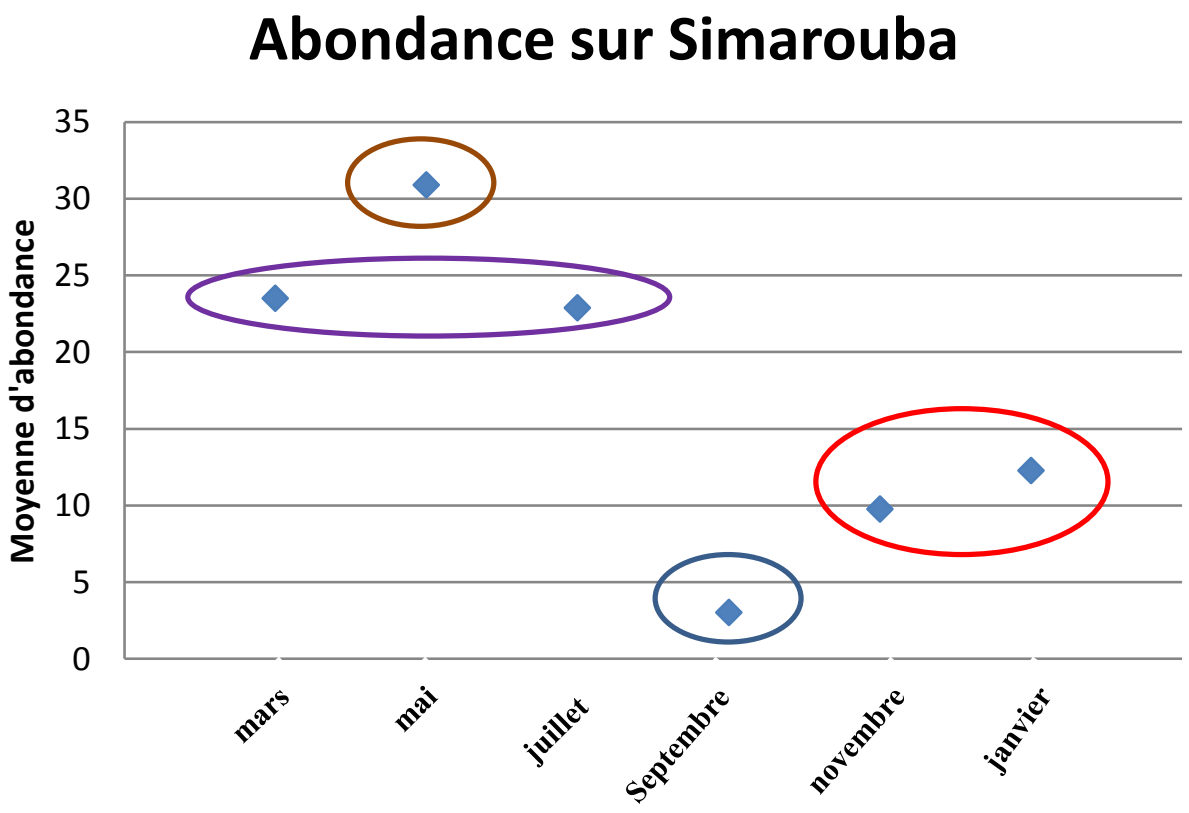


Figure 62 : Représentation graphique des moyennes d'abondance en fonction de la saisonnalité. Les différents cercles de couleur représentent un niveau d'abondance (bleu=faible, rouge=très moyen, violet =fort, marron=très fort).

L'abondance en termites sur le simarouba n'est influencée que par la date à laquelle les tas de bois sont installés. Il y a donc un effet saisonnalité qui conditionne l'arrivée des termites sur cette essence dans la forêt de Paracou. Elle n'est influencée ni par la position des tas de bois sur le site, ni par la nature du sol.

BILAN GLOBAL

Afin de comparer les différentes essences entre elles on a du homogénéiser les résultats en les rassemblant dans 4 classes d'abondance différentes : 0 (classe 0), entre 0 et 15 (classe 1), entre 15 et 60 (classe2) et supérieur à 60 (classe 3).

ABONDANCES EN FONCTION DES DIFFERENTES DATES

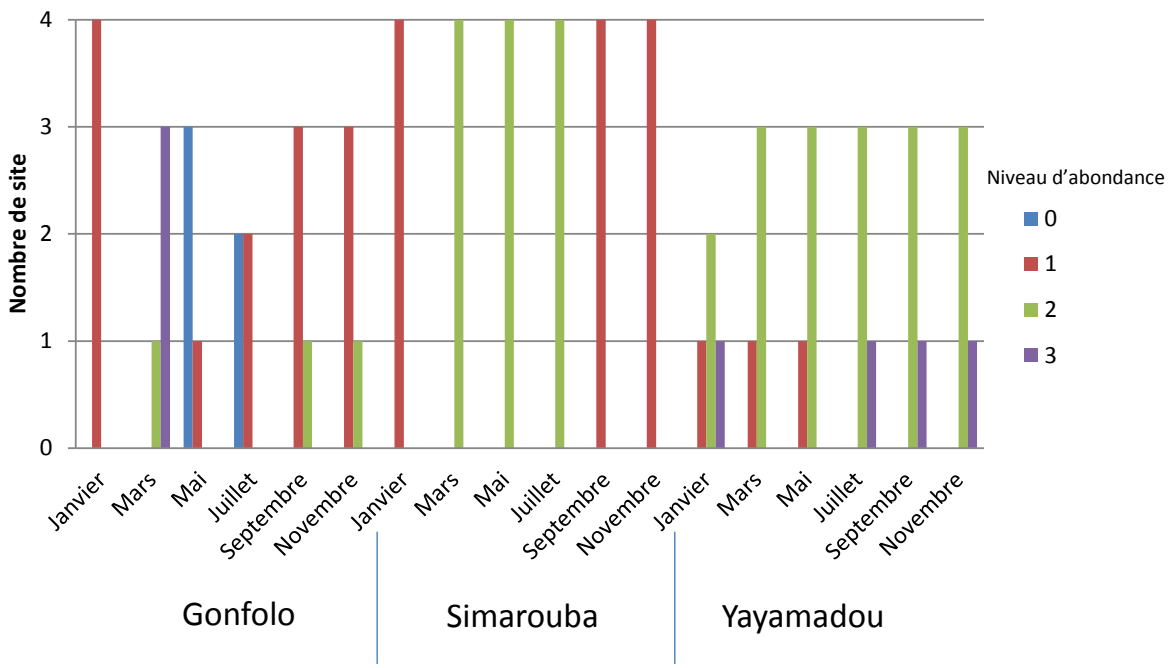


Figure 63 : Répartition des classes d'abondances en fonction des dates de mise en place des tas de bois testés.

Gonfolo

L'histogramme (Figure 63) nous montre que si on installe nos tas de bois en Mars on a une abondance forte comparée aux autres mois (NPANOVA F=28,79, P=0,0001). Les mois de Janvier, Mai et Juillet sont des mois où l'abondance de termite est la plus basse. Septembre et Novembre ont des abondances en termites qui sont moyennes.

Simarouba

L'histogramme (Figure 63) nous montre bien que si on installe les tas de bois en forêt dans la période de Mars, Mai et Juillet on a un niveau d'abondance plus fort que pour ceux installés en Septembre, Novembre et Janvier (NPANOVA F=169, P<0,0001).

Yayamadou

Il n'y a pas de différence significative entre les différents mois (NPANOVA F=3,782, P=0,1136) (Figure 63).

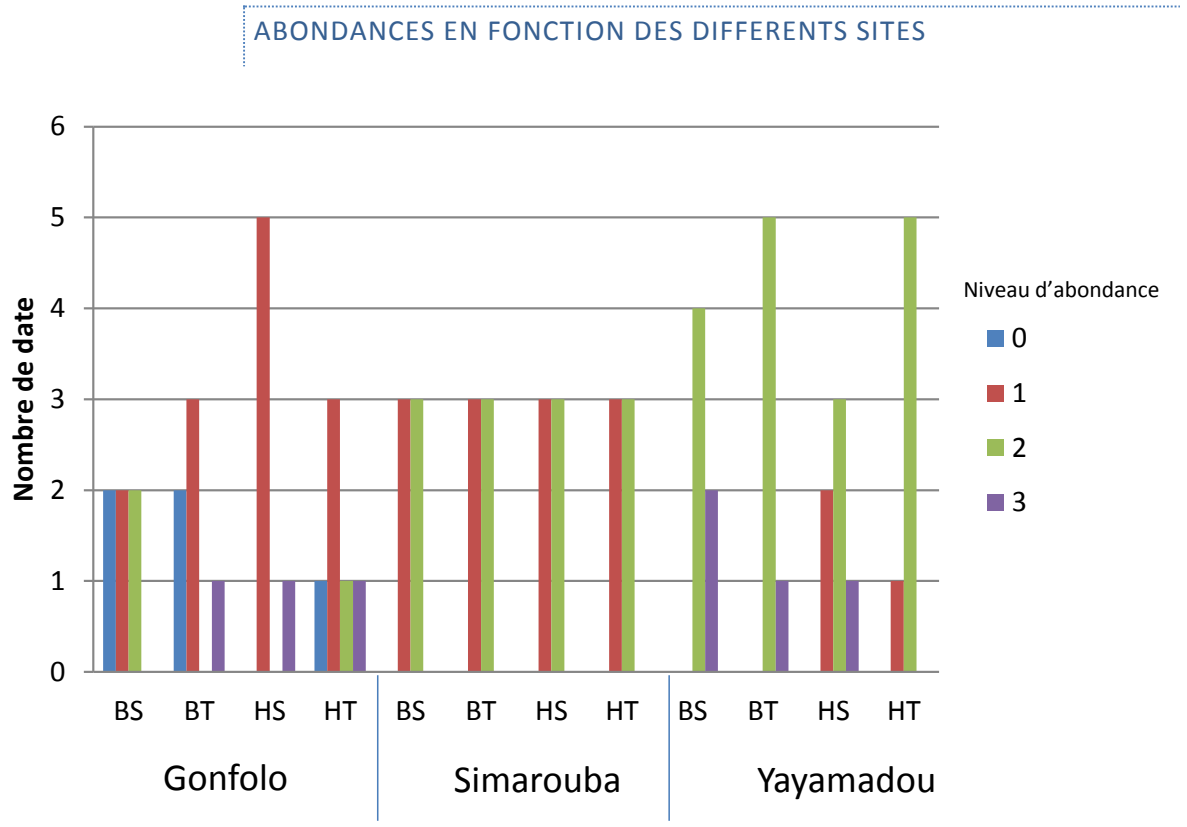


Figure 64 : Répartition des classes d'abondances en fonction des sites de mise en place des tas de bois testés.

Gonfolo

Quel que soit le site où l'on a installé les tas de bois, le niveau d'abondance n'est pas statistiquement différent (NPANOVA F=0,2558, P=0,714). Il n'y a pas de différence entre les sites (Figure 64).

Simarouba

Quel que soit le site où l'on a installé les tas de bois le niveau d'abondance n'est pas statistiquement différent (NPANOVA F= -8.10^{-15}, P=1). Il n'y a pas de différence entre les sites (Figure 64).

Yayamadou

Quel que soit le site où l'on a installé les tas de bois le niveau d'abondance n'est pas statistiquement différent (NPANOVA F=1,55, P=0,2059). Il n'y a pas de différence entre les sites (Figure 64).

CONCLUSION

Ce travail préliminaire, avait plusieurs objectifs concernant les études sur la dégradation des bois par les termites, tant en forêt qu'en milieu anthropisé, notamment en zone urbaine. Il visait à mieux connaître les espèces xylophages en zone côtière de la Guyane et à identifier des protocoles d'étude de leur action de dégradation sur les bois.

