

**ULB**

**UNIVERSITE LIBRE DE BRUXELLES**

Faculté des Sciences

Département de Biologie des Organismes et Écologie

(Evolution Biologique et Ecologie)



**ÉCOLOGIE DES TERMITES ("UMUSWA") ET RÔLE DES  
TERMITIÈRES DANS LA BIODIVERSITÉ DE LA FORÊT CLAIRE  
MIOMBO AU BURUNDI – IMPACT POUR LA CONSERVATION**

**Thèse présentée en vue de l'obtention du diplôme de Docteur en Sciences**

Par

**Déogratias NDUWARUGIRA**

**Promoteur :**

Professeur Yves ROISIN (Université Libre de Bruxelles)

Année académique 2015–2016



**UNIVERSITE LIBRE DE BRUXELLES**

Faculté des Sciences

Département de Biologie des Organismes et Écologie

(Evolution Biologique et Ecologie)



**ÉCOLOGIE DES TERMITES ("UMUSWA") ET RÔLE DES  
TERMITIÈRES DANS LA BIODIVERSITÉ DE LA FORÊT CLAIRE  
MIOMBO AU BURUNDI – IMPACT POUR LA CONSERVATION**

**Thèse présentée en vue de l'obtention du diplôme de Docteur en Sciences**

Par

**Déogratias NDUWARUGIRA**

14 Mars 2016

**Composition du jury:**

Patrick MARDULYN (Président) – Université Libre de Bruxelles

Nicolas VERECKEN (Secrétaire) – Université Libre de Bruxelles

Yves ROISIN (Promoteur) – Université Libre de Bruxelles

David E. BIGNELL (membre) – Queen Mary University of London

Maurice LEPONCE (membre) – Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique

## REMERCIEMENTS

Au terme de ce travail, c'est une heureuse opportunité pour nous de pouvoir exprimer nos sincères remerciements à toute personne qui, de près ou de loin, a contribué à sa réalisation.

Nos vifs remerciements et profonds sentiments de reconnaissance s'adressent d'abord au Professeur Yves Roisin qui a guidé nos pas pour nous faire découvrir un nouveau domaine de recherche, les termites, malgré ses innombrables responsabilités. En effet, nous nous sommes rencontrés en 2<sup>ème</sup> année de master lors de notre première inscription à l'ULB en 2008. A l'époque, nous venions de décrocher un DESS en gestion des milieux aquatiques à l'Université du Burundi, après une licence en Sciences biologiques obtenue à la même université avec un mémoire en analyse biochimique des aliments. Grâce à l'accompagnement du Professeur Yves Roisin, ses remarques pertinentes, ses analyses critiques et objectives, ses sacrifices et surtout sa disponibilité, nous nous sommes complètement "métamorphosé" en faisant un mémoire sur les termites. C'est ce soutien sans relâche qui nous a donné l'envie de faire le présent travail de thèse. Nous lui avons alors demandé de piloter cette aventure sur les termites du Burundi, un domaine de recherche presque-méconnu dans ce pays, et il a vite accepté très cordialement le projet. Son courage et son esprit infatigable nous ont fortement touché, notamment lors des travaux de terrain réalisés ensemble dans différents écosystèmes du Burundi à la recherche des termites. Nous nous n'oublierons donc jamais le service qu'il nous a rendu en nous montrant une nouvelle piste de recherche. Signalons aussi que le Professeur Yves Roisin est l'un de très rares promoteurs déjà observés venir accompagner leurs doctorants sur terrain au Burundi et qu'il serait, probablement, le tout premier vrai termitologue à fouler le sol de ce petit pays d'Afrique de l'est.

Nos sincères remerciements vont également au Dr. Rudy Jocqué, aranéologue chevronné du MRAC. C'est en surfant sur le net que nous avons trouvé son nom et quand nous lui avons parlé de notre thème de recherche, il a vite répondu et accepté de travailler avec nous. Avec lui, on a travaillé jours et nuits, non seulement dans son labo mais aussi chez lui à la maison. C'est grâce à lui et à ses collègues de Pologne que la taxonomie des araignées recensées durant cette étude a été établie. Rudy Jocqué n'a cessé d'échanger et de discuter avec nous à n'importe quel moment de la journée où nous l'avons sollicité, ce qui a énormément contribué à l'enrichissement de notre raisonnement scientifique. Bref, nous avons découvert en lui un chercheur très compétent, très communicatif et surtout toujours prêt à servir et à bien orienter.

Qu'il voit en l'aboutissement de ce travail, le fruit de ses innombrables services qu'il a cordialement accomplis pour nous.

Nous remercions également les membres de notre comité d'accompagnement pour leur disponibilité et pour leurs analyses critiques et objectives qui nous ont permis de construire et mûrir notre raisonnement au cours des différentes étapes de cette recherche. Nous nous oublierons jamais l'accueil chaleureux et l'écoute que le Professeur Patrick Mardulyn, Président du comité d'accompagnement et du jury de cette thèse, nous a toujours réservés chaque fois que nous sommes entré dans son bureau pour lui parler de toute question liée à ce travail. C'est notamment grâce à ses recommandations, accordées avec pleine gentillesse et cordialité, que nous avons pu décrocher des compléments de financement qui nous ont permis de mieux réaliser notre recherche et surtout de pouvoir tenir durant les derniers mois de cette recherche. Nous profitons de cette heureuse occasion pour lui dire merci infiniment.

Nos profonds sentiments de remerciement et de gratitude vont également à David E. Bignell, Maurice Leponce et Nicolas Vereecken pour avoir accepté de faire partie de notre jury de thèse. Ils ont accepté de lire à fond notre manuscrit et ils ont émis leurs commentaires sur le document avec objectivité dans le but de contribuer à son amélioration. Nous leur en serons toujours très reconnaissant.

Nous disons aussi Grand Merci au Professeur Marius Gilbert et son équipe, notamment Clément Tisseuil, pour leur aide dans le traitement statistique des données. Nous remercions aussi Justine Jacquemin pour nous avoir montré comment utiliser des programmes d'analyse de la diversité. Nous ne pouvons pas aussi oublier de remercier François Havyarimana, notre compatriote et collègue au pays, pour les débats sur les stats que nous menions souvent à la maison après une longue journée de travail au labo; ces moments nous permettaient de nous enrichir mutuellement et nous ont beaucoup manqué après son retour au pays.

Nous remercions également le Gouvernement du Burundi pour nous avoir accordé une bourse d'étude qui nous a permis d'entreprendre cette recherche en septembre 2011. N'eût été ce financement, nous ne serions pas parvenu à la présente étape.

Nos remerciements vont aussi à l'endroit du BRIC pour nous avoir octroyé un complément de bourse durant trois années académiques. Nous en profitons notamment pour remercier Gaëlle Ducarme et Virginie Scheffer pour leur chaleureuse collaboration.

Nous remercions également et très sincèrement le Professeur Martine Vercauteren qui, pour nous avoir enseigné et bien connu au master, nous a donné une recommandation pour postuler à la bourse du BRIC en 2012. Nous lui en serons toujours très reconnaissant.

Nos remerciements vont également au Professeur Balthazar Mpawenayo de l'Université du Burundi qui, non seulement nous a cordialement donné des recommandations pour postuler au financement du BRIC mais surtout pour nous avoir aidé à accueillir notre promoteur lors de sa première arrivée au Burundi. Nous garderons toujours en notre mémoire ce service.

Nous remercions également le Fonds David et Alice Van Buuren, le Fonds Meurs-François de l'ULB et l'ARES pour nous avoir accordé leurs prix afin de pouvoir finaliser cette étude.

Nous remercions aussi les autorités de l'INECN (Burundi) pour nous avoir autorisé à mener une recherche dans les aires protégées de ce pays. Nous disons particulièrement Grand Merci à Monsieur Melchior Munama, responsable de cette institution dans la localité de Rumonge, pour sa collaboration, sans oublier les gardes Napoléon, Anselme et Nestor avec lesquels nous avons travaillé plusieurs fois sous la pluie ou sous la forte chaleur dans le miombo.

Nos remerciements vont également à l'endroit de la CTB qui, grâce à la coopération bilatérale avec le Gouvernement du Burundi, nous a octroyé une bourse d'étude en 2008 pour le master ce qui nous a permis d'entrer en contact avec l'ULB et notamment avec notre promoteur.

Nous remercions tous les membres du service d'Evolution Biologique et Ecologie que nous avons côtoyés au cours de cette formation, notamment Romain, Jean-François, Morgan et Jason, pour l'échange et la collaboration scientifique que nous avons menés avec eux.

Nous disons également Grand Merci à tous nos éducateurs, depuis l'école primaire (E.P. Nyabututsi, E.P. Ceru), secondaire (Petit Séminaire Mugeru, Lycée Gitega) et supérieure (Université du Burundi, ULB), pour toute une série de connaissances acquises auprès d'eux.

Nous remercions la maison SETM pour nous avoir hébergé pendant notre formation, et nous disons grand merci notamment à l'assistante sociale Florence Binon pour son écoute, sa compréhension et surtout pour sa collaboration plus conviviale.

Nos profonds sentiments de reconnaissance et de remerciement s'adressent également à nos sœurs, frères et parentés pour divers soutiens et services bénéficiés auprès d'eux depuis notre enfance. Nous remercions notamment notre père, Barabwiriza Evariste, pour avoir pensé à

nous mettre sur le bac de l'école. N'eurent été son courage, ses conseils et surtout son suivi rigoureux, nous ne serions pas parvenu à ce stade.

Nous exprimons encore une fois nos sentiments de reconnaissance et de remerciement à Monsieur Nibaruta Tharcisse pour nous avoir secouru en nous remettant sur le banc de l'école après une perte involontaire de trois années scolaires consécutives. Nous n'oublierons jamais son secours.

Enfin, nos sincères et profonds sentiments de remerciement et de reconnaissance vont à notre épouse Nshimirimana Pascaline qui, depuis 2008, a dû seule gérer la famille et supporter avec courage et abnégation l'éducation de nos enfants Igiraneza Landry Edris et Nisengwe Chris Bély. Qu'elle découvre en l'aboutissement de ce travail le fruit de sa patience et surtout de sa compréhension.

*Déogratias Nduwaruzira*

## SIGLES ET ACRONYMES

ACP	: Analyse en Composantes Principales
AIC	: Critère d'information d'Akaike
ANOVA	: Analysis of Variance
BRIC	: Bureau des Relations Internationales et de la Coopération (ULB)
CTB	: Coopération Technique Belge
DBH	: Diameter at Breast Height
GPS	: Global Positioning System
IGEBU	: Institut Géographique du Burundi
INECN	: Institut National pour l'Environnement et la Conservation de la Nature (Burundi)
MINATTE	: Ministère de l'Aménagement du Territoire, du Tourisme et de l'Environnement (Burundi)
MEEATU	: Ministère de l'Eau, de l'Environnement, de l'Aménagement du Territoire et de l'Urbanisme (Burundi)
MPDRN	: Ministère de la Planification du Développement et de la Reconstruction Nationale (Burundi)
MRAC	: Musée Royal de l'Afrique Centrale
OHP	: Office de l'Huile de Palme (Burundi)
RDC	: République Démocratique du Congo
RN	: Route Nationale
UN	: United Nations
UNESCO	: United Nations, Educational Scientific and Cultural Organization
ARES	: Académie de Recherche et d'Enseignement Supérieur

## TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS .....	i
SIGLES ET ACRONYMES .....	v
TABLE DES MATIERES .....	vi
RÉSUMÉ.....	xi
PLAN DE LA THÈSE .....	xv
CHAPITRE I. INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
I. 1. Place des arthropodes dans l'étude des écosystèmes .....	1
I.2. Forêts claires miombo.....	2
I.2.1. Caractéristiques et localisation .....	2
I.2.2. Classification.....	3
I.2.3. Biodiversité et importance des forêts claires miombo.....	5
I.2.4. Déforestation, une menace sur le miombo et sur sa biodiversité.....	10
I.3. Les termites dans le rôle de l'ingénierie écosystémique.....	13
I.4. Facteurs de distribution des espèces dans les écosystèmes .....	16
I.5. Contexte, intérêt et objectifs de cette étude .....	17
I.5.1. Contexte de l'étude .....	17
I.5.2. Intérêt et originalité de cette étude.....	18
I.5.3. Objectifs de l'étude .....	19
I.6. Références.....	23
CHAPITRE II. MATÉRIELS ET MÉTHODES.....	33
II.1. Situation géographique du Burundi et de la zone d'étude.....	33
II.1.1. Climat .....	33
II.1.2. Flore et faune dans la localité de Rumonge.....	35
II.1.3. Démographie et principales activités dans la localité de Rumonge .....	38
II.2. Matériel utilisé.....	40

II.3. Echantillonnage et identification des termites.....	40
II.4. Echantillonnage et identification des araignées.....	42
II.5. Sol.....	42
II.6. Analyse des données.....	43
II.6.1. Indices de diversité.....	43
II.6.2. Analyses multivariées.....	45
II.6.3. Analyses statistiques.....	45
II.7. Références.....	48
 CHAPITRE III. COMPOSITION AND STRUCTURE OF THE TERMITE ASSEMBLAGE IN PRESERVED AND REGENERATING MIOMBO WOODLANDS OF SOUTHERN BURUNDI.....	
II.1. Introduction.....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
III.2. Materials and methods.....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
III.2.1. Study area.....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
III.2.2. Sampling design and procedure.....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
III.2.3. Data analysis.....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
III.3. Results.....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
III.3.1. Richness and composition of the termite assemblage.....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
III.3.2. Termite fauna of termitaria.....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
III.3.3. Termite fauna of the regenerating area.....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
III.3.4. Spatial distribution and associations of species.....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
III.4. Discussion.....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
III.4.1. Richness and composition of the termite assemblage.....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
III.4.2. Termite fauna of termitaria.....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
III.4.3. Termite fauna of the regenerating forest.....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
III.4.4. Spatial distribution and associations of species.....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
III.5. Conclusions and perspectives.....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>

III.6. References ..... **Erreur ! Signet non défini.**

CHAPITRE IV. INFLUENCE DE *PSEUDACANTHOTERMES SPINIGER* ET *ODONTOTERMES* SP. (MACROTHERMITINAE) SUR LES PARAMÈTRES PHYSICO-CHIMIQUES DU SOL DANS L'ECOSYSTEME MIOMBO..... **Erreur ! Signet non défini.**

IV.1. Introduction ..... **Erreur ! Signet non défini.**

IV.2. Matériel et méthodes ..... **Erreur ! Signet non défini.**

IV.2.1. Zone d'étude ..... **Erreur ! Signet non défini.**

IV.2.2. Echantillonnage du sol ..... **Erreur ! Signet non défini.**

IV.2.3. Analyses des données..... **Erreur ! Signet non défini.**

IV.3. Résultats ..... **Erreur ! Signet non défini.**

IV.3.1. Relation entre le sol des termitières et celui de la matrice forestière**Erreur ! Signet non défini.**

IV.3.2. Influence des Macrotermitinae sur les propriétés du sol..... **Erreur ! Signet non défini.**

IV.3.3. Comparaison des paramètres du sol entre les zones d'étude**Erreur ! Signet non défini.**

IV.4. Discussion ..... **Erreur ! Signet non défini.**

IV.4.1. Relation entre le sol des termitières et celui de la matrice forestière**Erreur ! Signet non défini.**

IV.4.2. Influence des Macrotermitinae sur les propriétés du sol..... **Erreur ! Signet non défini.**

IV.4.3. Comparaison des paramètres physico-chimiques du sol entre les zones d'étude ..... **Erreur ! Signet non défini.**

IV.5. Conclusion ..... **Erreur ! Signet non défini.**

IV.6. Références ..... **Erreur ! Signet non défini.**

CHAPITRE V. ETUDE DES FACTEURS DE DISTRIBUTION DE *CUBITERMES PALLIDICEPS* (CUBITERMITINAE) DANS L'ECOSYSTEME MIOMBO**Erreur ! Signet non défini.**

V.1. Introduction ..... **Erreur ! Signet non défini.**

V.2. Matériel et méthodes ..... **Erreur ! Signet non défini.**

V.2.1. Zone d'étude..... **Erreur ! Signet non défini.**

V.2.2. Echantillonnage ..... **Erreur ! Signet non défini.**

V.2.3. Analyse des données .....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
V.3. Résultats .....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
V.3.1. Structure de la végétation dans les sites d'étude .....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
V.3.2. Groupements des sites d'étude en fonction des propriétés du sol	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
V.3.3. Rôle des paramètres du sol dans la distribution de <i>Cubitermes pallidiceps</i> .....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
V.4. Discussion .....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
V.4.1. Structure de la végétation dans les sites d'étude .....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
V.4.2. Groupements des sites d'étude en fonction des propriétés du sol et de l'altitude .....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
V.4.3. Rôle du sol dans la distribution de <i>Cubitermes pallidiceps</i> .	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
V.5. Conclusion.....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
V.6. Références .....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
CHAPITRE VI. ROLE OF TERMITE MOUNDS ON THE DISTRIBUTION OF SPIDERS IN MIOMBO WOODLAND OF SOUTHWESTERN BURUNDI.....	55
VI.1. Introduction.....	57
VI.2. Material and methods.....	58
VI.2.1. Study area.....	58
VI.2.2. Sampling .....	59
VI.2.3. Data analysis .....	60
VI.3. Results.....	62
VI.3.1. Richness and diversity of spider populations.....	62
VI.3.2. Effect of termite mounds on the distribution of spiders in miombo woodland .....	65
VI.3.3. Distribution of spiders on termitaria and in woodland matrix according to age and sex .....	66
VI.4. Discussion .....	68
VI.4.1. Richness and diversity of spider populations.....	68

VI.4.2. Role of termite mounds on the distribution of spiders in miombo ecosystems .....	69
VI.4.3. Distribution of spiders on termitaria and in woodland matrix according to age and sex .....	70
V.5. Conclusion.....	72
VI.6. References.....	73
CHAPITRE VII. DISCUSSION ET CONCLUSION GÉNÉRALES .....	84
VII.1. Ecologie et rôle des grandes termitières du miombo.....	84
VII.1.1. Structuration de la communauté de termites .....	84
VII.1.2. Rôle des grandes termitières du miombo dans conservation de la biodiversité aranéologique .....	86
VII.1.3. Perspectives pour la zone du miombo en régénération .....	87
VII.2. Conclusion générale.....	88
VII.3. Références.....	91

## RÉSUMÉ

Les termites représentent une part importante de la macrofaune du sol en zone tropicale. Ils peuvent jouer un rôle structurant dans les écosystèmes et servir d'indicateurs de leur santé écologique. Dans l'est et le sud de l'Afrique, l'écosystème miombo (forêt claire) se caractérise par la présence de grands dômes de termites champignonnistes (Macrotermitinae). S'il est bien connu que ces hautes termitières hébergent une flore particulière, on sait en revanche très peu de chose sur leur importance pour la biodiversité des arthropodes du sol.

L'objectif principal de cette étude était d'analyser, dans une forêt claire miombo du sud-ouest du Burundi, le rôle structurant éventuel des grandes termitières sur le sol et sa faune. En premier lieu, nous avons étudié la composition et la distribution de l'ensemble de la communauté de termites elle-même, très mal connue dans le miombo comme dans beaucoup d'écosystèmes d'Afrique. Nous avons également cherché à savoir si les hautes termitières influençaient la diversité d'un autre groupe important d'arthropodes du sol, à savoir les araignées. Nous avons aussi caractérisé les modifications apportées par les hautes termitières aux propriétés physico-chimiques du sol, par rapport à la matrice environnante. Enfin, nous avons cherché à déterminer quels facteurs, notamment édaphiques, influençaient la présence d'une espèce de termite humivore constructrice de petits dômes épigés, *Cubitermes pallidiceps*.

Le site choisi –la réserve forestière de Rumonge et la colline de Nkayamba, à proximité de la ville de Rumonge– offrait la possibilité de travailler dans des forêts relativement bien préservées, mais aussi dans une zone adjacente précédemment mise en culture, et laissée en régénération depuis 2009. Les conditions du sol et la faune de termites de cette zone ont été comparées à celles de la forêt préservée.

Les termites ont été échantillonnés dans des relevés subdivisés en quadrats standardisés. Les nids et la matrice forestière ont été échantillonnés séparément. Vingt-cinq espèces, dont 13 Apicotermatinae sans soldats, ont ainsi été recensées dans notre zone d'étude, et presque toutes se rencontrent dans les grandes termitières. Ces dernières sont érigées par *Pseudacanthotermes spiniger* et *Odontotermes* sp. qui utilisent des particules fines du sol, notamment du limon et de l'argile, indépendamment du pH local. Le nid érigé semble garder un taux de matière organique constant aussi longtemps qu'il est en vie, quels que soient sa taille ou son âge. C'est suite à cette teneur particulière en argile et en matière organique que les grandes termitières semblent plus attirer les Termitinae et Cubitermitinae par rapport à la matrice forestière. En effet, ce groupe de termites consomment de la matière organique étroitement liée aux minéraux du sol et ingèrent ainsi une quantité importante d'éléments argileux. La zone en régénération recèle très peu de termites: seuls les champignonnistes y sont abondants, et leurs dômes sont en développement. Les espèces du sol en sont totalement absentes, ce qui confirme la sensibilité de cette guilda aux perturbations de l'écosystème.

Une étude approfondie des facteurs de distribution de *Cubitermes pallidiceps* révèle que cette espèce est notamment présente dans les zones du miombo où le sol est riche en argile et qu'elle évite les sommets où le sol est généralement caillouteux et lessivé et donc pauvre en particules fines. Néanmoins, les raisons de l'absence de *C. pallidiceps* dans des zones où le sol est pourtant riche en argile pourraient être établies par des études ultérieures.

Bien que les grandes termitières paraissent jouer un rôle important pour la diversité de la communauté de termites, ces structures semblent peu influencer la distribution des araignées. Seules trois espèces d'araignées sur 39 recensées dans cette étude paraissent être associées aux termitières ce qui révèle toutefois que ces structures abriteraient des ressources alimentaires dont certaines espèces particulières auraient besoin.

Les résultats de cette étude, une première sur la taxonomie et l'écologie des termites dans un miombo du Burundi, constituent une contribution importante dans l'enrichissement de la base de données sur les termites de l'écosystème miombo en général. Ils pourront aussi servir de guide à l'autorité locale dans la planification de la conservation de la biodiversité dans cette région où un manque criant des données de base sur la plupart des taxons d'invertébrés reste un défi sérieux.

Ce travail a aussi abouti à toute une série d'observations et constats qui nécessitent des recherches ultérieures pour bien comprendre le fonctionnement du miombo. Les méthodes utilisées pour établir la taxonomie des termites méritent également un apport d'analyses génétiques pour approfondir et préciser les données actuelles. Enfin, l'état des lieux effectué dans la zone de miombo en régénération de notre zone d'étude est d'une importance capitale pour des travaux ultérieurs de suivi sur la restauration et la recolonisation de l'écosystème, notamment par les termites se nourrissant dans le sol.

## ABSTRACT

Termites are an important component of soil macrofauna in the tropics. They can play a structural role in ecosystems and serve as indicators of ecological health. In eastern and southern Africa, the miombo ecosystem (woodland) is characterized by the presence of large domes of fungus-growing termites (Macrotermitinae). While it is well known that these high mounds harbor a particular flora, we know very little about their importance for the biodiversity of soil arthropods.

The main goal of this study was to analyse, in a miombo woodland of southwestern Burundi, the possible structuring role of large termitaria on the soil and its fauna. First, we studied the composition and distribution of the entire community of termites itself, largely unknown in the miombo as in many African ecosystems. We also investigated whether the high mounds influenced the diversity of another important group of soil arthropods, spiders. We also characterized variations in the physico-chemical properties of the soil between the high termitaria and the surrounding matrix. Finally, we tried to determine what factors, including edaphic ones, influenced the occurrence of a species of soil-feeding termite which builds small epigeous domes, *Cubitermes pallidiceps*.

The chosen site –the Rumonge reserve forest and Nkayamba hill, near the city of Rumonge– offered the opportunity to work in relatively well-preserved forests, but also in an adjacent area recently completely cleared by local populations for agriculture, and left in regeneration since 2009. The conditions of the soil and termite fauna of this area were compared to those of the preserved forest.

The termites were sampled in grids divided into standardized quadrats. Nests and forest matrix were sampled separately. Twenty-five species, including 13 Apicotermitinae without

soldiers, have been identified in our study area, and nearly all of them were present in the large mounds. These mounds are constructed by *Pseudacanthotermes spiniger* and *Odontotermes* sp. which utilize fine particles of soil, particularly silt and clay, independently of the local pH. The erected nest seems to retain a constant proportion of organic matter as long as it is alive, regardless of its size or age. Due to this particular content of clay and organic matter, large termite mounds seem to be more attractive to Termitinae and Cubitermitinae than the forest matrix. Indeed, this group of termites consume organic matter closely associated to soil minerals and they ingest a large quantity of clay. The regeneration zone contains very few termites: only fungus-growing are abundant there, and their domes are growing. The soil-feeding species are completely absent, confirming the sensitivity of this guild to ecosystem disturbance.

A study of factors influencing the distribution of *Cubitermes pallidiceps* reveals that this species is present especially in areas of miombo where the soil is rich in clay; it avoids the peaks where the soil is stony and generally leached and therefore poor in fine particles. Nevertheless, the reasons of the absence of *C. pallidiceps* in some areas where the soil is rich in clay should be established by further studies.

Even though large termite mounds appear to play an important role in the diversity of the termite community, these structures appear to have little influence on the distribution of spiders. Only three of 39 spider species identified in this study appear to be associated with termite mounds which, however, reveals that these structures may harbor food resources needed by specialist species.

The results of this study, the first one on the taxonomy and ecology of termites in a miombo of Burundi, is an important contribution improving of the database of termites of the miombo ecosystem in general. They can also serve as a guide to the local authorities in planning for biodiversity conservation in this region where a lack of data on most invertebrate taxa remains a serious challenge.

This work also provided a series of observations that call for further researches to understand the functioning of the miombo. The methods used to establish the taxonomy of termites need also to be completed by genetic analyses to deepen and clarify the current data. Finally, the inventory made in the regenerating area is of high importance for further studies to follow the restoration and re-colonization of the ecosystem, especially by soil-feeding termites.

## **PLAN DE LA THÈSE**

Le présent travail de thèse est une compilation de 7 chapitres dont 4 sont rédigés sous forme d'articles. L'un d'eux (chapitre 6) a été définitivement accepté pour publication par une revue internationale à comité de lecture; le chapitre 3 a été soumis le 30 novembre 2015; les chapitres 4 et 5 sont sous forme de projets d'articles à soumettre sous peu.

### ● CHAPITRE I

#### *Introduction générale*

Ce chapitre est consacré à une présentation générale des forêts claires miombo, leur importance auprès des populations et la déforestation comme l'une des causes majeures de leur disparition et perte de leur biodiversité. Il parle aussi brièvement de l'importance de l'usage des arthropodes dans des travaux d'évaluation écologique des écosystèmes étant donné leur grande implication dans des activités de décomposition et de recyclage de la matière. Il rappelle à ce titre la notion d'"ingénieurs de l'écosystème", qui qualifie les termites, dont la biologie et l'écologie demeurent cependant très mal connues dans beaucoup d'écosystèmes d'Afrique. Ce chapitre fait aussi une brève présentation des facteurs à la base de la distribution des espèces dans des écosystèmes et des outils statistiques développés par les chercheurs pour décrire ce phénomène. Enfin, le contexte général, l'intérêt et les objectifs de la thèse ainsi que les questions de recherche y sont définis.

### ● CHAPITRE II

#### *Matériels et méthodes*

Le deuxième chapitre est consacré à une brève présentation de la zone d'étude (localisation, relief, biodiversité, démographie et activités locales) ainsi que les méthodes de collecte, d'analyse et de traitement des données.

- CHAPITRE III

***Composition and structure of the termite assemblage in preserved and regenerating miombo woodlands of southern Burundi***

Ce chapitre fait un diagnostic des populations de termites présentes dans notre zone d'étude. Il présente les espèces recensées selon leur degré de fréquence sur les termitières ou dans la matrice forestière, leurs distributions spatiales et leurs associations au sein des différents sites d'étude. Ce chapitre a permis d'aborder la première question de cette recherche.