Essence de référence et taille du tas de bois

Un travail spécifique sur les protocoles d'essai, en début de thèse a permis de choisir une espèce très appétante pour les termites en Guyane : le Yayamadou (*Virola michelii*) qui peut servir de référence pour les études ultérieures, tant en forêt qu'en milieu urbain (laboratoire). Ce travail a aussi montré qu'il fallait utiliser des tas de taille suffisante (volume supérieur à 400 cm^3) pour obtenir une activité significative des termites dans un temps limité de deux mois. Par contre, dans les tas de taille suffisante, la position des planchettes (haut/bas, intérieur/extérieur) n'a pas d'influence significative sur la dégradation. Des tas de grande taille pourraient donc être utilisés pour tester des bois, en les disposant au milieu de planchettes de yayamadou servant d'appât.

Identification

L'identification de ces espèces xylophages, outil de base de notre travail est apparue comme un produit à diffuser plus largement dans le public et chez les professionnels en Guyane. Beaucoup de guyanais nous ont demandé s'il y avait des espèces de termite qui mangeaient du bois et comment les reconnaitre. La deuxième demande vient d'organismes qui travaillent dans la 3D (Désinsectisation, Désinfection et Dératisation) et dans l'expertise sanitaire des maisons en Guyane,

en effet les formations pour ces prestataires de service sont faites en France métropolitaine où en général il suffit de ne reconnaitre que deux genres de termites (en se contentant de la famille pour décrire la présence des termites dans le rapport). En Guyane le contexte est tout autre. Souvent les experts retiennent à tort certaines espèces de termite dans les maisons, par exemple ils mettent presque systématiquement le genre d'*Heterotermes* alors que bien des fois il peut s'agir soit de *Microcerotermes* ou de *Cylindrotermes*. Certains architectes et professionnels du BTP (Bâtiment et Travaux Publics) sont également venus nous voir pour avoir des formations sur ces termites guyanais. Nous avons donc établi des clés de détermination propres aux espèces rencontrés dans nos expériences, ces clés ne fonctionnent que pour les espèces de termites guyanais parmi les 18 espèces rencontrées. Ces clés devaient être rapides, et accessibles à des gens qui n'ont jamais fait de biologie et qui n'ont jamais déterminé des insectes auparavant. Nous avons expliqué que l'on se base sur les soldats et nous avons établi des clés pour différencier les familles puis les genres et parmi certains genres très importants (*Nasutitermes*) nous sommes allés à l'espèce. Les photographies ont été demandées par beaucoup qui voulaient un catalogue visuel de certaines espèces ainsi qu'un petit descriptif très succinct de la détermination du termite en question. La description succincte fut voulue car beaucoup n'ont pas de notion de systématique.

Dans la Partie III du manuscrit nous avons voulu répondre à cette demande locale. Il est bien entendu clair que certains noms de genre et d'espèces de termite peuvent changer au cours du temps et donc cette clé risque de devenir obsolète. Il faudra donc veiller à suivre les évolutions de nomenclature.

Diversité

L'analyse de la diversité des colonisateurs en fonction du site, de la saison de mise en place de l'essai et de l'essence utilisée, représente la contribution la plus importante en temps d'expérimentation et en quantité de résultats.

Les différents milieux du littoral semblent pauvres du point de vue diversité des termites. Ce sont des milieux qui ont subi une perturbation extrême donnant la priorité aux espèces dominantes dans ce milieu. Il apparaît évident que l'espèce dominante est *Heterotermes tenuis*, cette espèce est déjà connue comme étant une ravageuse des plantations de canne à sucres au Brésil, en Guyane elle est souvent vue dans les habitations. D'autres espèces sont également co-dominantes dans certains milieux, elles rentrent en compétions ou elles se tolèrent et ont une action synergique dans la

dégradation du bois. On retrouve ainsi dans Pinède la présence de *Dolichorhinotermes longilabius*, la Savane est codominée par *Nasutitermes octopilis*, la Plantation de cacao par *N. gaigei* et *Armitermes sp.*, la Plantation de simarouba se distingue par la communauté de *Néocapritermes* et la Mangrove par les *N. banksi*, *N. corniger* et *Cylindrotermes sp1*.

La diversité des termites est plus importante dans les milieux forestiers naturels, l'espèce dominante en général reste *Heterotermes tenuis*, qui garde son statut de « ledearship ».

Les différentes essences sont exposées à des préférences particulières de la part des termites : En général le gonfolo attirera plus les *Heterotermes tenuis*, le simarouba attire plutôt des *Cylindrotermes sp1*et enfin le yayamadou est l'essence de prédilection qui attire les 18 espèces, mais celle qui reste dominante est *Heterotermes tenuis*. Plus une essence est non-durable plus la diversité en termites pour cette essence est grande.

L'étude effectuée pour déterminer la diversité des termites xylophages sur différents milieux en Guyane avec des tas de bois s'est avérée efficace. Nous avons trouvé 11 xylophages sur les 12 cités par Bourguignon et al. L'espèce manquante est *Glossotermes* qui généralement se trouve dans certaines souches en décomposition avec un volume très supérieur à nos essais ; de plus ce termite fut trouvé dans une forêt de Petit Saut, il n'a pas été recensé sur Paracou.

Les 11 termites xylophages trouvés en forêt sont très communs et peuvent donc être trouvés dans les habitations.

L'analyse montre un effet essence et un effet saison de mise en présence très importants. Le yayamadou est l'essence pour laquelle l'effet saison est le moins critique. Pour le gonfolo qui présente une résistance modérée, la saison des pluies est la plus défavorable, car les termites sont en partie inhibés par une trop forte présence d'eau dans le sol. Par contre, le simarouba semble protégé par des extractibles facilement délavables et les attaques sont beaucoup plus virulentes en saison des pluies qu'en saison sèche. Il serait intéressant de confirmer cette hypothèse.

Pour les études futures de dégradation du bois en forêt, il est donc important de bien prendre en compte la saison de mise en présence afin de ne pas tirer des conclusions inexactes.

Il serait bien sûr aussi intéressant de mieux comprendre la sensibilité des différentes espèces de termites xylophages au climat ou à l'humidité du sol.

Enfin, rien ne permet d'affirmer que les espèces de termites « secondaires » dans cette étude, ne deviendraient pas plus actives sur d'autres essences. Il faudrait effectuer un suivi sur le

dispositif de Paracou, de la dégradation des espèces après mortalité, en examinant aussi les couplages (synergies, successions) entre champignons et termites durant la dégradation.

RÉFÉRENCES

Abe, T., Kawano, S., Connel, J. H., and Hidaka, T., (1987). Evolution of the life types in termites In *Evolution, coadaptation, and biotic communities*, edited by S. Kawano, J. H. Connel and T. Hidaka. Tokyo: University of Tokyo Press.

Abe, T. and Matsumoto, T., (1979). Studies on the distribution and ecological role of termites in a lowland rain forest of west Malaysia. 3. Distribution and abundance of termites in Pasoh Forest Reserve. *Japanese Journal of Ecology* 29:337-351.

Adl, S., Simpson, A., Farmer, M., Andersen, R., Anderson, O., Barta, J., Bowser, S., Brugerolle, G., Fensome, R., and Fredericq, S., (2005). The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 52 (5):399.

Adler, E., (1977). Lignin chemistry—past, present and future. *Wood science and technology* 11 (3):169-218.

AFNOR, (1992). Norme NFEN350-1.Durabilité du bois et des matériaux dérivés du bois-Durabilité Naturelle du bois massif-Partie 1 : Guide des principes d'essai et de classification de la durabilité naturelle du bois.

AFNOR, (2001). Norme XPENV807. Produits de préservation du bois : Détermination de l'efficacité vis-à-vis des micro-organismes du sol.

Amburgey, T. L., (1979). Review and checklist of the literature on interactions between wood-inhabiting fungi and subterranean termites: 1960-1978. *Sociobiology (USA)* 4 (2):279-296.

Amusant, N., (2003). Durabilité naturelle et couleur des bois de Guyane : mesure, variabilité, déterminisme chimique. Applications à *Dicorynia guianensis* (Angélique), *Sextonia rubra* (Grignon), *Eperua falcata* (Wapa) et *Eperua grandiflora* (Wapa courbaril), ENGREF, Kourou.

Anderson, A. B., (1962). On the chemistry of wood rot. *Tappi* 45 (1):40-62.

Anderson, J. M. and Wood, T. G., (1984). Mound composition and soil modification by two-soil-feeding termites (Termitinae, Termitidae) in a riparian Nigerian forest. *Pedobiologia(Jena)* 26 (2):77-82.

Arab, A., Costa-Leonard, A. M., Casarin, F. E., Guaraldo, A. D., and Chaves, R. C., (2005). Foraging activity and demographic patterns of two termite species (Isoptera : Rhinotermitidae) living in urban landscapes in southeastern Brazil. *European Journal of Entomology* 102 (4):691-697.

Aron, S. and Passera, L., (2000). Les societés d'insectes. In *Les Sociétés Animales: Evolution de la coopération et organisation sociale*

Bruxelles: De Boeck Université.

Batra, L. R. and Batra, S. W. T., (1977). *Termite-fungus mutualism*. Edited by L. R. Batra, *Insect-fungus symbiosis, nutrition, mutualism, and commensalism* New York: John Wiley and Sons.

Bignell, D., Oskarsson, H., Anderson, J., Ineson, P., and Wood, T., (1983). Structure, microbial associations and function of the so called “mixed segment” of the gut in two soil feeding termites, *Procubitermes aburiensis* and *Cubitermes severus* (Termitidae, Termitinae). *Journal of zoology* 201 (4):445-480.

Bignell, D. E. and Eggleton, P., (2000). *Termites in ecosystems*, *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. Dordrecht: Kluwer Academic Publ.

Botha, T. C. and Hewitt, P. H., (1978). Influence of diets containing green material on laboratory colonies of *Hodotermes mossambicus* (Hagen). *Phytophylactica* 10:93-97.

Bourguignon, T., Šobotník, J., Hanus, R., and Roisin, Y., (2009). Developmental pathways of *Glossotermes oculatus* (Isoptera, Serritermitidae): at the cross-roads of worker caste evolution in termites. *Evolution & Development* 11:659-668.

Bourguignon, T., Šobotník, J., Lepoint, G., Martin, J.-M., and Roisin, Y., (2009). Niche differentiation among neotropical soldierless soil-feeding termites revealed by stable isotope ratios. *Soil Biology and Biochemistry* 41:6.

Bourguignon, T., Sobotnik, J., Lepoint, G., Martin, J. M., Hardy, O. J., Dejean, A., and Roisin, Y., (2011). Feeding ecology and phylogenetic structure of a complex neotropical termite assemblage, revealed by nitrogen stable isotope ratios. *Ecological Entomology* 36 (2):261-269.

Camargo-Dietrich, C. R. R. d. and Costa-Leonardo, A. M., (2003). População e território de forrageamento de uma colônia de *Heterotermes tenuis* (Hagen) (Isoptera, Rhinotermitidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 20:397-399.

Campora, C. E. and Grace, J. K., (2001). Tunnel orientation and search pattern sequence of the formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae). *J Econ Entomol* 94 (5):1193-9.

Casarin, F. E., Costa-Leonardo, A. M., and Arab, A., (2008). Soldiers initiate foraging activities in the subterranean termite, *Heterotermes tenuis*. *Journal of Insect Science* 8 (2):1.

Collins, N. M., (1979). Observations on the foraging activity of *Hospitalitermes umbrinus* (Haviland), (Isoptera: Termitidae) in the Gunong Mulu National Park, Sarawak. *Ecological Entomology* 4 (3):231-238.