- CHAPITRE IV

***Influence de Pseudacanthotermes spiniger et Odontotermes sp. (Macrotermitinae) sur les paramètres physico-chimiques du sol dans l'écosystème miombo***

Le chapitre aborde une analyse sur la part des substrats édaphiques locaux dans l'édification des nids de Macrotermitinae et leur évolution par rapport à l'âge des termitières. En retour, l'influence de ces termites sur les paramètres physico-chimiques du sol a aussi été évaluée. Ce chapitre a permis de répondre à la quatrième question de recherche.

- CHAPITRE V

***Etude des facteurs de distribution de Cubitermes pallidiceps (Cubitermitinae) dans l'écosystème miombo***

Ce chapitre est consacré à l'analyse des facteurs intervenant dans la distribution de l'espèce *Cubitermes pallidiceps* (Cubitermitinae) dans notre zone d'étude. Les propriétés physico-chimiques du sol, l'altitude et la structure de la végétation associées aux endroits où cette espèce est observée ont été analysées. Ce chapitre a permis de répondre à la troisième question de ce travail.

- CHAPITRE VI

***Role of termite mounds on the distribution of spiders in miombo woodland of southwestern Burundi***

Ce chapitre évalue le rôle des termitières dans la distribution spatiale des araignées dans notre zone d'étude. Les espèces d'araignées fréquemment observées sur termitières et dans la matrice forestière ont été recensées. Leur âge et leur sexe ont aussi été déterminés. C'est à partir de ce chapitre que la deuxième question de cette étude a été abordée.

● CHAPITRE VII

***Discussion et conclusion générales***

Ce chapitre est consacré à la discussion générale, conclusion générale et à une série de recommandations. La discussion générale est surtout consacrée aux principaux résultats obtenus et les perspectives pour des travaux ultérieurs. La conclusion générale a été formulée sur base des objectifs d'étude et des questions de recherche. Enfin, une série de recommandations a été suggérée à l'endroit de l'autorité locale pour une bonne conservation et une gestion durable de la biodiversité dans notre zone d'étude

## CHAPITRE I

### INTRODUCTION GÉNÉRALE

#### I. 1. Place des arthropodes dans l'étude des écosystèmes

Les connaissances sur la biodiversité d'un écosystème sont indispensables pour comprendre son fonctionnement, assurer sa gestion et la conservation de ses biens et services. En effet, elles renseignent sur la composition des assemblages formant les communautés biologiques et leurs déterminants écologiques. Ces enjeux sont particulièrement importants dans certaines zones sensibles où de nombreuses espèces sont menacées d'extinction du fait du recul, de la fragmentation ou de la destruction des habitats. C'est le cas des régions tropicales où des écosystèmes forestiers sont sujets à des disparitions alarmantes suite à l'activité humaine (Laurance 2006, Morris 2010). En effet, de vastes étendues des forêts tropicales ont été complètement détruites ou dégradées (Morris 2010). Selon Wright (2005), environ la moitié de la superficie qu'occupaient les forêts tropicales au début du 20<sup>ème</sup> siècle a déjà disparu.

Bien que des efforts y aient été consentis en érigeant des sites protégés afin de sauvegarder le reste de la biodiversité, beaucoup d'espèces, notamment des invertébrés qui forment une composante importante de la biodiversité tropicale (Pyle *et al.* 1981, Zilihona 2003), restent menacées de disparition ou d'extinction (Munthali & Mughogho 1992).

L'usage des arthropodes pour évaluer la qualité écologique des écosystèmes, en particulier ceux perturbés par l'homme, s'est largement accru ces dernières années (Niemelä *et al.* 2000, Pais & Varanda 2010). En effet, ces organismes réagissent très vite aux perturbations, comparativement aux plantes, pour refléter l'état général de leur milieu (Andersen & Sparling 1997), du fait que beaucoup d'entre eux sont directement impliqués dans des processus de décomposition et de recyclage de la matière (Rosenberg *et al.* 1986, Kremen *et al.* 1993). Ainsi, une perturbation de leurs communautés par une fragmentation ou une modification de l'habitat, un changement climatique, etc. se répercute rapidement sur la santé générale des écosystèmes (Kremen *et al.* 1993). En outre, l'avantage de l'usage des arthropodes dans des études sur des écosystèmes découle du fait qu'ils sont faciles à échantillonner et généralement bien représentés en biomasse par rapport aux vertébrés, permettant alors un assemblage de données suffisantes pour des analyses statistiques fiables (Kremen *et al.* 1993).

Néanmoins, bien que les arthropodes puissent constituer un outil d'alerte précoce important et d'évaluation de la qualité écologique des écosystèmes, les recherches sur ce groupe

d'organismes restent rares, particulièrement en Afrique (Zilihonna 2003), suite au manque de moyens matériels et humains pour leur identification taxonomique et aux connaissances assez limitées sur leur biologie (Kremen *et al.* 1993, Ahmed *et al.* 2011). Cette situation est particulièrement préoccupante dans la zone du miombo où de nombreux taxons d'invertébrés restent jusqu'ici indéterminés et mal connus (Frost 1996) malgré l'important rôle écologique que ces organismes jouent dans le fonctionnement des écosystèmes (Longcore 2003).

## **I.2. Forêts claires miombo**

### **I.2.1. Caractéristiques et localisation**

Les forêts claires connues sous le nom de miombo sont des formations forestières rencontrées exclusivement en Afrique tropicale et subtropicale, sur une superficie avoisinant 2,7 million de km<sup>2</sup> (Campbell *et al.* 1996), soit à peu près 1/10 du continent (Malmer 2007, Chitiki & Lulandala 2007). Elles se répartissent sur 11 pays à savoir l'Afrique du Sud, l'Angola, le Botswana, le Burundi, le Malawi, le Mozambique, la Namibie, la RDC, la Tanzanie, le Zimbabwe et la Zambie (Ryan *et al.* 2010) (Fig. 1.1).

La caractéristique principale d'un écosystème miombo est sa végétation dominée par trois genres d'arbres: *Brachystegia*, *Isoberlinia* et *Julbernardia* (Fabaceae, sous-famille des Caesalpinioideae), bien que des variations de leur biomasse puissent s'observer entre les régions (White 1983, Frost 1996). Signalons que le terme "miombo" est un mot d'origine swahili utilisé par les populations locales pour désigner les arbres *Brachystegia* qui sont souvent les plus dominants dans cet écosystème (Chitiki & Lulandala 2007).

Le *Brachystegia* aurait existé dans cette région depuis très longtemps. En effet, des analyses palynologiques ont découvert des grains de pollen de *Brachystegia* datant de 38000 ans dans des régions du Zimbabwe, de Zambie, d'Angola, du bassin du Congo et d'Afrique du Sud. Ce genre aurait été très répandu en Afrique centrale avant même les glaciations dans l'hémisphère nord et surtout lors de l'holocène avec l'élévation de la température (Frost 1996). Les variations actuellement observées dans la distribution du *Brachystegia* au sein de la zone du miombo seraient dues aux changements climatiques survenus au cours des 1000 dernières années (Frost 1996).

Les forêts claires miombo sont en outre des écosystèmes particulièrement adaptés aux conditions écologiques sévères (sols médiocres, squelettiques et lessivés, sécheresses chroniques, feux de brousse, irrégularités climatiques, etc.) grâce à un système racinaire

spécial dit ectomycorhizien (Högberg 1982). Ce dernier consiste en une symbiose entre les racines des plantes et un champignon qui ne pénètre pas dans les cellules de son hôte mais reçoit de celui-ci des éléments (acides aminés, sucres, etc.) dont il a besoin pour sa croissance et son développement. En retour, le champignon apporte à la plante sa grande capacité absorbative en eau et en sels minéraux ainsi qu'une résistance des racines aux conditions défavorables grâce à la formation d'un grand manchon de contact avec le sol (Högberg 1982). La symbiose ectomycorhizienne protège en outre les plantes contre les effets des feux de brousse qui sont monnaie courante dans le miombo et qui y occasionnent des pertes énormes en azote et en phosphore (Malmer 2007).

L'acquisition du système racinaire ectomycorhizien chez les genres *Brachystegia*, *Isoberlinia* et *Julbernardia* (Caesalpinioideae), certaines Dipterocarpaceae (*Marquesia* et *Monotes*) et les Euphorbiaceae (*Uapaca*), principales composantes du miombo, semble donc avoir été une étape évolutive cruciale dans l'adaptation et le rayonnement de cet écosystème dans des milieux écologiquement hostiles (Högberg & Nylund 1981, Frost 1996).

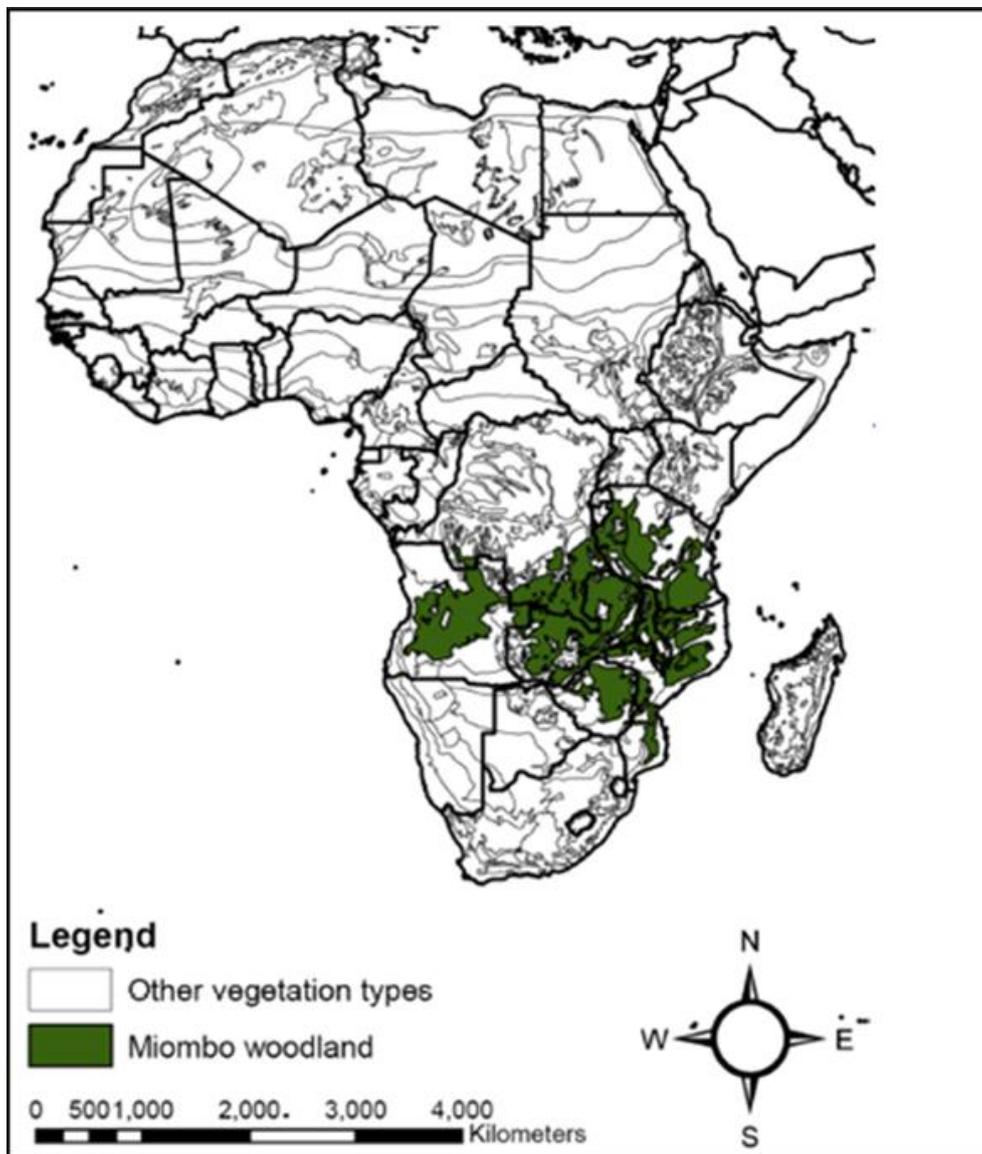
Enfin, les forêts claires miombo sont caractérisées par un trait de paysage frappant: la présence de nombreuses et hautes termitières de Macrotermitinae (Frost 1996), comparables à de véritables tumuli parsemés (Malaisse 1979), parfois accompagnées de petits nids de Cubitermitinae (Frost 1996). Ces termitières sont riches en cations à cause de leur haute teneur en argile, et elles se présentent comme des îlots de fertilité attirant une biodiversité riche et différente de celle de leur milieu avoisinant (Timberlake & Chidumayo 2011).

### **I.2.2. Classification**

Selon White (1983), deux types de miombo peuvent être distingués: le miombo sec et le miombo humide.

Le *miombo sec* s'observe dans des régions recevant moins de 1000 mm de pluies/an, notamment au sud du Malawi, au Mozambique et au Zimbabwe. Les arbres y ont moins de 15 m de haut et la végétation est généralement pauvre. Le *Brachystegia* peut être absent ou rare avec des espèces comme *B. spiciformis*, *B. boehmii* et *Julbernardia globiflora*. Le sous-bois est marqué par des légumineuses comme *Eriosema*, *Sphenostylis*, *Kotschya*, *Dolichos* et *Indigofera*. La strate herbacée varie en composition comme en biomasse, et elle comprend des graminées telles que *Loudetia*, *Digitaria*, *Andropogon*, *Hyparrhenia* et *Eragrostis*.

Le *miombo humide* quant à lui se caractérise par une pluviométrie annuelle supérieure à 1000 mm avec des arbres atteignant plus de 15 m de haut. La végétation y est riche avec la présence de la majorité des espèces caractéristiques du miombo comme *B. floribunda*, *B. glaberrima*, *B. longifolia*, *B. wangermeeana*, *J. paniculata*, *Isoberlinia angolensis* et *Marquesia macroura*. Le sous-bois comprend un mélange d'arbustes (*Aframomum bauriculatum*), de graminées (*Hyparrhenia*, *Andropogon* et *Loudetia*) et de fougères (*Pteridium aquilinum*). Ce type de miombo se rencontre à l'est de l'Angola, au nord de la Zambie, au sud-ouest de la Tanzanie et au centre du Malawi.



**Fig. 1.1.** Zone d'extension du miombo en Afrique (White 1983 in Seymour *et al.* 2014)

Au Burundi, le *Brachystegia* a été détecté dans des sédiments du lac Tanganyika datant de 32000 à 15000 ans (Vincens 1993). En général, la forêt claire se localise au sud-ouest du pays au niveau des contreforts menant aux escarpements vers les hautes montagnes (Lewalle 1972). Dans cette région, elle est principalement représentée par la forêt claire à *Brachystegia* dans la localité de Rumonge où dominent les espèces *B. spiciformis*, *B. boehmii*, *B. longifolia* et *B. utilis* avec présence de nombreuses termitières (MPDRN 2006, Hakizimana 2012). La forêt claire se rencontre aussi à l'extrême est du pays, dans les dépressions du Kumoso, près de la frontière avec la Tanzanie, où dominant surtout les espèces *Uapaca kirkiana*, *Julbernardia globiflora*, *B. longifolia*, *Monotes elegans* et *B. wangermeeana* (Reekmans 1981).

Les sols sur lesquels ces forêts claires sont établies sont lessivés, peu profonds, parfois même l'érosion les amène à l'état graveleux ou caillouteux (Lewalle 1972).

### **I.2.3. Biodiversité et importance des forêts claires miombo**

L'importance d'une forêt est représentée par sa biodiversité faunistique et florale lui permettant de fournir de façon durable toute une gamme de produits et de services dont les populations ont besoin (Hakizimana 2012).

Bien que les forêts claires miombo soient établies dans des conditions écologiques sévères (Campbell *et al.* 1996), elles abritent une très importante biodiversité (Frost 1996). En effet, on y recense environ 8500 espèces de plantes supérieures dont plus de 54% sont endémiques, 35 mammifères endémiques (dont environ la moitié des éléphants et des rhinocéros d'Afrique), 51 oiseaux endémiques, 52 reptiles endémiques, 25 amphibiens endémiques et un nombre indéterminé d'invertébrés endémiques (Frost 1996, Byers 2001, Dewees *et al.* 2011). C'est ainsi que Mittermeier *et al.* (2003) ont suggéré que toute la zone occupée par le miombo soit considérée comme un "hotspot" de la biodiversité nécessitant une stratégie mondiale et particulière de conservation à l'instar de l'Amazonie, du bassin du Congo, de la Nouvelle-Guinée et des déserts d'Amérique du Nord.

En outre, la valeur économique, sociale et culturelle du miombo auprès des populations locales s'y est particulièrement établie grâce à des liens très étroits que ces dernières ont pu développer à travers des générations pour exploiter ses nombreux biens et services (Dewees *et al.* 2011) (Figs. 1.2, 1.3). Cet écosystème supporte en effet la survie d'une population estimée à plus de 100 millions d'individus, essentiellement ruraux, à très faible revenu mais avec une

démographie des plus élevées au monde (Sileshi *et al.* 2007, Syampungani *et al.* 2009, Dewees *et al.* 2011). Les biens et services fournis par le miombo sont essentiellement:

### **A) Produits ligneux**

Il s'agit des produits à base du bois. En effet, environ 70% d'énergie utilisée en Afrique proviennent essentiellement du bois de chauffage et du charbon (Syampungani *et al.* 2009). Le bois représente en particulier une source principale de revenu et d'emploi pour beaucoup de ménages dans la zone du miombo (Dewees *et al.* 2011). En outre, des espèces d'arbres comme *Pterocarpus angolensis* sont utilisées dans la sculpture et dans des échanges commerciaux locaux (Clarke *et al.* 1996, Syampungani *et al.* 2009).

### **B) Produits non ligneux**

#### **a. Fruits**

La consommation et le commerce des fruits est un phénomène courant dans la zone du miombo (Campbell 1987, Syampungani *et al.* 2009, Dewees *et al.* 2011). Les fruits sont utilisés comme suppléments alimentaires (Malaisse 1987, Clarke *et al.* 1996) et ils jouent un rôle crucial en période de soudure (Syampungani *et al.* 2009). Au Burundi, Hakizimana (2012) a recensé 23 espèces de plantes comestibles dans la forêt de Rumonge tandis qu'en Tanzanie Clarke *et al.* (1996) a inventorié 83 espèces d'arbres fruitiers dont la majorité étaient rencontrées dans le miombo. Les fruits proviennent notamment des espèces *Uapaca kirkiana*, *Azanza garckeana*, *Strychnos cocculoides*, etc. (Campbell 1987).

#### **b. Plantes médicinales**

Les plantes médicinales jouent un rôle important dans la pharmacopée traditionnelle locale. Les parties de la plante utilisées sont notamment les feuilles, l'écorce et les racines (Clarke *et al.* 1996). Environ 80% de la population d'Afrique, notamment dans la zone du miombo, font recours aux plantes médicinales et à leurs produits pour se soulager des effets des différentes maladies (la malaria, fièvre, constipation, douleurs musculaires, etc.) (Syampungani *et al.* 2009, Chirwa *et al.* 2008). Bien qu'il reste difficile de quantifier formellement les transactions relatives aux plantes médicinales, un grand trafic lié à ces plantes s'observe au sein des pays de la zone du miombo et fait vivre beaucoup de ménages (Dewees *et al.* 2011). Au Burundi, Hakizimana (2012) a recensé 41 espèces de plantes médicinales dans la forêt de Rumonge.

Néanmoins, l'exploitation des plantes médicinales se fait souvent par l'usage des méthodes de collecte non rationnelles et ces dernières ont déjà conduit à l'extinction de certaines espèces tandis que d'autres sont actuellement très menacées de disparition (Syampungani *et al.* 2009).

### **c. Viande**

Le miombo constitue une source importante d'approvisionnement en viande pour les populations rurales, notamment en Tanzanie, en Zambie et au Mozambique où subsistent encore de vastes étendues de cet écosystème (Syampungani *et al.* 2009). Les animaux couramment chassés sont les antilopes (*Hippotragus niger*, *Alcelaphus lichtensteinii*), le lièvre, les oiseaux et les rongeurs, et cette activité est accompagnée par un bon nombre de rites (Clarke *et al.* 1996). Le braconnage occasionne des effets néfastes sur la faible faune de cet écosystème (Frost 1996).

### **d. Champignons**

Le système racinaire ectomycorhizien associé aux Caesalpinioideae (Fabaceae) et certaines Euphorbiaceae a conduit à une prolifération de plusieurs espèces de champignons dont beaucoup sont comestibles (Campbell *et al.* 2007). Au Malawi, par exemple, on dénombre 362 espèces de champignons dont 53 sont comestibles (Campbell *et al.* 2007). L'espèce *Termitomyces titanicus* largement consommée et très appréciée dans le monde est endémique du miombo (Pearce 1987). Les champignons constituent en outre une source de revenu aux populations locales (Syampungani *et al.* 2009), notamment en période de leur grande prolifération au début de la saison des pluies (Clarke *et al.* 1996). Au Burundi, Buyck & Nzigidahera (1995) ont recensé 35 espèces de champignons sur les marchés établis le long de l'axe Bujumbura–Rumonge, et la majorité de ces dernières s'observaient dans la forêt de Nkayamba et la forêt de Rumonge.

### **e. Miel**

La présence des plantes grandes productrices de nectar (*Acacia*, *Brachystegia*, *Julbernardia*, *Syzygium*, *Combretum*) dans le miombo font de cette région une des plus importantes zones d'Afrique de production du miel et de la cire d'abeilles (Clarke *et al.* 1996). Du côté, l'apiculture y est une activité très répandue. En Zambie par exemple, les produits issus de l'apiculture sont utilisés pour nourrir environ 250.000 personnes et ils constituent une source de revenu pour environ 20.000 ménages (Syampungani *et al.* 2009). Néanmoins, cette activité

porte souvent préjudice au miombo car beaucoup d'arbres sont utilisés pour fabriquer des ruches (Campbell *et al.* 2007) et des feux de brousse volontaires ou incontrôlés liée à cette activité y sont monnaie courante (Syampungani *et al.* 2009).

#### **f. Insectes :**

Les termites, notamment le genre *Macrotermes*, et les chenilles sont couramment consommés dans le miombo (Clarke *et al.* 1996). Ces insectes sont aussi commercialisés pour constituer un revenu permettant à certains ménages de s'acheter d'autres produits qu'ils seraient incapables de se procurer (Syampungani *et al.* 2009). Néanmoins, les méthodes couramment utilisées pour récolter notamment les chenilles débouchent souvent à la disparition de certaines de leurs espèces ou de leurs plantes hôtes (Munthali & Mughogho 1992).

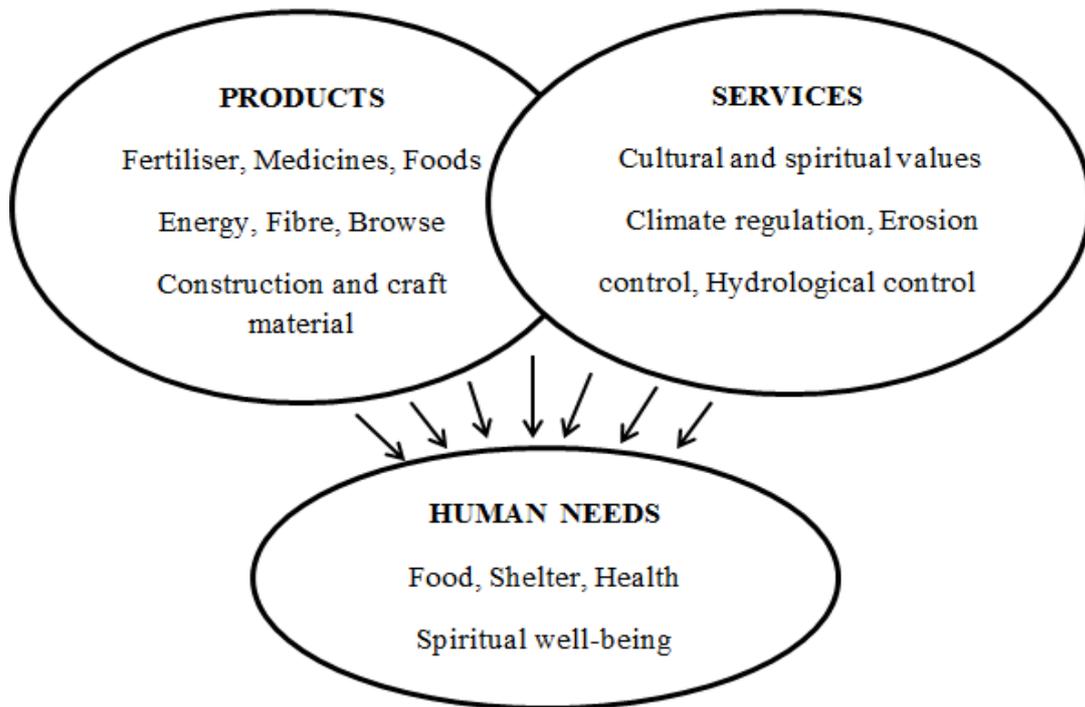
Enfin, signalons que d'autres substances comme des tannins, des gommes, des résines, etc. sont également récoltés dans le miombo par les populations locales.

#### **C) Services environnementaux**

Les forêts claires miombo étant adjacentes aux zones arides et aux déserts, elles exercent le rôle de barrière à l'expansion de la désertification (Sileshi *et al.* 2007). En outre, ces écosystèmes peuvent jouer une double fonction (Frost 1996). En effet, en absence de feux de brousse, le miombo sert de stockage du carbone au niveau du sol et de la biomasse terrestre (Walker & Desanker 2004) alors qu'il assure son émission dans l'atmosphère dans le cas contraire (Frost 1996). Ainsi, compte tenu de leur zone d'extension, les forêts claires miombo jouent une part importante dans la régulation du taux de carbone atmosphérique en Afrique subsaharienne (Deweese *et al.* 2011). Par ailleurs, leur litière et leur canopée interviendraient au sein des écosystèmes dans la mise en place d'un microclimat favorisant l'infiltration de l'eau, l'amélioration de la structure du sol, la réduction de l'évapotranspiration et des températures extrêmes ainsi que l'augmentation de l'humidité relative (Sileshi *et al.* 2007). Enfin, l'usage de la litière (Clarke *et al.* 1996) et du sol des termitières (Watson 1977) du miombo pour fertiliser et amender le sol a été notamment observé chez les paysans au Zimbabwe.



**Fig. 1.2.** Collecte de différents produits du miombo dans la localité de Rumonge au sud-ouest du Burundi: (A & B) diverses espèces de champignons comestibles, (C & D) bois de chauffage, (E) produits médicinaux, notamment la partie corticale de certaines espèces de plantes, et (F) paille pour la couverture des maisons. (Photos D. Nduwarugira).



**Fig. 1.3.** Résumé général des biens et services fournis par l'écosystème miombo aux populations locales et à l'environnement (Campbell *et al.* 1996)

#### **I.2.4. Déforestation, une menace sur le miombo et sur sa biodiversité**

Geist & Lambin (2002) classent en deux principales catégories les facteurs responsables de la déforestation en zone tropicale: les causes immédiates et celles dites sous-jacentes (Fig. 1.4).

Les causes immédiates de la déforestation sont celles en rapport avec des activités socio-économiques telles que l'extension des infrastructures (voies de transport, centre urbains, marchés, lignes électriques, etc.), l'expansion de l'agriculture (agriculture de subsistance ou intensive, feux de brousse, élevage du bétail, etc.) et l'extraction du bois (bois d'œuvre, bois de chauffage, charbon, etc.). Ces causes peuvent être directes (comme la coupe rase d'une forêt en vue d'une agriculture de subsistance) ou indirectes (comme le traçage d'une route qui facilite l'accès à l'exploitation d'une forêt).

Les causes immédiates de la déforestation résultent elles-mêmes d'un ensemble d'autres causes qualifiées de sous-jacentes qui sont essentiellement liées à la démographie (croissance naturelle, mouvements migratoires, densité et distribution de la population, etc.), à l'économie (industrialisation, urbanisation, etc.), à la technologie (facteurs de production, intensification

technologique, etc.), à la culture (valeurs, croyances, etc.) et à la politique (politique officielle, droits de propriété, etc.).