Collins, N. M., (1982). *The interaction and impact of domestic stock and termites in a Kenyan rangeland*. Edited by M. D. Breed, C. D. Michener and H. E. Evans, *The biology of social insects* Boulder: Westview Press

Collins, N. M., (1983). *The utilization of nitrogen resources by termites (Isoptera)*. Edited by J. A. Lee, S. McNeill and I. H. Rorison, *Nitrogen as an ecological factor* Oxford: Oxford University Press.

Constantino, R., (1995). Revision of the neotropical termite genus *Syntermes holmgren* (Isoptera: Termitidae). *The University of Kansas Science Bulletin* 55 (13):455-518.

Constantino, R., (1999). Chave ilustrada para identificação dos gêneros de cupins (Insecta: Isoptera) que ocorrem no Brasil. *Papeis Avulsos de Zoologia (Sao Paulo)* 40 (25):387-448.

Constantino, R., (2000). Key to the soldiers of South American *Heterotermes tenuis* with a new species from Brasil (Isoptera: Rhinotermitidae). *Insect Systematics and Evolution* 31:463-472.

Constantino, R., (2005). *Padrões de diversidade e endemismo de térmitas nobioma Cerrado*. Edited by A. Scariot, J. C. Sousa-Silva and J. M. Felfili, *Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação* Brasília: Ministério do Meio Ambiente.

Constantino, R., (2007). On-Line Termites Database. http://www.unb.br/ib/zoo/docente/constant/catal/catnew.html.

Costa-Leonardo, A. M., (2002). *Cupins-praga: morfologia, biologia e controle*. Rio Claro: Universidade Estadual Paulista.

Costa-Leonardo, A. M. and Camargo-Dietrich, C. R. R., (1999). *Território e população de forrageio de uma colônia de Coptotermes havilandi (Isoptera: Rhinotermitidae) em meio urbano*. Vol. 66. São Paulo: Arquivos do Instituto Biológico.

Costa-Leonardo, A. M., De Camargo-Dietrich, C. R. R., and Arab, A., (2002). Preliminary studies on agonistic behavior between colonies of *Coptotermes havilandi* (Isoptera, Rhinotermitidae) in laboratory bioassays. *Sociobiology* 39 (3):417-422.

Cribb, B., Stewart, A., Huang, H., Truss, R., Noller, B., Rasch, R., and Zalucki, M., (2008a). Insect mandibles—comparative mechanical properties and links with metal incorporation. *Naturwissenschaften* 95 (1):17-23.

Cribb, B. W., Stewart, A., Huang, H., Truss, R., Noller, B., Rasch, R., and Zalucki, M. P., (2008b). Unique zinc mass in mandibles separates drywood termites from other groups of termites. *Naturwissenschaften* 95 (5):433-441.

Dangerfield, J. M., McCarthy, T. S., and Ellery, W. N., (1998). The mound-building termite *Macrotermes michaelseni* as an ecosystem engineer. *Journal of Tropical Ecology* 14 (04):507-520.

Darlington, J., (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):237-247.

Darlington, J., (1994). *Nutrition and evolution in fungus-growing termites*. Edited by J. H. Hunt and C. A. Nalepa, *Nourishment and evolution in insect societies*. Boulder: Westview Press.

Davies, R. G., Eggleton, P., Jones, D. T., Gathorneâ€Hardy, F. J., and HernÃ¡ndez, L. M., (2003). Evolution of termite functional diversity: analysis and synthesis of local ecological and regional influences on local species richness. *Journal of Biogeography* 30 (6):847-877.

Donovan, S. E., Eggleton, P., and Bignell, D. E., (2001). Gut content analysis and a new feeding group classification of termites. *Ecological Entomology* 26 (4):356-366.

Duboisset, A. and Seignobos, C., (2005). Petite histoire des connaissances acquises sur les termites et leur rôle agroécologique. *Etude et Gestion des Sols* 12 (2):153-163.

Eggleton, P., (2001). Termites and trees: a review of recent advances in termite phylogenetics. *Insectes Sociaux* 48 (3):187-193.

Eggleton, P., Bignell, D. E., Sands, W. A., Mawdsley, N. A., Lawton, J. H., Wood, T. G., and Bignell, N. C., (1996). The diversity, abundance and biomass of termites under differing levels of disturbance in the Mbalmayo Forest Reserve, southern Cameroon. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Biological Sciences* 351:51-68.

Emerson, A. E., (1925). *The termites of Kartabo, Bartica District, British Guiana*. Vol. IV, *Zoologica*. New York.

Evans, T. A., (2003). The influence of soil heterogeneity on exploratory tunnelling by the subterranean termite *Coptotermes frenchi* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Bulletin of entomological research* 93:413-423.

Evans, T. A., Inta, R., Lai, J. C. S., and Lenz, M., (2007). Foraging vibration signals attract foragers and identify food size in the drywood termite, *Cryptotermes secundus*. *Insectes Sociaux* 54 (4):374-382.

Evans, T. A., Lai, J. C. S., Toledano, E., McDowall, L., Rakotonarivo, S., and Lenz, M., (2005). Termites assess wood size by using vibration signals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102 (10):3732-3737.

F.A.O., (2008). *Situation des fôrets du monde 2007*. Rome: F.A.O.

Ferrar, P. and Watson, J. A. L., (1970). Termites (Isoptera) associated with dung in Australia. *Australian Journal of Entomology* 9 (2):100-102.

Fittkau, E. J. and Klinge, H., (1973). On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica* 5 (1):2-14.

Geib, S. M., Filley, T. R., Hatcher, P. G., Hoover, K., Carlson, J. E., Jimenez-Gasco Mdel, M., Nakagawa-Izumi, A., Sleighter, R. L., and Tien, M., (2008). Lignin degradation in wood-feeding insects. *Proc Natl Acad Sci U S A* 105 (35):12932-7.

Gerard, J., Beauchene, J., Fouquet, D., Guibal, D., Langbour, P., Thevenon, M. F., Thibaut, A., and Vernay, M., (2009). *TROPIX 6.0: Caractéristiques technologiques de 245 essences tropicales*. Edited by CIRAD-Forêt. Montpellier.

Gérard, J., Miller, R. B., and ter Welle, B. J. H., (1996). *Major timber trees of Guyana : Timber characteristics and utilization Tropenbos serie 15*. Netherlands: The Tropenbos foundation.

Gilbertson, R. L., (1984). *Relationships between insects and wood-rotting basidiomycetes*. Edited by Q. Wheeler and M. Blackwell, *Fungus-Insect Relationships, Perspectives in Ecology and Evolution*. New York: Columbia University Press.

Grace, J. K., (1990). Mark-recapture studies with *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 16 (3):297-303.

Grassé, P. P., (1949). *Ordre des Isoptères ou termites*. Edited by P. P. Grassé. Vol. 9, *Traité de zoologie* Paris: Masson.

Grassé, P. P., (1982). *Termitologia Tome I Anatomie, Physiologie, Reproduction des termites*. Paris: Masson.

Grassé, P. P., (1984). *Termitologia Tome II Fondation des Sociétés, Construction*. Paris: Masson.

Grassé, P. P. and Noirot, C., (1959). L'evolution de la symbiose chez les Isoptères. *Experientia* 15 (10):365-372.

Hanus, R., Sobotnik, J., and Cizek, L., (2005). Egg care by termite soldiers. *Insectes Sociaux* 52 (4):357-359.

Harris, W. V., (1961). *Termites Their Recognition and Control*. London: Longmans

Harris, W. V., (1970). *Termites of the Palearctic region*. Edited by K. Krishna and F. M. Weesner. Vol. 2, *Biology of Termites*. New York: Academic Press.

Haverty, M. I., Copren, K. A., Gettyg, M., and Lewis, V. R., (1999). Agonistic behaviour and cuticular hydrocarbon phenotypes of colonies of *Reticulitermes* (Isoptera:Rhinotermitidae) from northern California. . *Annals of the Entomological Society of America* 92:269-277.

Haverty, M. I. and Thorne, B. L., (1989). Agonistic behavior correlated with hydrocarbon phenotypes in dampwood termites, *Zootermopsis* (Isoptera: Termopsidae). *Journal of Insect Behavior* 2 (4):523-543.

Hedlund, J. C. and Henderson, G., (1999). Effect of available food size on search tunnel formation by the Formosan subterranean termite(Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of economic entomology* 92 (3):610-616.

Hérault, B., Beauchaîne, J., Muller, F., Wagner, F., Baraloto, C., Blanc, L., and Martin, J. M., (2010). Modeling decay rates of dead wood in a neotropical forest. *Oecologia* 164 (1):243-251.

Higashi, M. and Abe, T., (1996). *Global diversification of termites driven by the evolution of symbiosis and sociality*. Edited by T. Abe, S. A. Levin and M. Higashi, *Biodiversity: an ecological perspective*. Berlin: Springer

Higashi, M., Yamamura, N., Abe, T., and Burns, T. P., (1991). Why don't all termite species have a sterile worker caste? *Proceedings of Royal Society of London Biological Sciences* 246:25-29.

Highley, T. L. and Kirk, T. K., (1979). Mechanisms of wood decay and the unique features of heart rots. *Phytopathology* 69 (10):1151-1157.

Hölldobler, B. and Wilson, E. O., (1990). *The ants*. Cambridge: Harvard University Press.

Holmgren, N., (1910). *Versuch einer Monographie der amerikanischen Eutermes arten*. Vol. 27: Jahrbuch der Hamburgischen Wissenschaftlichen Anstalten.

Holt, J. A. and Lepage, M., (2000). *Termites and soil properties*. Edited by T. Abe, D. E. Bignell and M. Higashi. Vol. 2, *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.

Howse, P. E., (1964a). The significance of sound produced by termite *Zootermopsis angusticollis* (Hagen). *Animal Behaviour* 12:284-300.

Howse, P. E. L., (1964b). An investigation into the mode of action of the subgenual organ in the termite, *Zootermopsis angusticollis* Emerson, and in the cockroach, *Periplaneta americana* L. *Journal of Insect Physiology* 10 (409-424).

Huang, Q., Wang, W., Mo, R., and Lei, C., (2008). Studies on feeding and trophallaxis in the subterranean termite *Odontotermes formosanus* using rubidium chloride. *Entomologia Experimentalis Et Applicata* 129 (2):210-215.

I.F.N., (2008). La forêt française 2005-2006-2007

In *Rapport d'activité 2008 de l'Inventaire Forestier National*. Nogent-sur-Vernisson: I.F.N.

I.F.N., (2009). Page des définitions : http://www.ifn.fr/spip/?rubrique164.

Inta, R., Lai, J. C. S., Fu, E. W., and Evans, T. A., (2007). Termites live in a material world: exploration of their ability to differentiate between food sources. *Journal of The Royal Society Interface* 4 (15):735-744.

Inward, D., Beccaloni, G., and Eggleton, P., (2007). Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. *Biology Letters* 3 (3):331-335.

Inward, D. J. G., Vogler, A. P., and Eggleton, P., (2007). A comprehensive phylogenetic analysis of termites (Isoptera) illuminates key aspects of their evolutionary biology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44 (3):953-967.

Jasmi, A. H. and Ahmad, A. H., (2011). Termite Incidence on an Araucaria Plantation Forest in Teluk Bahang, Penang. *Insects* 2 (4):469-474.

Jones, D. T. and Gathorne-Hardy, F., (1995). Foraging activity of the processional termite *Hospitalitermes hospitalis* (Termitidae: Nasutitermitinae) in the rain forest of Brunei, north-west Borneo. *Insectes Sociaux* 42 (4):359-369.

Kaib, M., (1985). Defense strategies of termites: A review exemplified by *Schedorhinotermes lamanianus*. *EntMitteilungen der Deutschen Gesellschaft allgemeine und angewandte Entomologie* 4:302-306.

Kalshoven, L. G. E., (1958). Observations on the black termites, *Hospitalitermes spp.*, of Java and Sumatra. *Insectes Sociaux* 5 (1):9-30.

Kawatsu, K. and Matsuura, K., (2013). Preadaptation for parthenogenetic colony foundation in subterranean termites *Reticulitermes spp.* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of Ethology* 31 (2):123-128.

Keller, R., (1994). La constitution du bois. In *Le bois Matériau d'ingénierie*. Nancy.

Kirchner, W. H., Broecker, I., and Tautz, J., (1994). Vibrational alarm communication in the damp-wood termite *Zootermopsis nevadensis*. *Physiological Entomology* 19 (3):187-190.

Kirker, G. T., Wagner, T. L., and Diehl, S. V., (2012). Relationship between wood-inhabiting fungi and the *Reticulitermes spp.* in four forest habitats of northeastern Mississippi. *International Biodeterioration & Biodegradation* 72:18-25.

Klass, K. D. and Meier, R., (2006). A phylogenetic analysis of Dictyoptera (Insecta) based on morphological characters. *Entomol Abhandlungen* 63:3 - 50.

Korb, J., (2007). Termites. *Current Biology* 17 (23):R995-R999.

La Fage, J. P., (1976). Nutritional biochemistry, bioenergetics, and nutritive value of the dry-wood termite, *Marginitermes hubbardi* (Banks), Arizona, Tuscon.

La Fage, J. P. and Nutting, W. L., (1978). *Nutrient dynamics of termites*. Edited by M. V. Brian, *Production ecology of ants and termites*. Cambridge: Cambridge University Press.

Latreille, C., Virollet, D., Penez, J. P., Dewynter, M., and Jay, P. O., (2004). *Guide de reconnaissance des arbres de Guyane*. Edited by O.N.F. Guyane.

Lawton, J. H., (1997). *The role of species in ecosystems: aspects of ecological complexity and biological diversity*. Edited by T. Abe, S. A. Levin and M. Higashi, *Biodiversity : An Ecological Perspective*. New York: Springer.

Lee, K. E. and Wood, T. G., (1971). *Termites and soils*. London: Academic Press.

Lefeuve, P., (1990). A propos des termites de Guyane Française. *Bois et Forêt des Tropiques* 224: 59-64.

Legendre, F., Whiting, M. F., Bordereau, C., Cancello, E. M., Evans, T. A., and Grandcolas, P., (2008). The phylogeny of termites (Dictyoptera: Isoptera) based on mitochondrial and nuclear markers: Implications for the evolution of the worker and pseudergate castes, and foraging behaviors. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48 (2):615-627.

Leniaud, L., Dedeine, F., Pichon, A., Dupont, S., and Bagnères, A. G., (2010). Geographical distribution, genetic diversity and social organization of a new European termite, *Reticulitermes urbis* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Biological invasions* 12 (5):1389-1402.

Lenz, M., (1976). *The dependence of hormone effects in termite caste determination on external factors*. Edited by M. Luscher, *Phase and caste determination in insects* Oxford: Pergamon Press.

Lima, J. T. and Costa-Leonardo, A. M., (2007). Recursos alimentares explorados pelos cupins (Insecta: Isoptera). *Biota Neotropica* 7 (2):243-250.

Little, N., Riggins, J., Schultz, T., Londo, A., and Ulyshen, M., (2012). Feeding Preference of Native Subterranean Termites (Isoptera: Rhinotermitidae: *Reticulitermes*) for Wood

Containing Bark Beetle Pheromones and Blue-Stain Fungi. *Journal of Insect Behavior* 25 (2):197-206.

Lo, N., Bandi, C., Watanabe, H., Nalepa, C., and Beninati, T., (2003). Evidence for cocladogenesis between diverse dictyopteran lineages and their intracellular endosymbionts: Society for Molecular Biology and Evolution.

Lo, N., Engel, M. S., Cameron, S., Nalepa, C. A., Tokuda, G., Grimaldi, D., Kitade, O., Krishna, K., Klass, K. D., and Maekawa, K., (2007). Save Isoptera : A comment on Inward *et al. Biology Letters* 3 (5):562-565.

Lo, N., Tokuda, G., Watanabe, H., Rose, H., Slaytor, M., Maekawa, K., Bandi, C., and Noda, H., (2000). Evidence from multiple gene sequences indicates that termites evolved from wood-feeding cockroaches. *Current Biology* 10 (13):801-804.

Martin, M. M., (1979). Biochemical implications of insect mycophagy. *Biological Reviews Cambridge Philosophical Society* 54 (1):1-21.

Martin, M. M. and Martin, J. S., (1979). The distribution and origins of the cellulolytic enzymes of the higher termite *Macrotermes natalensis*. *Physiological Zoology* 52 (1):11-21.

Mathews, A. G. A., (1977). *Studies on termites from the Mato Grosso state, Brazil*. Rio de Janeiro: Academia brasileira de ciências.

Matsumoto, T. and Abe, T., (1979). The role of termites in an equatorial rain forest ecosystem of west Malaysia. *Oecologia* 38 (3):261-274.

Miura, T. and Matsumoto, T., (1998a). Foraging organization of the open-air processional lichenfeeding termite *Hospitalitermes* (Isoptera, Termitidae) in Borneo. *Insectes Sociaux* 45 (1):17-32.

Miura, T. and Matsumoto, T., (1998b). Open-air litter foraging in the nasute termite *Longipeditermes longipes* (Isoptera: Termitidae). *Journal of Insect Behavior* 11 (2):179-189.

Moller, H., (1996). Lessons for invasion theory from social insects. *Biological conservation* 78 (1):125-142.

Moore, B. P., (1966). Isolation of the scent-trail pheromone of an Australian termite. *Nature* 211:746-747.

Mouras, S., Beauchêne, J., and Langbour, P., (2001). *Les termites xylophages et construction bois en Guyane*, *CIRAD-Forêt*

Nakashima, K., Watanabe, H., Saitoh, H., Tokuda, G., and Azuma, J. I., (2002). Dual cellulose-digesting system of the wood-feeding termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 32 (7):777-784.

Nalepa, C. A. and Bandi, C., (2000). *Characterizing the ancestors : paedomorphosis and termite evolution*. Edited by T. Abe, D. E. Bignell and M. Higashi, *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. Netherlands: Kluver Academic Publishers.

Navi, P. and Heger, F., (2005). *Comportement thermo-hydromécanique du bois: applications technologiques et dans les structures*. Lausanne: PPUR presses polytechniques.

Noirot, C., (1985). *Pathways of caste development in the lower termites*. Edited by J. A. L. Watson, B. M. Okot-Kotber and C. Noirot, *Caste differentiation in social insects*. Oxford: Pergamon Press.

Noirot, C., (1990). Sexual castes and reproductive strategies in termites. *I: Social Insects*:5 - 37.

Noirot, C., (1992). *From wood-to humus-feeding: an important trend in termite evolution*. Edited by J. Billen, *Biology and Evolution of Social Insects* Leuven: University of Leuven Press.

Noirot, C. and Pasteels, J. M., (1987). Ontogenetic development and evolution of the worker caste in termites. *Cellular and Molecular Life Sciences* 43 (8):851-860.

Noirot, C. and Pasteels, J. M., (1988). The worker caste is polyphyletic in termites. *Sociobiology* 14:15-20.

Ottesen, E. A. and Leadbetter, J. R., (2011). Formyltetrahydrofolate synthetase gene diversity in the guts of higher termites with different diets and lifestyles. *Applied and environmental microbiology* 77 (10):3461-3467.

Parmentier, D. and Roisin, Y., (2003). Caste morphology and development in *Termitogeton nr. planus* (Insecta, Isoptera, Rhinotermitidae). *Journal of Morphology* 255 (1):69-79.

Prestwich, G. D., Bentley, B. L., and Carpenter, E. J., (1980). Nitrogen sources for Neotropical nasute termites: fixation and selective foraging. *Oecologia* 46 (3):397-401.

Ratcliffe, F., Gay, F. J., and Greaves, T., (1952). *Australian termites: the biology, recognition, and economic importance of the common species*. Melbourne: Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization.

Robert, A., Peppuy, A., Semon, E., Boyer, F. D., Lacey, M. J., and Bordereau, C., (2004). A new C12 alcohol identified as a sex pheromone and a trail-following pheromone in termites: the diene (Z, Z)-dodeca-3, 6-dien-1-ol. *Naturwissenschaften* 91 (1):34-39.

Robson, S. K., Lesniak, M. G., Kothandapani, R. V., Traniello, J. F. A., Thorne, B. L., and Fourcassié, V., (1995). Non random search geometry in subterranean Termites. *Naturwissenschaften* 82 (11):526-528.

Roisin, Y., (1988). Morphology, development and evolutionary significance of the working stages in the caste system of *Prorhinotermes* (Insecta, Isoptera). *Zoomorphology* 107 (6):339-347.

Roisin, Y., (2000). *Diversity and evolution of caste patterns*, *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. Netherlands: Kluwer Academic Publishers.

Royer, M., (2008). Les Molécules responsables de la stabilité des bois: Cas de bois tropicaux de Guyane., Guyane Française, UAG, Cayenne.

Rupf, T. and Roisin, Y., (2008). Coming out of the woods: do termites need a specialized worker caste to search for new food sources? *Naturwissenschaften* 95:811-819.

Sands, W. A., (1969). *The association of termites and fungi*. Edited by K. Krishna and F. M. Weesner. Vol. 1, *Biology of Termites*. New York: Academic Press.

Scharf, M. E. and Tartar, A., (2008). Review: Termite digestomes as sources for novel lignocellulases. *Biofuels, Bioproducts and Biorefining* 2 (6):540-552.

Scharf, M. E., Wu-Scharf, D., Pittendrigh, B. R., and Bennett, G. W., (2003). Caste- and development-associated gene expression in a lower termite. *Genome Biology* 4 (10).

Scheffrahn, R. H., Cabrera, B. J., Kern Jr, W. H., and Su, N. Y., (2002). *Nasutitermes costalis* (Isoptera: Termitidae) in Florida: first record of a non-endemic establishment by a higher termite. *Florida Entomologist* 85 (1):273-275.

Scheffrahn, R. H. and Rust, M. K., (1983). Drywood termite feeding deterrents in sugar pine and antitermitic activity of related compounds. *Journal of Chemical Ecology* 9 (1):39-55.

Shea, K. and Chesson, P., (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 17 (4):170-176.

Silva de Campos, M. B., (2004). Aspectos biologicos de *Heterotermes tenuis* (Isoptera: Rhinotermitidae) em cana-de -açucar, Universidade Federal de Sao Carlos : Centro de Ciências Biologicos e da Saude, Sao Carlos.

Sleaford, F., Bignell, D. E., and Eggleton, P., (1996). A pilot analysis of gut contents in termites from the Mbalmayo Forest Reserve, Cameroon. *Ecological Entomology* 21 (3):279-288.

Smith, J. L. and Rust, M. K., (1993). Influence of temperature on tunneling, feeding rates, and oxygen requirements of the western subterranean termite, *Reticulitermes hesperus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 21:225-236.

Snyder, T. E., (1948). *Our enemy the termite*. Ithaca: Comstock Publishing Company.

Souto, L. and Kitayama, K., (2000). *Constrictotermes cyphergaster*(Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae) Maintain Foraging Trails for a Longer Period by Means of Fecal Droplets. *Sociobiology* 35 (3):367-372.

Stuart, A. M., (1970). *Social behaviour and communication*. Edited by K. Krishna and J. M. Weesner. Vol. 1, *Biology of Termites*. New York.: Academic Press

Su, N. and Puche, H., (2003). Tunneling activity of subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) in sand with moisture gradients. *Journal of economic entomology* 96 (1):88-93.

Su, N. Y., (1994). Field evaluation of a hexaflumuron bait for population suppression of subterranean termites(Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of economic entomology* 87 (2):389-397.