Les causes sous-jacentes de la déforestation peuvent agir directement à l'échelle locale ou indirectement à l'échelle nationale ou même globale (Hervey 2012).

Précisons qu'il existe plusieurs interactions entre les différents niveaux de ces deux principaux facteurs de la déforestation à telle enseigne qu'il est difficile d'en faire une nette distinction (Hervey 2012).

Dans le miombo, l'action de l'homme est particulièrement intéressante car elle y perdure depuis plusieurs générations (Malmer 2007). En Zambie, par exemple, l'homme vivait dans cet écosystème il y a environ 55000 ans (Lawton 1978) et ses actes (agriculture, élevage et feux de brousse) ont joué un rôle important dans la transformation et la modification du paysage (Frost 1996). Actuellement, on estime qu'environ 75 millions de personnes habitent dans toute la zone du miombo et que 25 millions de citoyens de cette région utilisent le bois et le charbon comme première source d'énergie (Deweese *et al.* 2011) (Fig. 1.5).

Bien que des données statistiques sur la couverture du miombo montrent qu'il continue à décliner (Deweese *et al.* 2011), des études évaluant l'effet de son exploitation sur ses produits non ligneux restent rares (Chirwa *et al.* 2008). Connaître de ce qui reste du miombo est ainsi d'une importance capitale scientifiquement, économiquement et sociologiquement (Syampungani *et al.* 2009). En effet, à voir la perte de la biodiversité que connaît cette zone, un besoin d'information se fait sentir sur la manière dont elle fait face à cette situation et son évolution vis-à-vis de la transformation et de la dégradation de son habitat (Frost 1996). Cela constitue un défi majeur dans la compréhension du fonctionnement du miombo soumis aux conditions dures en vue de sa bonne représentation dans des plans politiques de sa gestion aux niveaux régional et global (Malmer 2007). Et, à long terme, l'absence des études évaluant cette situation débouchera à des difficultés de pouvoir évaluer et quantifier l'effet des politiques actuelles sur cet écosystème (Chindumayo & Kwibisa 2003).



**Fig. 1.4.** Illustration des causes immédiates et sous-jacentes de la déforestation dans la zone du miombo d'après Hervey (2012)



**Fig. 1.5.** Le bois constitue la principale source d'énergie et de revenus pour beaucoup de ménages dans la zone du miombo ce qui implique toute une chaîne d'acteurs notamment dans la production et la commercialisation de son charbon. En effet, après sa production dans des fours (A), le charbon de bois est mis dans des sacs et déposé le long des axes routiers pour sa commercialisation (B) ou il est transporté (C) vers divers marchés (D). Cas du Mozambique et de la Zambie. (Photos A. F. Hervey).

### I.3. Les termites dans le rôle de l'ingénierie écosystémique

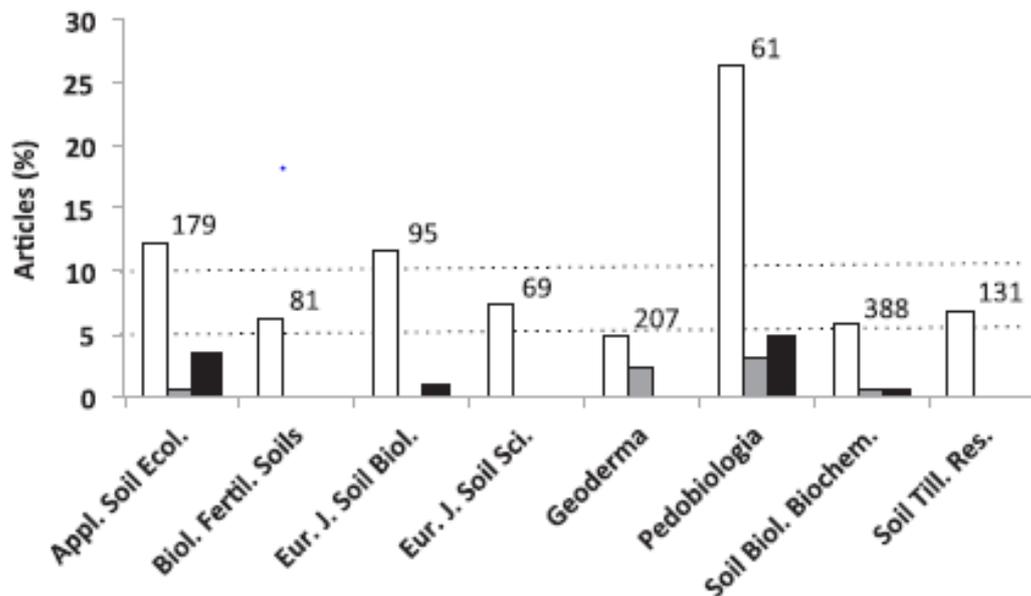
Certains invertébrés, notamment les vers de terre, les fourmis et les termites, jouent un rôle important dans des processus biologiques et physico-chimiques affectant les propriétés du sol (Lavelle *et al.* 2006). Ces organismes sont parfois à la base de l'édification des structures biogéniques qui modulent directement ou indirectement la disponibilité des ressources pour d'autres êtres vivants (Lal 1988, Decaëns *et al.* 2001, Jouquet *et al.* 2006). Ainsi, Jones *et al.* (1994, 1997) ont été les premiers à introduire la notion d'"ingénieurs de l'écosystème" pour qualifier les organismes qui influencent directement ou indirectement la disponibilité des ressources pour d'autres, par la modification physique des matériaux biotiques et abiotiques dans leurs milieux de vie. En d'autres termes, le concept d'ingénieurs de l'écosystème repose sur une modification, une maintenance ou une création d'habitats par un organisme qui profite à d'autres (Lawton 1994).

Bien que des recherches aient été menées sur des ingénieurs de l'écosystème depuis l'époque de Darwin, on note que la majorité de ces études ont plus été orientées sur leurs effets négatifs en vue de leur éradication, au détriment de leur important rôle écologique (Lavelle *et al.* 2006). De surcroît, c'est l'action des vers de terre qui demeure très largement évaluée par rapport aux termites et aux fourmis, même si le pourcentage des travaux en rapport avec des vers de terre reste lui-même très faible (Bottinelli *et al.* 2015) (Fig. 1.6).

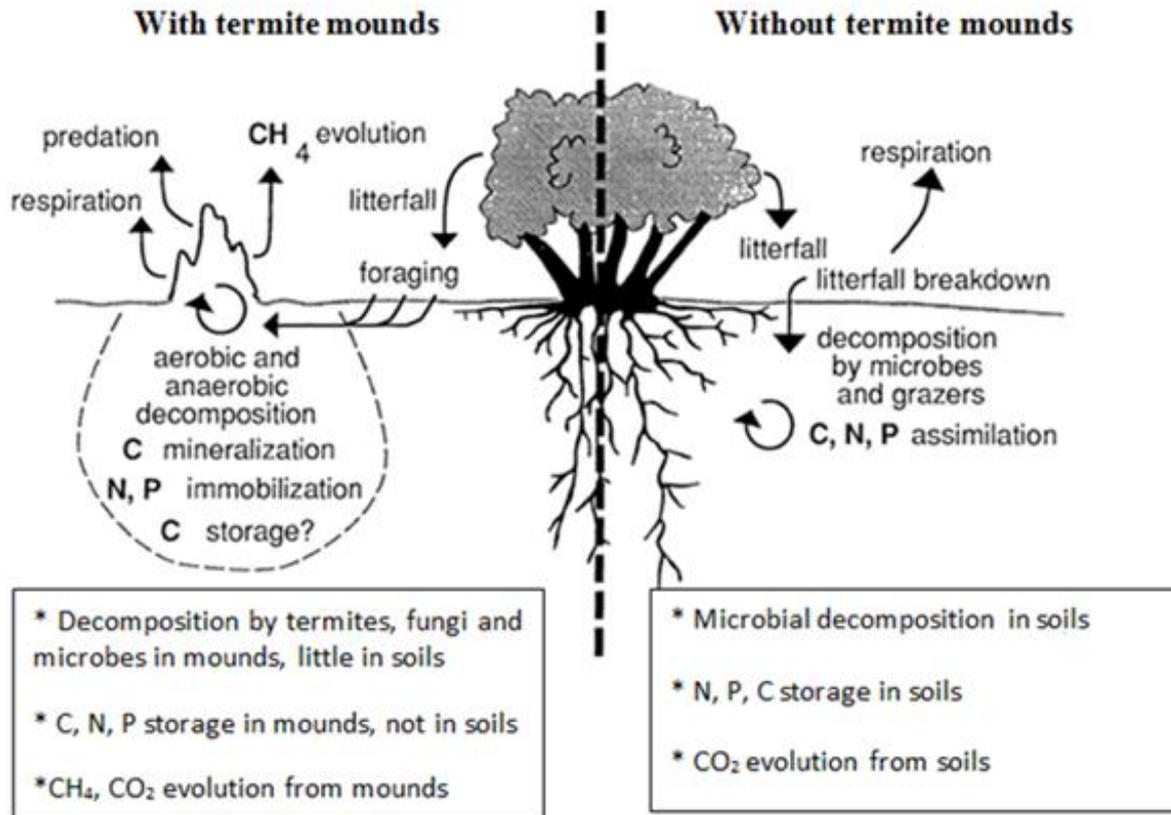
Les termites constituant une part particulièrement importante de la macrofaune du sol en région tropicale (Jones *et al.* 1994, Dangerfield *et al.* 1998), ce milieu constitue un endroit idéal pour l'étude du phénomène d'ingénierie écosystémique, qui reste souvent sous-évalué chez les insectes sociaux (Bottinelli *et al.* 2015). En effet, les termites contribuent beaucoup à la modification des propriétés microbiologiques et physico-chimiques du sol (Lal 1988, Konaté *et al.* 1999, Decaëns *et al.* 2001, Donovan *et al.* 2001, Ndiaye *et al.* 2004, Roose-Amsaleg *et al.* 2005, Mujinya *et al.* 2013) et leurs termitières représentent des zones de meilleure régénération de plantes au sein des écosystèmes (Traoré *et al.* 2008). Ces structures attirent ainsi une flore et une faune spécifiques par rapport à leur milieu environnant (Kirchmair *et al.* 2012, Dossou-Yovo *et al.* 2014) (Fig. 1.7). Dans certaines régions du monde, comme en Thaïlande (Miyagawa *et al.* 2011) ou au Zimbabwe (Watson 1977), les paysans recourent souvent à la terre des termitières pour amander leurs champs. Et certaines cultures, comme celle des courgettes, sont particulièrement pratiquées sur ces structures (Miyagawa *et al.* 2011). En Centrafrique, Mokossesse (2010) a aussi noté qu'en utilisant la

terre des nids de *Cubitermes* comme fertilisant, le rendement d'une culture de maïs pouvait être amélioré.

Les termitières contribuent en outre à la régulation de l'hétérogénéité spatiale des grands herbivores (Mobæk *et al.* 2005) mais aussi des arthropodes (Choosai *et al.* 2009). En effet, dans une rizière thaïlandaise, ces derniers auteurs ont noté que ces structures constituaient des "zones de refuge" pour de nombreux arthropodes dont des prédateurs d'insectes nuisibles aux plants de riz, ce qui contribuait sans doute à la protection de cette culture.



**Fig. 1.6.** Pourcentage (%) d'articles contenant les mots-clés "structure du sol" avec soit "vers de terre" (en blanc), "termites" (en gris) ou "fourmis" (en noir) dans le titre ou le résumé, qui ont été publiés durant les cinq dernières années et référencés dans "Web of Science" dans des revues des sciences et la biologie du sol à facteur d'impact élevé (*Applied Soil Ecology*, *Biology and Fertility of Soils*, *European Journal of Soil Biology*, *European Journal of Soil Science*, *Geoderma*, *Pedobiologia*, *Soil Biology and Biochemistry* and *Soil Tillage Research*). Les chiffres au-dessus des histogrammes représentent le nombre total d'articles référencés dans "Web of Science" en septembre 2013 avec pour sujet "structure du sol" pour les cinq dernières années (Bottinelli *et al.* 2015).



**Fig. 1.7.** Rôle des termites et de leurs termitières au sein des écosystèmes (Jones 1990)

Quoique la littérature fournisse très peu de données sur les effets du défrichage des forêts sur les termites (Okwakol 2000), en particulier dans la zone du miombo, certains travaux ont déjà abouti à pas mal d'observations. En Ouganda, la coupe d'une forêt a conduit à une réduction de 40% du nombre total de ses espèces de termites et sa mise en cultures a abouti à des disparitions supplémentaires jusqu'à ce qu'il ne reste qu'une ou deux espèces (Okwakol 2000). Un phénomène similaire a été observé à Mbalmayo (Cameroun) et à Mayombe (Congo) par Eggleton *et al.* (1996, 2002), et au Brésil par Ackerman *et al.* (2009). Néanmoins, ces observations ne peuvent pas constituer une règle générale (Eggleton *et al.* 1997) car elles ne résultent que d'études de forêts équatoriales humides. Des recherches sur l'effet de la dégradation et de la déforestation sur les termites dans d'autres types de forêts tropicales s'avèrent nécessaires (Bignell *et al.* 1997), notamment dans la zone du miombo.

#### **I.4. Facteurs de distribution des espèces dans les écosystèmes**

L'identification des causes de distribution des espèces au sein des écosystèmes est l'un des défis majeurs de l'écologie (Araújo & Guisan 2006). Parmi les facteurs déterminant l'aire de distribution d'une espèce, les plus importants (Soberón & Peterson 2005, Pulliam 2000) sont:

1°) les conditions abiotiques tels que le climat, l'environnement physique, les propriétés du sol, etc. Ces éléments imposent des limites physiologiques dans la capacité des espèces à subsister dans une zone;

2°) les facteurs biotiques qui sont en rapport avec un ensemble d'interactions avec d'autres espèces. Ces interactions peuvent être positives (mutualisme, symbiose, etc.) ou négatives (prédation, compétition, maladies, etc.) et influencer la distribution des espèces soit en limitant, soit en renforçant des processus au sein des populations;

3°) les zones accessibles à l'espèce lors de sa dispersion à partir de son aire originale. Ce facteur est important parce qu'il peut permettre de suivre la distribution des espèces et de constater leurs aptitudes de dispersion;

4°) la capacité évolutive de l'espèce à s'adapter à de nouvelles conditions. Bien que cet élément soit souvent ignoré, il a aussi un apport important dans la distribution des espèces.