Su, N. Y., Tamashiro, M., Yates, J. R., and Haverty, M. I., (1984). Foraging behavior of the Formosan subterranean termite(Isoptera: Rhinotermitidae). *Environmental Entomology* 13 (6):1466-1470.

Tartar, A., Wheeler, M., Zhou, X., Coy, M., Boucias, D., and Scharf, M., (2009). Parallel metatranscriptome analyses of host and symbiont gene expression in the gut of the termite *Reticulitermes flavipes*. *Biotechnology for Biofuels* 2 (1):25.

Tayasu, T., Abe, T., Eggleton, P., and Bignell, D. E., (1997). Nitrogen and carbon isotope ratios in termites: An indicator of trophic habit along the gradient from wood-feeding to soil-feeding. *Ecological Entomology* 22 (3):343-351.

Tendron, G., (2012). Enjeux socio-économiques et environnementaux de la forêt en Guyane : Introduction. *Comptes rendus de l'Académie d'agriculture de France* 98 (3):97-98.

Thorne, B. L., (1983). Alate production and sex-ratio in colonies of the neotropical termite *Nasutitermes corniger* (Isoptera, Termitidae). *Oecologia* 58 (1):103-109.

Thorne, B. L., Grimaldi, D. A., and Krishna, K., (2000). *Early fossil history of the termites*, *Termites: Evolution, Sociality, Symbiosis, Ecology*. Netherlands: Kluwer Academic Publishers.

Todaka, N., Moriya, S., Saita, K., Hondo, T., Kiuchi, I., Takasu, H., Ohkuma, M., Piero, C., Hayashizaki, Y., and Kudo, T., (2007). Environmental cDNA analysis of the genes involved in lignocellulose digestion in the symbiotic protist community of *Reticulitermes speratus*. *Fems Microbiology Ecology* 59 (3):592-599.

Traniello, J. F. A., (1981). Enemy deterrence in the recruitment strategy of a termite: soldier-organized foraging in *Nasutitermes costalis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 78 (3):1976-1979.

Traniello, J. F. A. and Robson, S. K., (1995). *Trail and territorial communication in social insects*. Edited by R. Carde and W. J. Bell. Vol. 2, *Chemical ecology of insects*. New York.

Vargo, E. L. and Husseneder, C., (2009). Biology of subterranean termites: insights from molecular studies of *Reticulitermes* and *Coptotermes*. *Annual review of entomology* 54:379-403.

Warnecke, F., Luginbuhl, P., Ivanova, N., Ghassemian, M., Richardson, T. H., Stege, J. T., Cayouette, M., McHardy, A. C., Djordjevic, G., Aboushadi, N., Sorek, R., Tringe, S. G., Podar, M., Martin, H. G., Kunin, V., Dalevi, D., Madejska, J., Kirton, E., Platt, D., Szeto, E., Salamov, A., Barry, K., Mikhailova, N., Kyrpides, N. C., Matson, E. G., Ottesen, E. A., Zhang, X. N., Hernandez, M., Murillo, C., Acosta, L. G., Rigoutsos, I., Tamayo, G., Green, B. D., Chang, C., Rubin, E. M., Mathur, E. J., Robertson, D. E., Hugenholtz, P., and Leadbetter, J. R., (2007). Metagenomic and functional analysis of hindgut microbiota of a wood-feeding higher termite. *Nature* 450 (7169):560-U17.

Watanabe, H., Noda, H., Tokuda, G., and Lo, N., (1998). A cellulase gene of termite origin. *Nature* 394 (6691):330-331.

Wheeler, M., Tarver, M., Coy, M., and Scharf, M., (2009). Characterization of four esterase genes and esterase activity from the gut of the termite *Reticulitermes flavipes*. *Archives of insect biochemistry and physiology*.

Whitford, W. G., Steinberger, Y., and Ettershank, G., (1982). Contributions of subterranean termites to the “economy” of Chihuahuan desert ecosystems. *Oecologia* 55 (3):298-302.

Wood, T. G., (1978). *Food and feeding habits of termites*. Edited by M. V. Brian, *Production ecology of ants and termites*. Cambridge: Cambridge University Press.

Wood, T. G., Johnson, R. A., Bacchus, S., Shittu, M. O., and Anderson, J. M., (1982). Abundance and distribution of termites (Isoptera) in a riparian forest in the southern Guinea savanna vegetation zone of Nigeria. *Biotropica* 14 (1):25-39.

Wood, T. G. and Sands, W. A., (1978). *The role of termites in ecosystems*. Edited by M. V. Brian, *Production ecology of ants and termites*. Cambridge: Cambridge University Press.

Wood, T. G. and Thomas, R. J., (1989). *The mutualistic association between Macrotermitinae and Termitomyces*. Edited by N. Wilding, N. M. Collins, P. M. Hammond and J. F. Webber, *Insect-fungus interactions* London: Academic Press.

Zabel, R. A. and Morrell, J. J., (1992). *Wood microbiology, decay and its prevention*. New York: Academic Press.

Zhou, X. G., Smith, J. A., Oi, F. M., Koehler, P. G., Bennett, G. W., and Scharf, M. E., (2007). Correlation of cellulase gene expression and cellulolytic activity throughout the gut of the termite Reticulitermes flavipes. *Gene* 395 (1-2):29-39.

Annexe

ANNEXE I: LISTE DES TERMITES TROUVES EN GUYANE FRANÇAISE

Kalotermitidae	**Régime alimentaire**			
Glyptotermes sp. A nr guianensis	bois	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	
Rugitermes sp. A	bois	Davies 2002		
Rhinotermitidae				
Acorhinotermes subfusciceps	bois	Davies 2002		
Coptotermes testaceus	bois	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	
Dolichorhinotermes marginalis	bois	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	Martin 2014, obs. pers.
Dolichorhinotermes logilabius	bois	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	Martin 2014, obs. pers.
Heterotermes tenuis	bois	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	Martin 2014, obs. pers.
Heterotermes crinitus	bois		Bourguignon et al. 2012	Martin 2014, obs. pers.
Serritermitidae				
Glossotermes oculatus	bois		Bourguignon et al. 2011	
Termitidae				
Termitinae				
Cylindrotermes parvignathus	bois	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	Martin 2014, obs. pers.
Microcerotermes sp.	bois	Davies 2002		
Dentispicotermes brevicarinatus	humus	Davies 2002		
Orthognatotermes sp.	humus	Davies 2002		
Cavitermes tuberosus	humus	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	
Cornicapritermes mucronatus	humus	Davies 2002		
Crepititermes verruculosus	humus	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	
Dihoplotermes sp.	humus	Davies 2002		
Inquilinitermes sp.	humus	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	
Neocapritermes angusticeps	humus	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	
Neocapritermes araguaia	humus	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	
Neocapritermes longinotus	humus	Davies 2002		
Neocapritermes pumilis	humus	Davies 2002		
Neocapritermes talpa	humus	Davies 2002		
Neocapritermes taracua	humus	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	Martin 2014, obs. pers.
Planicapritermes planiceps	humus	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	Martin 2014, obs. pers.
Termes fatalis	bois	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	Martin 2014, obs. pers.
Spinitermes brevicornutus	humus		Bourguignon et al. 2011	
Spinitermes trispinosus	humus	Davies 2002		
Apicotermitinae				
Anoplotermes banksi	humus	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	Martin 2014, obs. pers.
Anoplotermes parvus	humus	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	Martin 2014, obs. pers.
Anoplotermes sp. (30 espèces non décrite	humus	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	Martin 2014, obs. pers.
Ruptitermes sp.	humus	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	Martin 2014, obs. pers.

Nasutitermitinae				
Armitermes albidus	humus			Martin 2014, obs. pers.
Armitermes grandidens	humus			Martin 2014, obs. pers.
Armitermes percutiens	humus			Martin 2014, obs. pers.
Armitermes holmgreni	humus	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	
Armitermes minutus	humus	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	
Armitermes teevani	humus	Davies 2002		
Cyrilliotermes angulariceps	humus	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	
Embiratermes brevinasus	humus	Davies 2002		
Embiratermes neotenicus	humus	Davies 2002		
Embiratermes robustus	humus	Davies 2002		
Cornitermes pugnax	bois	Davies 2002		
Cornitermes weberi	bois	Davies 2002		
Syntermes spinosus	litière	Davies 2002		
Syntermes longiceps	litière	Davies 2002		
Nasutitermes gaigei	bois	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	Martin 2014, obs. pers.
Nasutitermes banksi	bois	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	Martin 2014, obs. pers.
Nasutitermes guayanae	bois	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	Martin 2014, obs. pers.
Nasutitermes corniger	bois	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	Martin 2014, obs. pers.
Nasutitermes octopilis	bois	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	Martin 2014, obs. pers.
Nasutitermes surinamensis	bois	Davies 2002	Bourguignon et al. 2011	Martin 2014, obs. pers.
Nasutitermes macrocephalus	bois	Davies 2002		Martin 2014, obs. pers.
Nasutitermes similis	bois	Davies 2002		
Velocitermes beebei	litière	Davies 2002		
Subulitermes baileyi	humus	Davies 2002		
Subulitermes constricticeps	humus	Davies 2002		
Cyranotermes caete	humus	Davies 2002		
Araujotermes parvellus	humus	Davies 2002		
Atlantitermes oculatissimus	humus	Davies 2002		
Atlantitermes snyderi	humus	Davies 2002		
Coatitermes kartaboensis	humus	Davies 2002		
Caetetermes taquarussu	humus	Davies 2002		
Convexitermes manni	humus	Davies 2002		
Paracovexitermes nigricornis	humus		Bourguignon et al. 2011	
Constructotermes cavifrons	humus		Bourguignon et al. 2011	
Labiotermes labralis	humus		Bourguignon et al. 2011	
Aparatermes nr. cingulatus	humus		Bourguignon et al. 2011	
Rotunditermes bragantinus	humus		Bourguignon et al. 2011	

Soil Biology & Biochemistry 41 (2009) 2038–2043

Contents lists available at ScienceDirect

Soil Biology & Biochemistry

journal homepage: www.elsevier.com/locate/soilbio

Niche differentiation among neotropical soldierless soil-feeding termites revealed by stable isotope ratios

Thomas Bourguignon [a], Jan Šobotník [b], Gilles Lepoint [c], Jean-Michel Martin [d], Yves Roisin [a,*]

[a] Evolutionary Biology and Ecology, CP 160/12, Université Libre de Bruxelles, Avenue F.D. Roosevelt 50, B-1050 Brussels, Belgium
[b] Infochemicals Research Team, Institute of Organic Chemistry and Biochemistry, Czech Academy of Sciences, Flemingovo nám. 2, 166 10 Praha 6, Czech Republic
[c] MARE Centre, Laboratory for Oceanology, University of Liège, B6 Sart-Tilman, B-4000 Liège, Belgium
[d] UMR EcoFoG, 2091 Route de Baduel, BP 792, F-97337 Cayenne Cedex, Guyane française

ARTICLE INFO

Article history:
Received 20 March 2009
Received in revised form
8 June 2009
Accepted 9 July 2009
Available online 29 July 2009

Keywords:
Anoplotermes
Termitidae
Isoptera
Resource partitioning
Food web
Decomposition gradient

ABSTRACT

Termites represent one of the most abundant belowground animal taxa in tropical rainforests, where their species richness is much higher than in any other ecosystem. This high diversity in soil ecosystems is however difficult to explain by classical Hutchinsonian niche theory, as there is little evidence for spatial or temporal separation between species. Using $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ isotopic ratios, we tested if resource partitioning along the humification gradient occurs in neotropical soldierless termites of the *Anoplotermes*-group. Two distinct sites were investigated to check if interspecific differences are transposable between sites. Significant differences in $\delta^{15}N$ were found between species of the *Anoplotermes*-group. Although some species displayed higher intersite $\delta^{15}N$ variation than others, species-average $\delta^{15}N$ values for both sites were highly correlated, showing that sympatric soldierless soil-feeding termites feed on distinct components of the soil. Our data also suggest that some species are more likely to shift along this gradient than others, in response to overall habitat conditions or to the presence of competitors. Feeding niche differentiation can therefore account for the high species richness and diversity of soldierless soil-feeding termites in neotropical rainforests.

© 2009 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Termites are major decomposers of organic matter in tropical ecosystems (Holt and Lepage, 2000), where they constitute a large part of the animal biomass (Fittkau and Klinge, 1973; Martius, 1994; Eggleton et al., 1996). Termite species have been distributed among "feeding groups" or "functional taxonomic groups", mainly based on the microhabitat in which foragers are found and observations of feeding habits and gut content (Eggleton et al., 1996; Bignell and Eggleton, 2000; Donovan et al., 2001; Gathorne-Hardy et al., 2002; Davies et al., 2003a). For instance, Donovan et al. (2001) recognized four feeding groups corresponding to an increasing humification of the feeding substrate. Wood feeders constitute groups I (non-Termitidae) and II (Termitidae), whereas soil-feeding Termitidae constitute groups III and IV. Anatomical features (sclerotized enteric valve and absence of mandible ridges) distinguish group IV from group III. Presumably, group III species feed at the soil–wood interface, whereas group IV species feed on more heavily mineralised soil (Donovan et al., 2001).

Soil-feeding taxa constitute a major part of termite species richness in tropical rainforests, especially in Africa and South America (review in Davies et al., 2003a). In the Neotropics, the *Anoplotermes*-group (subfamily Apicotermitinae), characterized by the absence of soldiers, is especially abundant and diversified. This group comprised, respectively, 34%, 45% and 30% of all termite species (33%, 35% and 34% of all encounters) recorded by ground transect sampling in a French Guiana, a Panamanian and a Central Amazonian rainforest (Davies et al., 2003b; Roisin et al., 2006; Ackerman et al., 2009). However, in spite of their richness and abundance, their biology remains poorly known. All are presumably interface- or soil-feeders (feeding group III or IV), but their precise food requirements remain largely unknown. Laboratory studies are hindered by the extreme difficulty in maintaining these termites under artificial conditions.

Usually, stable carbon isotope ratios ($^{13}C/^{12}C$) of animals are similar or slightly enriched compared to their diets, whereas stable nitrogen isotope ratios ($^{15}N/^{14}N$) (hereafter expressed as $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$, see Methods) increase by 1.5–3‰ for each trophic level

* Corresponding author. Tel.: +32 2 650 45 12; fax: +32 2 650 24 45.
E-mail address: yroisin@ulb.ac.be (Y. Roisin).

0038-0717/$ – see front matter © 2009 Elsevier Ltd. All rights reserved.
doi:10.1016/j.soilbio.2009.07.005

(McCutchan et al., 2003; Vanderklift and Ponsard, 2003; Hood-Nowotny and Knols, 2007). The picture is more complex in forest soils, where humification gradients are characterized by a gradual enrichment in ^{15}N resulting from a series of interrelated mechanisms, still incompletely understood, involving microorganisms and plant roots (Högberg, 1997; Kramer et al., 2003; Dijkstra et al., 2008). Therefore, the older and deeper the organic matter, the higher its $\delta^{15}N$ value (Piccolo et al., 1996; Martinelli et al., 1999; Krull et al., 2002; Billings and Richter, 2006; Hyodo et al., 2006, 2008). $\delta^{13}C$ values also increase down the soil profile but to a lesser extent and in a less consistent way (Tiunov, 2007). The low degree of enrichment in ^{13}C across trophic levels and down the soil profile makes the $\delta^{13}C$ ratio less useful than the $\delta^{15}N$ to infer the trophic structure of soil communities (Ponsard and Arditi, 2000), but the $\delta^{13}C$ may still help in distinguishing between trophic chains based on C3 versus C4 plants (Smith and Epstein, 1971; Boutton et al., 1983).

Stable isotope studies of termites revealed that $\delta^{15}N$ increases along the sequence wood → soil–wood interface → soil feeders (Tayasu et al., 1997, 1998, 2002a). In the Mbalmayo forest, Cameroon, $\delta^{15}N$ values are below 8 for wood feeders, but above 12 for mineral soil feeders (Tayasu et al., 1997). The same tendency is present in termites of the Darwin area, Australia, but with globally lower $\delta^{15}N$ values: wood feeders below 3, soil feeders above 5.5, interface feeders in between (Tayasu et al., 1998). In both sites, the $\delta^{15}N$ of wood-feeding termites is almost equal to the average $\delta^{15}N$ of their food source. Stable carbon isotopes show lesser discriminatory value than nitrogen, but $\delta^{13}C$ may separate grass- from wood-feeders (Tayasu et al., 1998, 2002b). These results are consistent with the classification into feeding groups proposed by Donovan et al. (2001), although there is ample overlap in $\delta^{15}N$ values between group I (non-Termitidae, all wood-feeding) and group II (wood-feeding Termitidae), and between group III and group IV (alleged interface- and soil-feeding Termitidae) (Eggleton and Tayasu, 2001). Although these studies encompassed a broad array of genera, they provided very few data on intra-generic variation and possible species-specific patterns. Nevertheless, they demonstrated the suitability of stable isotope analysis to situate termite niches in a gradient of humification.

The high diversity of decomposer animals in belowground ecosystems is difficult to explain by classical Hutchinsonian niche theory, as there is little evidence for spatial or temporal separation between species. A recently proposed mechanism to explain the diversity of detritivores is resource partitioning along the decomposition gradients of their food sources, revealed by $\delta^{15}N$ ratios (oribatid mites: Schneider et al., 2004; springtails: Chahartaghi et al., 2005; Hishi et al., 2007). Likewise, we hypothesized here that the high species richness of the *Anoplotermes*-group in neotropical rainforests could be explained by a differentiation of their feeding niches, which should be revealed by species-specific $\delta^{15}N$ values. A special feature of termites is that isotope effects (the difference in $\delta^{15}N$ between consumers and their diet) seem very variable, ranging from −1.6 to +8.8‰ (Tayasu et al., 1997). These authors suggested that fixation of atmospheric N_2 pulls this effect down for wood-feeding species, while selection of specific food particles from the soil pushes it up for soil feeders. As a consequence, the range of $\delta^{15}N$ values within a termite assemblage may greatly exceed that of their macroscopically identifiable food sources.

Considering that different sites are likely to display different overall isotopic signatures (Piccolo et al., 1996; Martinelli et al., 1999; Powers and Schlesinger, 2002), we carried out our investigations in two distinct forests. Even though the isotopic baseline might be different and influence the isotopic composition of soil-feeding termites, we expected that interspecific differences should be transposable between sites if trophic niche differentiation is an important structuring factor for the termite assemblage.

2. Materials and methods

2.1. Study site

Field work took place in two French Guiana forests: (i) the forest surrounding the Petit Saut dam (N 05°04′, W 52°59′) between 18 January and 21 February 2008; (ii) the Nouragues Nature Reserve (N 04°05′, W 52°41′) between 13 and 23 April 2008. Both forests experience about 3000 mm of rainfall per year, mostly distributed between January and June and with a drier season from September to November. The mean annual temperature is 26 °C. Both stations are covered by mature lowland forest on lateritic, well drained soil, with average canopy height reaching 30–40 m, whereas palm forests are patchily distributed in seasonally flooded areas. Petit Saut was mostly free of severe disturbance until 1994, when the area was partially inundated after the construction of the dam (for further details, see Cosson et al., 1999). The Nouragues is uninhabited and almost completely preserved from anthropogenic disturbances (for details see Bongers et al., 2001).

2.2. Sampling

Termites of the *Anoplotermes*-group were generally encountered either in the soil or in rotten wood. Two subsamples were taken from each foraging party: one series of individuals was prepared for isotopic analysis, as described below, whereas a voucher sample was kept in 80% alcohol for species identification. To reduce the risk of replicating samples from the same colony, we always kept a distance of at least 10 m between samples. Species were assigned to feeding groups according to the key of Donovan et al. (2001): as none of the *Anoplotermes*-group species possesses vestigial ridges on the right mandible molar plate, group IV was distinguished from group III by the sclerotisation of the enteric valve. The widespread rhinotermitid *Heterotermes tenuis* was sampled from both sites to provide reference data from a wood-feeding species (feeding group I).

2.3. Isotopic analysis

Between 10 and 50 termite workers were collected according to species size and pooled to obtain a sufficient amount of material for isotopic analysis. Only workers were taken into account to eliminate the effect of intercaste differences in isotopic values, which could bias cross-species comparisons. To avoid contamination by ingested material, all specimens were dissected and their digestive tract was removed. They were then dried at 60 °C for 24 h and airfreighted to Belgium. Dried samples were weighed in tin capsules and stored in a desiccator until analysed. Nitrogen and carbon stable isotope ratios were measured on a V.G. Optima (VG Instrument, UK) IR-MS coupled to an N–C–S elemental analyser (Carlo Erba, Italy). Stable isotope ratios were expressed as delta (δ) in ‰ according to

$$\delta X = \left(\frac{R_{sample} - R_{standard}}{R_{standard}}\right) \times 1000$$

where R_{sample} is the isotopic ratio measured on the sample ($^{13}C/^{12}C$ or $^{15}N/^{14}N$), $R_{standard}$ is the isotopic ratio of the international standard and X is the less abundant isotope of the considered element (^{13}C or ^{15}N). International standards were vPDB (Vienna Peedee Belemnite) and atmospheric N_2 for carbon and nitrogen, respectively. Reference materials were IAEA-N1 ($\delta^{15}N = 0.4 \pm 0.2$‰) and IAEA-CH-6 (sucrose) ($\delta^{13}C = -10.4 \pm 0.2$‰). Experimental precision (based on the standard deviation of one termite sample replicate used as internal standard) was 0.35 and 0.30‰ for carbon and nitrogen, respectively.

2.4. Data analysis

Pearson correlation was calculated at each site to test if $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ ratios were correlated. Between-site and between-species differences in $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ ratios were tested by a two-way ANOVA, with species and site as first and second factor, respectively. Both isotopes were analysed separately, using the four most frequently collected species at both sites. If sites differed in their isotopic values, between-site comparisons were performed for each species independently, using a Tukey post hoc test. Additionally, for species present in both sites, we tested if average $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ ratios for each species were correlated between sites. In order to test if *Anoplotermes*-group species differed in their feeding habits, we compared $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values using a one-way ANOVA on both isotopes separately. The analyses were only undertaken on the Nouragues data, because insufficient data were available from Petit Saut. Each species with at least four occurrences was used in the analyses. If a significant difference was found, a Tukey post hoc test was performed to compare each pair of species separately. The feeding group concept of Donovan et al. (2001) was tested against $\delta^{15}N$ results using Student's *t*-test, both sites being treated separately. Results obtained on the wood feeder *H. tenuis* are shown for comparative purposes, but were never included in statistical analyses.

3. Results

Overall, 159 termite samples representing 26 species were collected: 62 samples representing 15 species were collected in Petit Saut, whereas 97 samples and 25 species were collected in Nouragues. The range of $\delta^{13}C$ values was −23.8 to −28.5‰ in Petit Saut (Fig. 1) and −25.1 to −29.1‰ in Nouragues (Fig. 2). $\delta^{15}N$ values ranged between 6.4 and 12.3‰ in Petit Saut (Fig. 1) and 7.5 and 16.5‰ in Nouragues (Fig. 2) for *Anoplotermes*-group species. By comparison, $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ ranges for the wood feeder *H. tenuis* were respectively −27.8 to −30.1‰ and 4.5–5.2‰ in Petit Saut ($n = 4$), −28.1 to −29.3‰ and 4.5–6.2‰ in Nouragues ($n = 9$). A positive correlation between $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values was found at both sites (Nouragues: Pearson's $r = 0.295$, $p = 0.003$; Petit Saut: $r = 0.43$, $p = 0.001$).