Bien que ces facteurs interagissent de manière complexe (Soberón & Peterson 2005), la relation entre la distribution d'une espèce et son milieu physique a longtemps suscité une attention particulière chez des chercheurs (Elith & Leathwick 2009, Guisan & Thuiller 2005). Chez les termites, Gathorne-Hardy *et al.* (2001) ont notamment observé que l'altitude et la longitude jouaient un rôle majeur dans la distribution des termites au sein d'un écosystème indonésien. En effet, une élévation de 100 m en altitude s'accompagnait d'une baisse de la diversité spécifique et les Macrotermitinae étaient plus abondants à l'ouest qu'à l'est où plutôt les Termitinae et les Nasutitermitinae dominaient. En Malaisie, John (2000) a quant à lui remarqué que les Macrotermitinae et les termites se nourrissant dans le sol étaient mieux représentés sur un sol riche en matière organique, sous une canopée plus ou moins compacte, que dans les endroits caillouteux très ouverts. Dans la Réserve de Mbalmayo au Cameroun, Eggleton *et al.* (1995, 1996) ont aussi noté que plus la canopée de la forêt était fermée ou dense, plus la densité et la richesse spécifique en termites étaient importantes. Dans un écosystème d'Amazonie, Constantino (1992) a constaté que la diversité et la composition en espèces de termites étaient variables entre ses quatre sites d'étude bien que le climat et la

végétation fussent les mêmes. N'ayant pas analysé le sol, cet auteur a suggéré que ses observations étaient probablement liées aux caractéristiques physico-chimiques du sol.

Dans l'optique de tenter d'établir des liens entre la distribution des espèces et les facteurs de leurs milieux, les chercheurs ont développé des modèles (mathématiques) permettant de quantifier et d'inférer les besoins environnementaux des espèces à partir de leurs occurrences (Guisan & Zimmermann 2009). En d'autres termes, ces modèles permettent de prédire la distribution des espèces dans des écosystèmes (Wisn *et al.* 2008, Elith & Leathwick 2009, Guisan & Zimmerman 2009, Ashcroft *et al.* 2011) et d'estimer leurs exigences écologiques (Araújo & Guisan 2006). L'usage des modèles de prédiction de la distribution des espèces est actuellement devenu un outil important en biologie de la conservation, en écologie, en évolution (Barbet-Massin *et al.* 2012, Guisan *et al.* 2007), en biogéographie, en paléontologie et surtout dans la gestion de la faune (Araújo & Guisan 2006).

## **I.5. Contexte, intérêt et objectifs de cette étude**

### **I.5.1. Contexte de l'étude**

Le Burundi est l'un des pays tropicaux où les écosystèmes forestiers sont le plus menacés de disparition suite à une recherche de terres cultivables consécutive à une démographie très galopante. En effet, dès la moitié du XX<sup>ème</sup> siècle, la population burundaise s'est étendue sur l'ensemble du territoire national en exerçant une pression énorme sur les espaces forestiers (Ndabirorere 1999). Sur une superficie nationale de 27834 km<sup>2</sup> dont 25950 km<sup>2</sup> sont des terres émergées, la population burundaise était autour de 3 millions en 1960 et 4 millions en 1979 (MINATTE 2009). Lors du recensement général de la population et de l'habitat de 2008, le pays avait plus de 8 millions d'habitants et une densité moyenne de plus de 300 habitants/km<sup>2</sup>, quoique des variations puissent s'observer entre les régions. A cette allure, on note que la population burundaise double presque tous les 30 ans et elle sera autour de 15 millions en 2025 si son taux d'accroissement actuel d'environ 3% reste inchangé (MINATTE 2005). D'après les estimations des Nations Unies, la densité de la population burundaise pourrait atteindre 531,1 en 2025, 1120,9 en 2050 et 4882 en 2100 si la tendance actuelle n'est pas stabilisée (UN 2013). Signalons, cependant, que plus de 90% de la population burundaise vit dans la campagne, s'occupant essentiellement d'une agriculture de subsistance (Bidou *et al.* 1991).

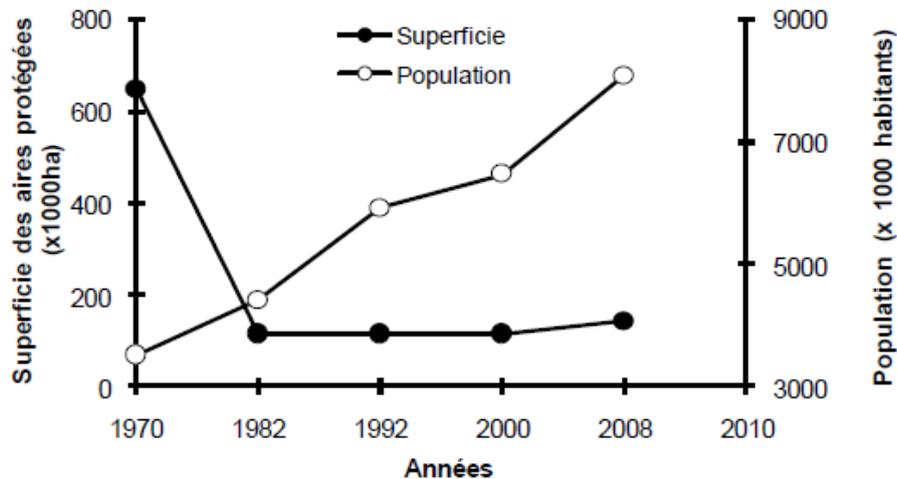
Suite à cette démographie galopante, accentuée par des retombées de l'instabilité socio-politique monnaie courante, notamment celle survenue en octobre 1993, la population se tourne souvent vers une exploitation anarchique des écosystèmes forestiers, notamment le reste de la forêt claire miombo (Nzigidahera 2000). La dégradation de cet écosystème naturel entraîne l'appauvrissement de la biodiversité de ce milieu naturellement marqué par la présence de grands dômes érigés par des termites, qui jouent vraisemblablement un rôle structurant important pour la faune et la flore.

### **I.5.2. Intérêt et originalité de cette étude**

Le Burundi a mis sur pied un programme de protection du reste des écosystèmes forestiers en créant des aires protégées mais leurs superficies ne cessent de régresser (Nzigidahera 2000) suite à la démographie galopante (Masharabu 2011) (Fig. 1.8).

Les forêts claires qui jadis occupaient 5% du territoire national ne se rencontrent actuellement que sous forme de petits lambeaux dispersés dans quelques localités du sud et de l'est du pays (Lewalle 1972, Buyck & Nzigidahera 1995, Nzigidahera 2006). Ces écosystèmes abritent une biodiversité mal connue et méritent une attention particulière pour leur meilleure conservation (Hakizimana 2012). C'est le cas de la forêt claire à *Brachystegia*, dans la localité de Rumonge, au sud-ouest du Burundi. Elle est la plus septentrionale par rapport aux autres forêts zambéziennes et la seule représentante au pays de la forêt claire miombo rencontrée au Katanga (Lubumbashi) en RDC (Lewalle 1972). Par ailleurs, comme l'ensemble de la région est-africaine, cet écosystème constitue un milieu pertinent pour des études sur des arthropodes, en particulier sur les termites, étant donné qu'il s'y observe un manque criant des données sur ce groupe d'organismes (Zilihona 2003).

Au Burundi, à part le travail de Nzigidahera (2007) sur les nids termitiques de Gisagara, une localité située à l'extrême est du pays, le reste des écosystèmes demeure totalement inexploré. C'est donc dans l'optique de contribuer à l'enrichissement de la base de données sur ce groupe d'organismes écologiquement importants (Jouquet *et al.* 2011) que nous avons mené cette étude intitulée: *Ecologie des termites ("umuswa") et rôle des termitières dans la biodiversité de la forêt claire miombo au Burundi – Impact pour la conservation.*



**Fig. 1.8.** Evolution de la population burundaise et de la superficie des aires protégées entre 1970 et 2008. L’an 1980 correspond à la mise en place de l’INECN et à la création des 1<sup>ères</sup> aires protégées qu’il est chargé de gérer. L’an 1993 marque le début de la crise sociopolitique qui a ralenti l’allure de la croissance de la population. D’autres aires protégées ont été érigées après 2000 avec le retour à la paix grâce à la signature de l’Accord d’Arusha pour la Paix et la Réconciliation au Burundi (Masharabu 2011).

### I.5.3. Objectifs de l’étude

L’objectif principal de cette étude était d’analyser, dans une forêt claire miombo du sud-ouest du Burundi, le rôle structurant éventuel des grandes termitières sur le sol et sa faune. Ceci impliquait d’établir la taxonomie et d’évaluer le rôle écologique des termites dans la biodiversité de ces aires protégées afin de contribuer à la connaissance du fonctionnement de ces écosystèmes menacés de disparition.

Les résultats de ce travail pourront en outre servir de guide aux décideurs locaux dans le choix des mesures à prendre pour une gestion durable et rationnelle de l’écosystème miombo en disparition, malgré les nombreux biens et services qu’il procure aux populations et à la nature. Signalons aussi que l’usage des arthropodes dans l’étude écologique des écosystèmes, en vue de leur bonne conservation, reste jusqu’à nos jours insignifiant en Afrique de l’est (Zilihona 2003) bien que ces organismes puissent constituer d’importants indicateurs de la qualité écologique des milieux (Kremen *et al.* 1993).

Ainsi, s’inscrivant prioritairement dans le cadre de la conservation de la biodiversité, le présent travail cherche à répondre à quatre principales questions et différentes interrogations sous-jacentes:

(1) *Quelles sont les populations de termites colonisant la forêt claire miombo au sud-ouest du Burundi ? Les nombreux dômes y observés contribueraient-ils à la structuration des populations de termites elles-mêmes ? Quelle est la distribution spatiale des espèces de termites dans cet écosystème ? Existerait-il des associations entre elles ? Quelles sont les conséquences du défrichement du miombo sur ses populations de termites ?*

Actuellement, les seules données disponibles sur les termites du miombo sont celles du travail mené dans un miombo du Malawi par Donovan *et al.* (2002). Au Burundi, le reste de la forêt claire miombo est seulement rencontré dans la localité de Rumonge au sud-ouest du pays. C'est un écosystème dominé par des arbres *Brachystegia* et localisé sur des sols en pentes, caillouteux et pauvres (Lewalle 1972). Cependant, à l'instar d'autres écosystèmes miombo, la forêt claire à *Brachystegia* de Rumonge est caractérisée par la présence de nombreuses termitières (MPDRN 2006, Hakizimana 2012) et le rôle de ces dernières dans l'écologie de cet écosystème n'a jamais fait l'objet d'études. Nous allons donc effectuer un inventaire et une identification des termites colonisant les dômes et la matrice forestière pour recenser les espèces présentes dans cet écosystème. En effet, de nombreux auteurs ont souvent caractérisé les termites des écosystèmes en s'appuyant essentiellement sur les espèces à nids visibles, parce que ces structures dominaient le paysage étudié, augmentant ainsi le risque de sous-estimer la richesse spécifique présente (Leather 2005). En outre, le reste de la forêt claire miombo du sud-ouest du Burundi, subissant une pression anthropique importante suite à une forte démographie locale, nous évaluerons l'effet de cette pression sur les populations de termites à partir d'une zone du miombo précédemment défrichée et mise en culture pendant environ une décennie, mais laissée en régénération depuis 2009.

(2) *Quel est le rôle des termitières dans la conservation et la distribution des populations d'araignées dans l'écosystème miombo ? Quelles sont les espèces d'araignées fréquentant les termitières et la matrice forestière ? Les termitières seraient-elles des sites privilégiés de nidification et/ou de développement des araignées ?*

La présente étude s'inscrivant primordialement dans l'évaluation de la qualité écologique de la forêt miombo au Burundi menacée de disparition pour comprendre son fonctionnement et contribuer à sa préservation, une étude des araignées de cet écosystème se révèle aussi pertinente. En effet, à l'instar des termites (Bandeira & Vasconcellos 2002), les araignées peuvent aussi servir d'outil d'évaluation de la qualité écologique des écosystèmes suite à trois

principales raisons (Jocqué *et al.* 2005): 1°) elles sont toutes des prédatrices généralistes très abondantes au sein des écosystèmes occupant une place importante dans les chaînes trophiques; 2°) elles sont sensibles aux conditions générales prévalant dans un écosystème telles que la structure de la végétation, la perturbation, la composition spécifique de leurs proies potentielles; et 3°) elles disposent d'une variété de stratégies de dispersion, et ayant un cycle de vie court, elles sont sensibles aux changements récents dans un écosystème.

Malgré ce rôle écologique important des araignées dans des écosystèmes, très peu de données sur leur diversité existent, notamment dans le cas des aires protégées (Dippenaar-Schoeman & Leroy 2003). Comme l'un des principaux buts de l'écologie est de comprendre l'abondance et la distribution des espèces d'après la façon dont les organismes interagissent les uns avec les autres et avec leur environnement (Hastings *et al.* 2007), nous allons donc réaliser un inventaire des araignées rencontrées sur les dômes et dans leur milieu environnant pour évaluer la place qu'occupent les termitières dans l'écologie de ces organismes dans le reste du miombo du sud-ouest du Burundi conservé sous forme d'une aire protégée. En effet, des cas de prédation des araignées sur des termites ont déjà été notés, notamment avec les Salticidae, les Gnaphosidae, les Ammoxenidae, etc. (Dean 1988, Costa *et al.* 2009). Par ailleurs, les araignées peuvent jouer le rôle de contrôle et de régulation naturels de certains agents pathogènes, notamment dans des agroécosystèmes et dans des collectivités humaines. En effet, il existe des espèces d'araignées spécialisées dans la prédation sur certains insectes ravageurs du coton, sur des mouches de fruits, etc. (Wise 1993), pendant que d'autres ont un régime fait essentiellement de moustiques (Breen *et al.* 1998). *Evarcha culicivora* et *Paracyrba wanlessi* (Salticidae) sont par exemple spécialisées dans la prédation sur les moustiques *Culex* et *Anopheles* (Culcidae) (Jackson & Cross 2015). Rappelons qu'*Anopheles gambiae* est notamment impliquée dans la propagation du paludisme responsable des 90% des décès enregistrés par an en Afrique subsaharienne (Murray *et al.* 2012). La forêt claire miombo du sud-ouest du Burundi étant localisée dans la plaine de l'Imbo où le paludisme est hautement endémique sur le plan national (MPDRN 2006), nous allons identifier les espèces d'araignées qu'elle abrite afin de contribuer à l'établissement de la base de données sur la faune aranéologique locale, et du miombo en général, au profit de la science et mettre nos résultats à la disposition des chercheurs sur cette maladie dans la région pour l'intérêt de la santé publique des populations locales.