The $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values of 14 species, collected in both sites, were compared between Nouragues and Petit Saut. Of these, 4 species were collected frequently enough in both sites to allow statistical analysis at the species level. For none of them, termites collected in Petit Saut differed significantly in their $\delta^{13}C$ values from those collected in Nouragues (two-way ANOVA, second factor, sites: $F_{1,76} = 0.744$, $p = 0.479$). By contrast, termites collected in the two sites differed significantly in their $\delta^{15}N$ values (two-way ANOVA, second factor, sites: $F_{1,72} = 15.525$, $p < 0.001$). Taken individually, *Anoplotermes banksi* and *Anoplotermes* sp. *M* showed a significant difference in their $\delta^{15}N$ values, whereas the two other species, *Anoplotermes* sp. *C* and *Anoplotermes* sp. *U* did not (Tukey test: *A. banksi*: $q = 5.206$, $p < 0.001$; *A.* sp. *M*: $q = 7.259$, $p < 0.001$; *A.* sp. *C*: $q = 0.692$, $p = 0.626$; *A.* sp. *U*: $q = 1.014$, $p = 0.476$). When all species present in both sites were considered, the average $\delta^{13}C$ value of a species in Nouragues was not correlated to its $\delta^{13}C$ in Petit Saut (Pearson's $r = 0.160$, $p = 0.584$), where these values were more broadly dispersed (Bartlett test: $\chi^2 = 6.357$, df = 1, $p = 0.012$). By contrast, while all species collected from both sites showed a higher $\delta^{15}N$ value in Nouragues (Fig. 3), species-average $\delta^{15}N$ values for both sites were highly correlated ($r = 0.862$, $p < 0.001$), and did not show any difference in their dispersion (Bartlett test: $\chi^2 = 1.201$, df = 1, $p = 0.273$).

In total, 9 morphospecies were represented by 4 or more occurrences in Nouragues. Because we suspected that one of them, *Anoplotermes* sp. *E*, could actually encompass several closely similar species, we discarded this taxon from further analyses. *Anoplotermes*-group species differ significantly in their $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values (one-way ANOVA: $\delta^{13}C$: $F_{7,48} = 2.819$, $p = 0.015$; $\delta^{15}N$: $F_{7,48} = 23.91$, $p < 0.001$). However, on the 28 pairwise comparisons carried out, not a single one was significant for $\delta^{13}C$ (Tukey test: $p > 0.05$) whereas 14 of them were significant for $\delta^{15}N$ (Tukey test: $p < 0.05$) (Fig. 2).

Some species are characterized by low values $\delta^{15}N$, barely higher than those of wood feeders. For instance, *Ruptitermes* nr. *silvestrii*, a species generally collected from pieces of wood, between bark and sapwood, displayed $\delta^{15}N$ values between 6.4 and 8.5. Two epigeous nest builders, the very abundant *A. banksi* and the less common *Anoplotermes parvus*, are also among the lowest $\delta^{15}N$ scores. There was no significant difference in $\delta^{15}N$ values between species assigned to feeding groups III and IV (Student *t*-test: Petit Saut: $t = 0.209$, df = 12, $p = 0.838$; Nouragues: $t = 1.063$, df = 22, $p = 0.299$).

4. Discussion

All members of the subfamily Apicotermitinae are considered to be soil feeders, belonging to feeding groups III and IV of Donovan et al. (2001). This is well supported for the neotropical *Anoplotermes*-group species by generally high $\delta^{15}N$ signatures (mostly between

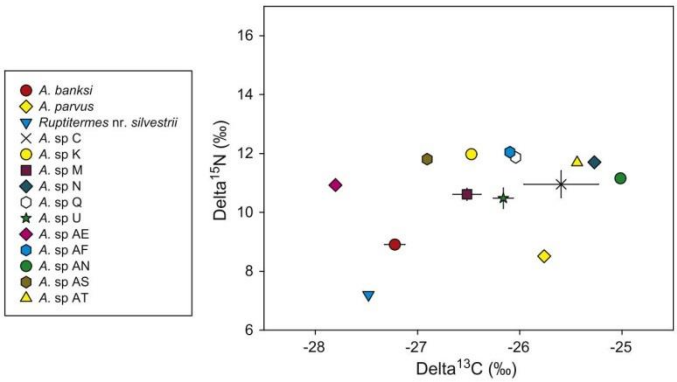


Fig. 1. Specific variation (mean ± SE) of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ ratios in worker termites of the *Anoplotermes*-group collected in Petit Saut. SE is depicted for all species with 3 or more samples.

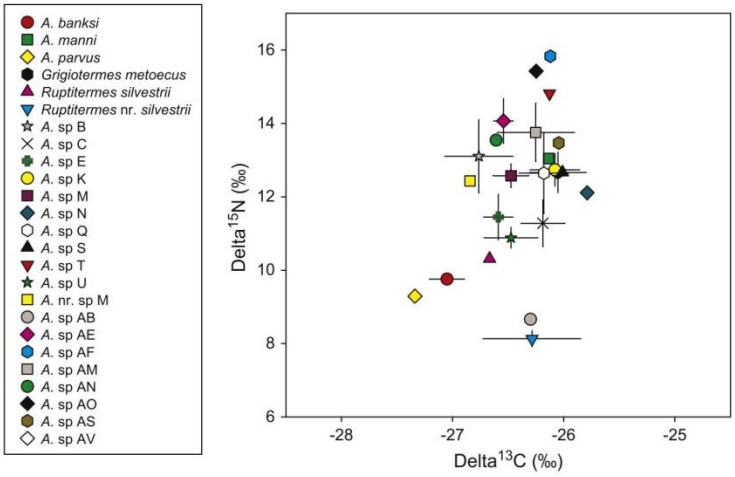


Fig. 2. Specific variation (mean ± SE) of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ ratios in worker termites of the *Anoplotermes*-group collected in the Nouragues Nature Reserve. SE is depicted for all species with 3 or more samples.

10 and 16.5), comparable to those found in soil feeders from tropical Africa (Tayasu et al., 1997), whereas $\delta^{15}N$ values for the wood feeder *H. tenuis* were, as predicted, lower ($\delta^{15}N = 4.5–6.2$). However, some species of the *Anoplotermes*-group display relatively low $\delta^{15}N$ values, only slightly larger than those of *H. tenuis*. The fact that *R.* nr. *silvestrii* was collected from decayed wood, on which it presumably feeds, is consistent with the low $\delta^{15}N$ of this species. Among species with low $\delta^{15}N$ values are the two nest building species: *A. parvus* and *A. banksi*. The soil-feeding habits of *A. banksi* have however been confirmed by nest material analysis, which revealed higher proportions of heavy mineral particles than in nests of presumed interface feeders such as *Termes* and *Embiratermes* species (Amelung et al., 2002).

Species collected from both sites differed in their average $\delta^{15}N$ values, which were slightly lower in Petit Saut than in Nouragues. This was also true for the wood feeder, *H. tenuis*. This suggests that sites slightly differ in the overall abundance of ^{15}N in the environment. Such spatial variability of soil $\delta^{15}N$ is commonplace, although it is rather low among French Guiana forests, as among tropical rainforests in general (Guehl et al., 1998; Martinelli et al., 1999). Interestingly, all species are not equally affected by intersite $\delta^{15}N$ variability. One explanatory hypothesis is a species-specific shift in food item selection according to the local pool of competitors. As different sites may host different termite communities, the precise quality of food a species is able to exploit may be influenced by competitors.

In both sites, we found highly significant differences in $\delta^{15}N$ values among species in the *Anoplotermes*-group. In addition, for species recorded from both Nouragues and Petit Saut, species-average $\delta^{15}N$ values from both sites were highly correlated. These interspecific variations and their reproducibility constitute strong evidence for feeding niche differentiation along a soil degradation gradient in the *Anoplotermes*-group, a phenomenon known to occur in other components of the soil fauna such as oribatid mites (Schneider et al., 2004) and collembolans (Chahartaghi et al., 2005; Hishi et al., 2007). Specialisation to a degradation state of soil organic matter therefore represents an important factor which can explain, at least partially, the coexistence of more than 30 humivorous termite species of this group in French Guiana forests (Davies et al., 2003b). We attempted to apply the anatomical criteria provided by Donovan et al. (2001) to distribute species between two feeding groups (III and IV), but this a priori classification was not supported by our isotopic analysis: species appear distributed along a continuum of $\delta^{15}N$ values rather than in two

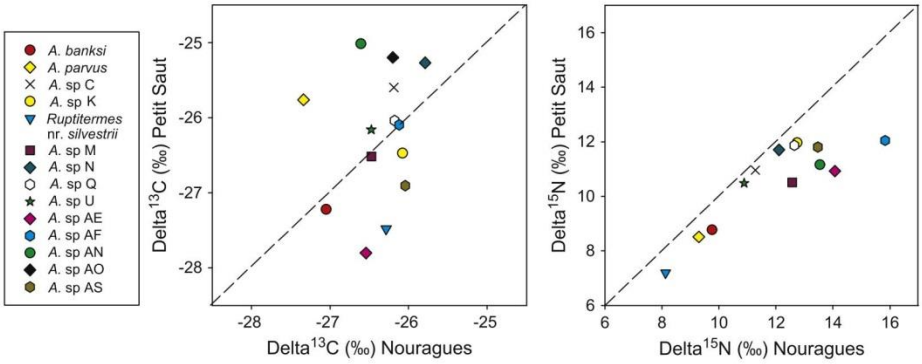


Fig. 3. Species-average values of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ ratios in worker termites, compared between Petit Saut and Nouragues. Dashed lines indicate equal $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values for both sites.

clusters, and no significant difference was found between species a priori classified in group III versus group IV. The value of this distinction deserves to be re-examined over a broader range of soil-feeding taxa.

The *Anoplotermes*-group (Apicotermitinae), though rich in species, co-exists with a broad array of other presumed soil-feeding termites from other subfamilies, such as the *Termes*-group (Termitinae), *Neocapritermes* spp. (Termitinae), the *Armitermes*-group (mandibulate nasutes, Syntermitinae) and the *Subulitermes*-group (full nasutes, Nasutitermitinae). For instance, on 100 termite species recorded from St Eugène, French Guiana, Davies et al. (2003b) found 34 species of the *Anoplotermes*-group and 39 other soil feeders. Whether different clades of humus feeders occupy clade-specific niches, or whether every clade has diversified to encompass a range of food sources, as suggested for the *Anoplotermes*-group, deserves further investigation. In any case, it is likely that the higher diversity of soil-feeding termites compared to wood-feeding ones observed in neotropical and African rainforests (Eggleton et al., 1996, 2002; Davies et al., 2003a), even when the wood feeders of the canopy are considered (Roisin et al., 2006), is related to narrower niche specialisation belowground. Our results support the hypothesis that niche availability increases along the humification gradient from sound, recently fallen litter to fully humified soil organic matter (Brauman et al., 2000).

Our results indicated that $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values are correlated in both sites. This was expected as both isotopic values are generally known to increase down the soil profile. However, the two isotopes are not equally discriminant, as $\delta^{13}C$ values did not provide reproducible interspecific differences. This suggests that soil-feeding *Anoplotermes*-group termites are not very selective regarding the origin of the organic matter they feed on. Alternatively, any specific preferences may be blurred by non-linear change in $\delta^{13}C$ during organic matter degradation, a broadly documented process (review in Tiunov, 2007). This may restrict the usefulness of $\delta^{13}C$ analysis to the differentiation between consumers of organic matter derived from plant material of grossly different ^{13}C content, such as C3 versus C4 plants.

Acknowledgments

We are grateful to Philippe Cerdan and the staff of the Laboratoire Environnement de Petit Saut for logistical help. We would also like to thank Patrick Chatelet and Wemo Betian of the Nouragues scientific station for providing facilities. Financial support was provided by the Fund for Scientific Research (F.R.S.-FNRS), Belgium, through travel grants and a predoctoral fellowship to T. Bourguignon; by project of the Czech Academy of Sciences to J. Šobotník; by the Université Antilles–Guyane through a predoctoral fellowship to J.-M. Martin; and by the French CNRS, through project Amazonie II (Prof. Alain Dejean).

Appendix. Supplementary material

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at doi:10.1016/j.soilbio.2009.07.005.

References

Ackerman, I.L., Constantino, R., Gauch, H.G., Lehmann, J., Riha, S.J., Fernandes, E.C.M., 2009. Termite (Insecta: Isoptera) species composition in a primary rain forest and agroforests in Central Amazonia. Biotropica 41, 226–233.

Amelung, W., Martius, C., Bandeira, A.G., Garcia, M.V.B., Zech, W., 2002. Lignin characteristics and density fractions of termite nests in an Amazonian rain forest – indicators of termite feeding guilds? Soil Biology & Biochemistry 34, 367–372.

Bignell, D.E., Eggleton, P., 2000. Termites in ecosystems. In: Abe, T., Bignell, D.E., Higashi, M. (Eds.), Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 363–387.

Billings, S.A., Richter, D.D., 2006. Changes in stable isotopic signatures of soil nitrogen and carbon during 40 years of forest development. Oecologia 148, 325–333.

Bongers, F., Charles-Dominique, P., Forget, P.-M., Théry, M. (Eds.), 2001. Nouragues. Dynamics and Plant–Animal Interactions in a Neotropical Forest. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, p. 421.

Boutton, T.W., Arshad, M.A., Tieszen, L.L., 1983. Stable isotope analysis of termite food habits in east African grasslands. Oecologia 59, 1–6.

Brauman, A., Bignell, D.E., Tayasu, I., 2000. Soil-feeding termites: biology, microbial associations and digestive mechanisms. In: Abe, T., Bignell, D.E., Higashi, M. (Eds.), Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 233–259.

Chahartaghi, M., Langel, R., Scheu, S., Ruess, L., 2005. Feeding guilds in collembola based on nitrogen stable isotope ratios. Soil Biology & Biochemistry 37, 1718–1725.

Cosson, J.F., Ringuet, S., Claessens, O., de Massary, J.C., Dalecky, A., Villiers, J.F., Granjon, L., Pons, J.M., 1999. Ecological changes in recent land-bridge islands in French Guiana, with emphasis on vertebrate communities. Biological Conservation 91, 213–222.

Davies, R.G., Eggleton, P., Jones, D.T., Gathorne-Hardy, F.J., Hernández, L.M., 2003a. Evolution of termite functional diversity: analysis and synthesis of local ecological and regional influences on local species richness. Journal of Biogeography 30, 847–877.

Davies, R.G., Hernández, L.M., Eggleton, P., Didham, R.K., Fagan, L.L., Winchester, N.N., 2003b. Environmental and spatial influences upon species composition of a termite assemblage across neotropical forest islands. Journal of Tropical Ecology 19, 509–524.

Dijkstra, P., LaViolette, C.M., Coyle, J.S., Doucett, R.R., Schwartz, E., Hart, S.C., Hungate, B.A., 2008. ^{15}N enrichment as an integrator of the effects of C and N on microbial metabolism and ecosystem function. Ecology Letters 11, 389–397.

Donovan, S.E., Eggleton, P., Bignell, D.E., 2001. Gut content analysis and a new feeding group classification of termites. Ecological Entomology 26, 356–366.

Eggleton, P., Bignell, D.E., Sands, W.A., Mawdsley, N.A., Lawton, J.H., Wood, T.G., Bignell, N.C., 1996. The diversity, abundance and biomass of termites under differing levels of disturbance in the Mbalmayo Forest Reserve, southern Cameroon. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B – Biological Sciences 351, 51–68.

Eggleton, P., Tayasu, I., 2001. Feeding groups, lifetypes and the global ecology of termites. Ecological Research 16, 941–960.

Eggleton, P., Bignell, D.E., Hauser, S., Dibog, L., Norgrove, L., Madong, B., 2002. Termite diversity across an anthropogenic disturbance gradient in the humid forest zone of West Africa. Agriculture, Ecosystems & Environment 90, 189–202.

Fittkau, E.J., Klinge, H., 1973. On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain forest ecosystem. Biotropica 5, 2–14.

Gathorne-Hardy, F.J., Syaukani, Davies, R.G., Eggleton, P., Jones, D.T., 2002. Quaternary rainforest refugia in south-east Asia: using termites (Isoptera) as indicators. Biological Journal of the Linnean Society 75, 453–466.

Guehl, J.M., Domenach, A.M., Bereau, M., Barigah, T.S., Casabianca, H., Ferhi, A., Garbaye, J., 1998. Functional diversity in an Amazonian rainforest of French Guyana: a dual isotope approach ($\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$). Oecologia 116, 316–330.

Hishi, T., Hyodo, F., Saitoh, S., Takeda, H., 2007. The feeding habits of collembola along decomposition gradients using stable carbon and nitrogen isotope analyses. Soil Biology & Biochemistry 39, 1820–1823.

Högberg, P., 1997. ^{15}N natural abundance in soil–plant systems. New Phytologist 137, 179–203.

Holt, J.A., Lepage, M., 2000. Termites and soil properties. In: Abe, T., Bignell, D.E., Higashi, M. (Eds.), Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 389–407.

Hood-Nowotny, R., Knols, B.G.J., 2007. Stable isotope methods in biological and ecological studies of arthropods. Entomologia Experimentalis et Applicata 124, 3–16.

Hyodo, F., Tayasu, I., Wada, E., 2006. Estimation of the longevity of C in terrestrial detrital food webs using radiocarbon (^{14}C): how old are diets in termites? Functional Ecology 20, 385–393.

Hyodo, F., Tayasu, I., Konate, S., Tondoh, J.E., Lavelle, P., Wada, E., 2008. Gradual enrichment of ^{15}N with humification of diets in a below-ground food web: relationship between ^{15}N and diet age determined using ^{14}C. Functional Ecology 22, 516–522.

Kramer, M.G., Sollins, P., Sletten, R.S., Swart, P.K., 2003. N isotope fractionation and measures of organic matter alteration during decomposition. Ecology 84, 2021–2025.

Krull, E.S., Bestland, E.A., Gates, W.P., 2002. Soil organic matter decomposition and turnover in a tropical Ultisol: evidence from $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$ and geochemistry. Radiocarbon 44, 93–112.

Martinelli, L.A., Piccolo, M.C., Townsend, A.R., Vitousek, P.M., Cuevas, E., McDowell, W., Robertson, G.P., Santos, O.C., Treseder, K., 1999. Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: tropical versus temperate forests. Biogeochemistry 46, 45–65.

Martius, C., 1994. Diversity and ecology of termites in Amazonian forests. Pedobiologia 38, 407–428.

McCutchan, J.H., Lewis, W.M., Kendall, C., McGrath, C.C., 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. Oikos 102, 378–390.

Piccolo, M.C., Neill, C., Melillo, J.M., Cerri, C.C., Steudler, P.A., 1996. ^{15}N natural abundance in forest and pasture soils of the Brazilian Amazon Basin. Plant and Soil 182, 249–258.
Ponsard, S., Arditi, R., 2000. What can stable isotopes ($\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$) tell about the food web of soil macro-invertebrates? Ecology 81, 852–864.
Powers, J.S., Schlesinger, W.H., 2002. Geographic and vertical patterns of stable carbon isotopes in tropical rain forest soils of Costa Rica. Geoderma 109, 141–160.
Roisin, Y., Dejean, A., Corbara, B., Orivel, J., Samaniego, M., Leponce, M., 2006. Vertical stratification of the termite assemblage in a neotropical rainforest. Oecologia 149, 301–311.
Schneider, K., Migge, S., Norton, R.A., Scheu, S., Langel, R., Reineking, A., Maraun, M., 2004. Trophic niche differentiation in soil microarthropods (Oribatida, Acari): evidence from stable isotope ratios ($^{15}N/^{14}N$). Soil Biology & Biochemistry 36, 1769–1774.
Smith, B.N., Epstein, S., 1971. Two categories of $^{13}C/^{12}C$ ratios for higher plants. Plant Physiology 47, 380–384.
Tayasu, I., Abe, T., Eggleton, P., Bignell, D.E., 1997. Nitrogen and carbon isotope ratios in termites: an indicator of trophic habit along the gradient from wood-feeding to soil-feeding. Ecological Entomology 22, 343–351.
Tayasu, I., Inoue, T., Miller, L.R., Sugimoto, A., Takeichi, S., Abe, T., 1998. Confirmation of soil-feeding termites (Isoptera; Termitidae; Termitinae) in Australia using stable isotope ratios. Functional Ecology 12, 536–542.
Tayasu, I., Nakamura, T., Oda, H., Hyodo, F., Takematsu, Y., Abe, T., 2002a. Termite ecology in a dry evergreen forest in Thailand in terms of stable ($\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$) and radio (^{14}C, ^{137}Cs and ^{210}Pb) isotopes. Ecological Research 17, 195–206.
Tayasu, I., Hyodo, F., Abe, T., Inoue, T., Spain, A.V., 2002b. Nitrogen and carbon stable isotope ratios in the sympatric Australian termites, *Amitermes laurensis* and *Drepanotermes rubriceps* (Isoptera: Termitidae) in relation to their feeding habits and the quality of their food materials. Soil Biology & Biochemistry 34, 297–301.
Tiunov, A.V., 2007. Stable isotopes of carbon and nitrogen in soil ecological studies. Biology Bulletin 34, 395–407.
Vanderklift, M.A., Ponsard, S., 2003. Sources of variation in consumer-diet delta ^{15}N enrichment: a meta-analysis. Oecologia 136, 169–182.

ANNEXE III: ABONDANCE, DIVERSITE ET ACTIVITE DES TERMITES EN FONCTION DES DIFFERENTS SITES ET DES DIFFERENTES ESSENCES DE BOIS

	CA	CA	CA	AN	AN	AN	MA	MA	MA
	gonfolo	yayamadou	simarouba	yayamadou	simarouba	gonfolo	gonfolo	yayamadou	simarouba
Abondance	27	21	31	72	0	45	18	36	18
Nombre espèce	1	2	2	4	0	1	1	2	2
moyenne abondance sur tas occupé	27	10,5	15,5	18	0	45	18,5	9,43	8,33
%fréquence tas occupé par les termites	12,5	9,7	14,3	40	0	17,22	8,3	16	8,3

	SA	SA	SA	SI	SI	SI	PI	PI	PI
	gonfolo	yayamadou	simarouba	gonfolo	yayamadou	simarouba	gonfolo	yayamadou	simarouba
Abondance	63	36	27	17	18	9	84	91	117
Nombre espèce	2	1	1	1	1	1	2	4	3
moyenne abondance sur tas occupé	2,4	9,4	12	18	18	9	31,5	36	27
%fréquence tas occupé par les termites	35	20	15	9,4	10	5	33	46	41,6

	PT	PT	PT	PS	PS	PS
	gonfolo	simarouba	yayamadou	gonfolo	simarouba	yayamadou
Abondance	37	66	75	12	47	96
Nombre espèce	2	7	9	5	5	8
moyenne abondance sur tas occupé	17	18	9	28,5	22,75	39
%fréquence tas occupé par les termites	9,6	27,5	37	12,5	23	41