(3) *Quels sont les facteurs à la base de la distribution de *Cubitermes pallidiceps* au sein du miombo ? Quelle est l'influence de la structure de la végétation dans la distribution de *C. pallidiceps* ? Quelles sont les propriétés physico-chimiques du sol prévalant dans les zones occupées par ce termite et quelle est leur part dans sa distribution ?*

Bien que les termitières soient une caractéristique assez courante des écosystèmes tropicaux (Harris 1966), les mécanismes à la base de leur distribution restent souvent non élucidés (Lima *et al.* 2015). Ainsi par exemple, dans la forêt claire à *Brachystegia* de Rumonge, de petits nids (d'environ 30 cm de haut) de *C. pallidiceps* (Cubitermitinae) ne sont observés que dans certains endroits, contrairement aux grands dômes (pouvant atteindre 4 à 5 m de haut) de Macrotermitinae rencontrés sur presque toute l'étendue de cet écosystème.

Donc, dans le but de déterminer les facteurs du milieu à la base de la distribution de *C. pallidiceps*, nous analyserons, notamment, la structure de la végétation dans les zones où cette espèce s'observe et dans celles où elle est absente. Nous allons étendre la même analyse à l'altitude et aux propriétés du sol du miombo selon la présence ou l'absence de ce termite.

(4) *Quelle est l'influence des Macrotermitinae sur les propriétés physico-chimiques du sol dans le miombo ? Quel est la part du substrat local lors de l'édification de leurs nids ? L'âge de ces derniers aurait-il un effet sur leurs propriétés physico-chimiques ?*

Des études sur le rôle écologique des termites dans les écosystèmes ont été essentiellement conduites avec *Macrotermes* (Seymour *et al.* 2014) au détriment d'autres genres de Macrotermitinae. La forêt claire miombo, dans la localité de Rumonge, abrite de nombreuses termitières (Hakizimana 2012) occupées par *Pseudacanthotermes* et *Odontotermes*.

Pour évaluer l'interaction entre le milieu local et les Macrotermitinae, nous allons analyser la relation existant entre les propriétés du sol de leurs termitières et celles de la matrice forestière environnante. Par ailleurs, dans une zone du miombo actuellement en régénération, on observe de petits nids récemment édifiés par ces Macrotermitinae. Nous allons comparer leurs propriétés physico-chimiques à celles des grands dômes. En effet, bien que l'on connaisse l'importance des ingénieurs de l'écosystème, notamment les termites, dans la modification des propriétés du sol, on ignore combien persiste cette action (Donovan *et al.* 2001, Bottinelli *et al.* 2015).

## I.6. Références

- ACKERMAN, I. L., CONSTANTINO, R., GAUCH, H. G. J., 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(2): 226–233.
- AHMED(SHIDAY), B. M., NKUNIKA, P. O. Y., SILESHI, G. W., FRENCH, J. R. J., NYEKO, P. & JAIN, S. 2011: Potential impact of climate change on termite distribution in Africa. *British Journal of Environment and Climate Change* 1(4): 172–189.
- ANDERSEN, A. N. & SPARLING, G. P. 1997: Ants as indicators of restoration success: relationship with soil microbial biomass in the Australian seasonal tropics. *Restoration Ecology* 5(2): 109–114.
- ARAÚJO, M. & GUISAN, A. 2006: Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33: 1677–1688.
- ASHCROFT, M. B., FRENCH, K. O. & CHISHOLM, L. A. 2011: An evaluation of environmental factors affecting species distributions. *Ecological Modelling* 222(3): 524–531.
- BANDEIRA, A. G. & VASCONCELLOS, A. 2002: A quantitative survey of termites in a gradient of disturbed highland forest in northeastern Brazil (Isoptera). *Sociobiology* 39(3): 429–439.
- BARBET-MASSIN, M., JIGUET, F., ALBERT, C. H. & THUILLER, W. 2012: Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many ? *Methods in Ecology and Evolution* 3: 327–338.
- BIDOU, J. E., NDAYIRUKIYE, S., NDAYISHIMIYE, J. P. & SIRVEN, P. 1991: *Géographie du Burundi*. Paris, Hatier.
- BIGNELL, D. E., EGGLETON, P., NUNES, L., & THOMAS, K. L. 1997: Termites as mediators of carbon fluxes in tropical forest: budgets for carbon dioxide and methane emissions. In A. D Watt, N. E. Stork & M. D. Hunter (eds.), *Forests and Insects*. London, Chapman and Hall: 109–134.
- BOTTINELLI, N., JOUQUET, P., CAPOWIEZ, Y., PODWOJEWSKI, P., GRIMALDI, M. & PENG, X. 2015: Why is the influence of soil macrofauna on soil structure only considered by soil ecologists ? *Soil & Tillage Research* 146: 118–124.
- BREEN, R.G., SWEET, M. H. & OLSON, J. K. 1988: Spider predators of mosquito larvae.

- Journal of Arachnology* 16(2): 275–277.
- BYERS, B. 2001: *Conserving the Miombo Ecoregion*. Harare, Final reconnaissance summary report prepared for the WWF Southern Africa Regional Programme Office (SARPO).
- BUYCK, B. & NZIGIDAMERA, B. 1995: Ethnomycological notes from western Burundi. *Belgian Journal of Botany* 128(2): 131–138.
- CAMPBELL, B., FROST, P. & BYRON, N. 1996: Miombo woodlands and their use: overview and key issues. In B. Campbell (eds.), *The Miombo in Transition: Woodlands and Welfare in Africa*. Bogor, Center for International Forestry Research: 1–10.
- CAMPBELL, B. M. 1987: The use of wild fruits in Zimbabwe. *Economic Botany* 41: 375–385.
- CAMPBELL, B. M., ANGELSEN, A., CUNNINGHAM, A., KATERERE, Y., SITO, A. & WUNDER S. 2007. *Miombo woodlands -opportunities and barriers to sustainable forest management*.
- CHIDUMAYO, E. N. & KWIBISA, L. 2003: Effects of deforestation on grass biomass and soil nutrient status in miombo woodland, Zambia. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 96: 97–105.
- CHIRWA, P. W., SYAMPUNGANI, S. & GELDENHUYS, C. J. 2008: The ecology and management of the Miombo woodlands for sustainable livelihoods in southern Africa: the case for non-timber forest products. *Southern Forests* 70(3): 237–245.
- CHITIKI, A. & LULANDALA, L. L. L. 2007: Interaction and communication with local communities, farmers and tree growers and organizations on the management of miombo woodlands: Experiences and suggested applications in MITMIOMBO Project. Working papers of the Finnish Forest Research Institute 50: 97–103.
- CHOOSAI, C., MATHIEU, J., HANBOONSONG, Y. & JOUQUET, P. 2009: Termite mounds and dykes are biodiversity refuges in paddy fields in north-eastern Thailand. *Environmental Conservation* 36(1): 71–79.
- CLARKE, J., CAVENDISH, W. & COOTE, C. 1996: rural households and miombo woodlands: Use, value and management. In B. Campbell (eds.), *The Miombo in Transition: Woodlands and Welfare in Africa*. Bogor, Center for International Forestry Research: 100–136.
- CONSTANTINO, R. 1992: Abundance and diversity of termites (Insecta: Isoptera) in two sites of primary rain forest in Brazilian Amazonia. *Biotropica* 24(3): 420–430.

- COSTA, D. A., de CARVALHO, R. A., FILHO, G. F. L. & BRANDÃO, D. 2009: Inquilines and invertebrate fauna associated with termite nests of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) in the Emas National Park, Mineiros, Goiás, Brazil. *Sociobiology* 53: 443–453.
- DANGERFIELD, J. M., McCARTHY, T. S. & ELLERY, W.N. 1998: The mound-bouilding termite *Macrotermes michaelseni* as an ecosystem engineer. *Journal of Tropical Ecology* 14: 507–520.
- DECAËNS, T., GALVIS, J. H. & AMEZQUITA, E. 2001: Propriétés des structures produites par les ingénieurs écologiques à la surface du sol d'une savane colombienne. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences – Série III – Sciences de la Vie* 324: 465–478.
- DEAN, W. R. J. 1988: Spider predation on termites (Hodotermitidae). *Journal of the Entomological Society of Southern Africa* 51: 147–148
- DEWEES, P. A., CAMPBELL, B. M., KATERERE, Y., SITOE, A., CUNNINGHAM, A. B., ANGELSEN, A. & WUNDER, S. 2011: *Managing miombo woodlands of southern Africa: Policies, incentives, and options for the rural poor*. Washington DC, Program on Forests (PROFOR).
- DIPPENAAR-SCHOEMAN, A. S. & LEROY, A. 2003: A check list of the spiders of the Kruger National Park, South Africa (Arachnida: Araneae). *Koedoe* 46(1): 91–100.
- DONOVAN, S. E., EGGLETON, P., DUBBIN, W. E., BATCHELDER, M. & DIBOG, L. 2001: The effect of a soil-feeding termite, *Cubitermes fungifaber* (Isoptera: Termitidae) on soil properties: termites may be an important source of soil microhabitat heterogeneity in tropical forests. *Pedobiologia* 45: 1–11.
- DOSSOU-YOVO, H. O., VODOUHE, F. G. & SINSIN, B. 2014: Assessment of the medicinal uses of plant species found on termitaria in the Pendjari biosphere reserve in Benin. *Journal of Medicinal Plant Research* 8(8): 368–377.
- EGGLETON, P., WILLIAMS, P. H. & GASTON, K. J. 1994: Explaining global termite diversity: productivity or history ? *Biodiversity and Conservation* 3: 318–330.
- 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* 351: 51–68.

- EGGLETON, P., HOMATHEVI, R., JEEVA, D., JONES, D. T., DAVIES, R. G. & MARYATI, M. 1997: The species richness and composition of termites (Isoptera) in primary and regenerating lowland dipterocarp forest in Sabah, east Malaysia. *Ecotropica* 3: 119–128.
- EGGLETON, P., BIGNELL, D. E., HAUSER, S., DIBOG, L., NORRGROVE, L. & MADONG, B. 2002: Termite diversity across an anthropogenic disturbance gradient in the humid forest zone of West Africa. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 90: 189–202.
- ELITH, J. & LEATHWICK, J. R. 2009: Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time: *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 677–97.
- FROST, P. 1996: The ecology of miombo woodlands. In Campbell (eds.), *The Miombo in Transition: Woodlands and Welfare in Africa*. Bogor, Center for International Forestry Research: 11–56.
- GATHORNE-HARDY, F., SYAUKANI & EGGLETON, P. 2001: The effects of altitude and rainfall on the composition of the termites (Isoptera) of the Leuser Ecosystem (Sumatra, Indonesia). *Journal of Tropical Ecology* 17: 379–393.
- GEIST, H. J. & LAMBIN, E. F. 2001: What drives tropical deforestation ? *LUCC Report Series 4*, Land Use and Land Cover International Project, University of Louvain. Louvain La Neuve. Online at <http://www.pik-potsdam.de/~luedeke/lucc4.pdf>.
- GUISAN, A. & THUILLER, W. 2005: Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993–1009.
- GUISAN, A., GRAHAM, C. H., ELITH, J. & HUETTMANN, F. 2007: Sensitivity of predictive species distribution models to change in grain size. *Diversity and Distributions* 13: 332–340.
- GUISAN, A. & ZIMMERMANN N. E. 2009: Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147–186.
- HAKIZIMANA, P. 2012: Analyse de la composition, de la structure spatiale et des ressources végétales naturelles prélevées dans la forêt dense de Kigwena et dans la forêt claire de Rumonge au Burundi. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles.
- HARRIS, W. V. 1966: The role of termites in tropical forestry. *Insectes Sociaux* 4: 255–266.
- HASTINGS, A., BYERS, J. E., CROOKS, J. A., CUDDINGTON, K., JONES, C. G.,

- LAMBRINOS, J. G., TALLEY, T. S. & WILSON, W. G. 2007: Ecosystem engineering in space and time. *Ecology Letters* 10: 153–164.
- HERVEY, A. F. 2012: Why governance matters: A comparative study of the causes of deforestation in the miombo woodlands of Zambia and Mozambique, 1990-2010. PhD. thesis, London School of Economics and Political Science.
- HÖGBERG, P. 1982: Mycorrhizal associations in some woodland and forest trees and shrubs in Tanzania. *New Phytologist* 92: 407–415.
- HÖGBERG, P. & NYLUND, J. E. 1981: Ectomychorrhizae in costal miombo woodland of Tanzania. *Plant and Soil* 63: 283–289.
- JACKSON, R. R. & CROSS, F. R. 2015: Mosquito-terminator spiders and the meaning of predatory specialization. *Journal of Arachnology* 43:123–142.
- JOCQUÉ, R., SAMU, F. & BIRD, T. 2005: Density of spiders (Araneae: Ctenidae) in Ivory Coast rainforests. *Journal of Zoology, London* 266: 105–110.
- JONES, C. G., LAWTON, J. H & SHACHAK, M. 1994: Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373–386.
- JONES, C. G., LAWTON, J. H. & SHACHAK, M. 1997: Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78: 1946–1957.
- JONES, D. T. 2000: Termite assemblages in two distinct montane forest types at 1000 m elevation in the Maliau Basin, Sabah. *Journal of Tropical Ecology* 16(2): 271–286.
- JONES, J. A. 1990: Termites, soil fertility and carbon cycling in dry tropical Africa: A hypothesis. *Journal of Tropical Ecology* 6(3): 291–305.
- JOUQUET, P., DAUBER, J., LAGERLO, J., LAVELLE, P. & LEPAGE, M. 2006: Soil invertebrates as ecosystem engineers: Intended and accidental effects on soil and feedback loops. *Applied Soil Ecology* 32: 153–164.
- JOUQUET, P., TRAORÉ, S., CHOOSAI, C., HARTMANN, C. & BIGNELL, D. 2011: Influence of termites on ecosystem functioning. Ecosystem services provided by termites. *European Journal of Soil Biology* 47: 215–22.
- KIRCHMAIR, I., SCHMIDT, M., ZIZKA, G., ERPENBACH, A. & HAHN, K. 2012: Biodiversity islands in the savannah – Analysis of the phytodiversity on termite mounds in northern Benin. *Flora et Vegetatio Sudano-Sambesica* 15: 3–14.
- KONATÉ, S., Le ROUX, X., TESSIER, D. & LEPAGE, M. 1999: Influence of large termitaria on soil characteristics, soil water regime, and tree leaf shedding pattern in a West African savanna. *Plant and Soil* 206: 47–60.

- KREMEN, C., COLWELL, R. K., ERWIN, T. L., MURPHY, D. D., NOSS, R. F. & SANJAYAN M. A. 1993: Terrestrial arthropod assemblages: Their use in conservation planning. *Conservation Biology* 7(4): 796–808.
- LAL, R. 1988: Effects of macrofauna on soil properties in tropical ecosystems. *Agriculture, Ecosystems, Environment* 24: 101–116.
- LAURANCE, W. F. 2006: Have we overstated the tropical biodiversity crisis ? *Ecology and Evolution* 22(2): 65–70.
- LAVELLE, P., DECAËNS, T., AUBERT, M., BAROT, S., BLOUIN, M., BUREAU, F., MARGERIE, P., MORA, P. & ROSSI, J. P. 2006: Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology* 42: S3–S15.
- LAWTON, J. H. 1994: What do species do in ecosystems ? *Oikos* 71(3): 367–374.
- LAWTON, R. M. 1978: A study of the dynamic ecology of Zambian vegetation. *Journal of Ecology* 6: 175–198.
- LEATHER, S. R. 2005: *Insect Sampling in Forest Ecosystems*. Oxford, Blackwell Publishing.
- LEWALLE, J. 1972: Etage de végétation du Burundi occidental. *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique* 42(1/2): 1–247.
- LIMA, S. S., CEDDIA, M. B., ZUCHELLO, F., de AQUINO A. M., MERCANTE, F. M., ALVES, B. J. R., URQUIAGA, S., MARTIUS, C. & BODDEY, R.M. 2015: Spatial variability and vitality of epigeous termite mounds in pastures of Mato Grosso Do Sul, Brazil. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 39: 49–58.
- LONGCORE, T. 2003: Terrestrial arthropods as indicators of ecological restoration success in coastal sage scrub (California, U.S.A.). *Restoration Ecology* 11(4): 397–409.
- MALAISSÉ, F. 1979: L'homme dans la forêt claire zambézienne. Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (Miombo). *African Economic History* 7: 38–64.
- MALAISSÉ, F. 1997: *Se nourrir en forêt claire africaine; Approche écologique et nutritionnelle*. Les Presses Agronomiques de Gembloux.
- MALMER, A. 2007: General ecological features of miombo woodlands and considerations for utilization and management. MITMIOMBO – Management of indigenous tree species for ecosystem restoration and wood production in semi-arid miombo woodlands in eastern africa. Proceedings of the First MITMIOMBO Project Workshop held in Morogoro, Tanzania. Working Papers of the Finnish Forest Research Institute 50: 34–42.
- MASHARABU, T. 2011: *Flore et végétation du Parc National de la Ruvubu au Burundi*:

- diversité, structure et implications pour la conservation*. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles.
- MINATTE 2005: *Programme d'Action Nationale de Lutte contre la Dégradation des Terres*. Bujumbura, INECN.
- MINATTE 2009: *Quatrième rapport du Burundi à la Convention sur la Diversité Biologique. Mise en œuvre de l'objectif 2010 de la CDB*. Bujumbura, INECN.
- MITTERMEIER, R. A., MITTERMEIER, C. G., BROOKS, T. M., PILGRIM, J. D., KONSTANT, W. R., da FONSECA G. A. B. & KORMOS, C. 2003: Wilderness and biodiversity conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 100(18): 10309–10313.
- MIYAGAWA, S., KOYAMA, Y., KOKUBO, M., MATSUSHITA, Y., ADACHI, Y., SIVILAY, S., KAWAKUBO, N. & OBA, S. 2011: Indigenous utilization of termite mounds and their sustainability in a rice growing village of the central plain of Laos. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*: 7–24.
- MOBÆK, R., NARMO, A. K. & MOE, S. R. 2005: Termitaria are focal feeding sites for large ungulates in Lake Mburo National Park, Uganda. *Journal of Zoology* 267: 97–102.
- MOKOSSESSE, J. A. 2010: Effet de l'application en champ de la terre des termitières de *Cubitermes spp.* Wasmann (1906) (Isoptera: Termitidae) sur la croissance et la production du maïs en Centrafrique. Thèse de doctorat, Université de Bangui.
- MORRIS, R. J. 2010: Anthropogenic impacts on tropical forest biodiversity: a network structure and ecosystem functioning perspective. *Philosophical Transactions of The Royal Society of London, Series B* 365: 3709–3718.
- MPDRN 2006: *Monographie de la commune Rumonge*. Bururi, Programme d'Appui à la Bonne Gouvernance.
- MUJINYA, B. B., MEES, F., ERENS, H., DUMON, M., BAERT, G., BOECKX, P., NGONGO, M. & Van RANST, E. 2013: Clay composition and properties in termite mounds of the Lubumbashi area, D.R. Congo. *Geoderma* 192: 304–315.
- MUNTALI, S. M. & MUGHOGHO, D. E. C. 1992: Economic incentives for conservation: Bee-keeping and saturniid caterpillar utilization by rural communities. *Biodiversity Conservation* 1: 143–54.
- MURRAY, C. J., ROSENFELD, L. C., LIM, S. S., ANDREWS, K. G., FOREMAN, K. J. &

- HARING, D. 2012: Global malaria mortality between 1980 and 2010: a systematic analysis. *Lancet* 379: 413–431.
- OKWAKOL M. J. N. 2000: Changes in termite (Isoptera) communities due to the clearance and cultivation of tropical forest in Uganda. *African Journal of Ecology* 38: 1–7
- PIEARCE, G. D. 1987: The genus *Termitomyces* in Zambia. *The Mycologist* 1: 111–116.
- UN 2013: World population prospects: the 2012 revision. Department of Economic and Social Affairs. Online at <http://esa.un.org/wpp/Excel-Data/population.htm>
- NDABIRORE, S. 1999: La revue et l'amélioration des données relatives aux produits forestiers au Burundi. Programme de partenariat CE-FAO (1998-2001).
- NDIAYE, D., LENSI, R., LEPAGE, M. & BRAUMAN, A. 2004: The effect of the soil-feeding termite *Cubitermes niokoloensis* on soil microbial activity in a semi-arid savanna in West Africa. *Plant and Soil* 259: 277–286.
- NIEMELÄ, J., KOTZE, J., ASHWORTH, A., BRANDMAYR, P., DESENDER, K., NEW, T., PENEV, L., SAMWAYS, M. & SPENCE, J. 2000: The search for common anthropogenic impacts on biodiversity: a global network. *Journal of Insect Conservation* 4: 3–9.
- NZIGIDAHERA, B. 2000: *Analyse de la diversité biologique végétale nationale et identification des priorités pour sa conservation*. Bujumbura, INECN.
- NZIGIDAHERA, B. 2006: *Etudes de vulnérabilité et d'adaptation aux changements climatiques au burundi. Ecosystèmes terrestres*. Projet PANA, INECN.
- NZIGIDAHERA, B. 2007: Conditions écologiques des forêts claires du Paysage Protégé de Gisagara, Cankuzo. *Bulletin Scientifique de l'INECN* 2: 17–25.
- OKWAKOL, M. J. N. 2000: Changes in termite (Isoptera) communities due to the clearance and cultivation of tropical forest in Uganda. *African Journal of Ecology* 38: 1–7.
- PAIS, M. P. & VARANDA, E. M. 2010: Arthropod recolonization in the restoration of a semideciduous forest in southeastern Brazil. *Neotropical Entomology* 39(2):198–206.
- PULLIAM, H. R. 2000: On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3: 349–361.
- PYLE, R., BENTZIEN, M. & OPLER, P. 1981: Insect conservation. *Annual Review of Entomology* 26: 233–258.
- REEKMANS, M. 1981: Les forêts à *Julbernardia globiflora* de l'est du Burundi. *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique* 114(1): 49–60.
- ROOSE-AMSALEG, C., MORA, P. & HARRY, M. 2005: Physical, chemical and

- phosphatase activities characteristics in soil-feeding termite nests and tropical rainforest soils. *Soil Biology & Biochemistry* 37: 1910–1917.
- ROSENBERG, D. M., DANKS, H. V. & LEHMKUHL, D. M. 1986: Importance of insects in environmental impact assessment. *Environmental Management* 10(6): 773–783.
- RYAN, C. M., WILLIAMS, M. & GRACE, J. 2010: Above- and belowground carbon stocks in a miombo woodland landscape of Mozambique. *Biotropica* 43: 423–432.
- SEYMOUR, C. L., MILEWSKI, A. V., MILLS, A. J., JOSEPH, G. S., CUMMING, G. S., CUMMING, D. H. M. & MAHLANGU, Z. 2014: Do the large termite mounds of *Macrotermes* concentrate micronutrients in addition to macronutrients in nutrient-poor African savannas ? *Soil Biology & Biochemistry* 68: 95–105.
- SILESHI, G., AKINNIFESI, F. K., AJAYI, O. C., CHAKEREDZA, S., KAONGA, M. & MATAKALA, P. W. 2007: Contributions of agroforestry to ecosystem services in the miombo eco-region of eastern and southern Africa. *African Journal of Environmental Science and Technology* 1(4): 68–80.
- SOBERÓN, J. & PETERSON, A. T. 2005: Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1–10.
- SYAMPUNGANI, S., CHIRWA, P. W., AKINNIFESI, F. K., SILESHI, G. & AJAYI, O. C. 2009: The miombo woodlands at the cross roads: Potential threats, sustainable livelihoods, policy gaps and challenges. *Natural Resources Forum* 33: 150–159.
- TIMBERLAKE, J. & CHIDUMAYO, E. 2011: Miombo ecoregion. Vision report. WWF – SARPO. Occasional Publications in Biodiversity n° 20.
- TRAORÉ, S., NYGARD, R., GUINKO, S. & LEPAGE, M. 2008: Impact of *Macrotermes* termitaria as a source of heterogeneity on tree diversity and structure in a Sudanian savannah under controlled grazing and annual prescribed fire (Burkina Faso). *Forest Ecology and Management* 255: 2337–2346.
- VINCENS, A. 1993: Nouvelle séquence pollinique du Lac Tanganyika: 30.000 ans d'histoire botanique et climatique du Bassin Nord. *Review of Palaeobotany and Palynology* 78: 381–394.
- WATSON, J. P. 1977: The use of mounds of the termite *Macrotermes falciger* as a soil amendment. *Journal of Soil Science* 28: 664–672.
- WALKER, S. M. & DESANKER, P. V. 2004: The impact of land use on soil carbon in miombo woodlands of Malawi. *Forest Ecology and Management* 203: 345–360.
- WHITE, F. 1983: The vegetation map of Africa. A descriptive memoir. UNESCO. *Natural*

- Resources Research* 20: 1–356.
- WISE, D. H. 1993: *Spiders in Ecological Webs*. Cambridge, Cambridge University Press.
- WISZ, M. S., HIJMANS, R. J., LI, J., PETERSON, A. T., GRAHAM, C. H. & GUISAN, A. 2008: Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions* 14: 763–773.
- WRIGHT, S. J. 2005: Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution* 20(10): 553–570.
- ZILIHONA, I. J. E. 2003: *Responses of invertebrates to human-caused disturbances in east African tropical rainforests: Conservation implications*. PhD thesis, University of Helsinki.

## CHAPITRE II

### MATÉRIELS ET MÉTHODES

#### II.1. Situation géographique du Burundi et de la zone d'étude

Situé au cœur et vers l'est de l'Afrique, entre 2°20' et 4°27' de latitude sud et 28°50' et 30°57' de longitude est, le Burundi est un petit pays enclavé d'une superficie de 27834 km<sup>2</sup>, entouré par la RDC à l'ouest, le Rwanda au nord et la Tanzanie à l'est (Lewalle 1972, Reekmans 1981, Bidou *et al.* 1991).

Le pays a un relief caractéristique de la région du grand rift de l'Afrique orientale, à la base de la formation du lac Tanganyika dans un fossé d'effondrement à l'ouest, et comprenant un ensemble de plateaux au relief fortement découpé à l'est (MINATTE 2007). L'ensemble de ce relief forme ainsi un complexe de cinq zones géomorphologiques assez diversifiées (Bidou *et al.* 1991, MINATTE 2007, MEEATU 2010) (Fig. 2.1):

- 1°) la plaine de la Rusizi et les plaines côtières au lac Tanganyika formant la région de l'Imbo à l'ouest, avec 775 à 1000 m d'altitude;
- 2°) la crête de partage des eaux des bassins du Congo et du Nil, de 1000 à plus de 2600 m d'altitude;
- 3°) les plateaux centraux couvrant la majeure partie du pays, de 1500 à 2000 m d'altitude;
- 4°) les dépressions de l'est de Kumosó, de 1200 à 1400 m d'altitude et;
- 5°) les dépressions de Bugesera au nord, entre 1200 et 1500 m d'altitude.

La localité de Rumonge où se situe notre zone d'étude appartient donc à la région de l'Imbo, dans la partie sud-ouest du pays, au bord du lac Tanganyika (Fig. 2.3). Elle est caractérisée par une plaine, une mosaïque de collines arrondies au pied des contreforts des Mirwa, et elle est traversée par les rivières Murembwe, Dama, Buhinda, Buzimba, Cugaro (MPDRN 2006).

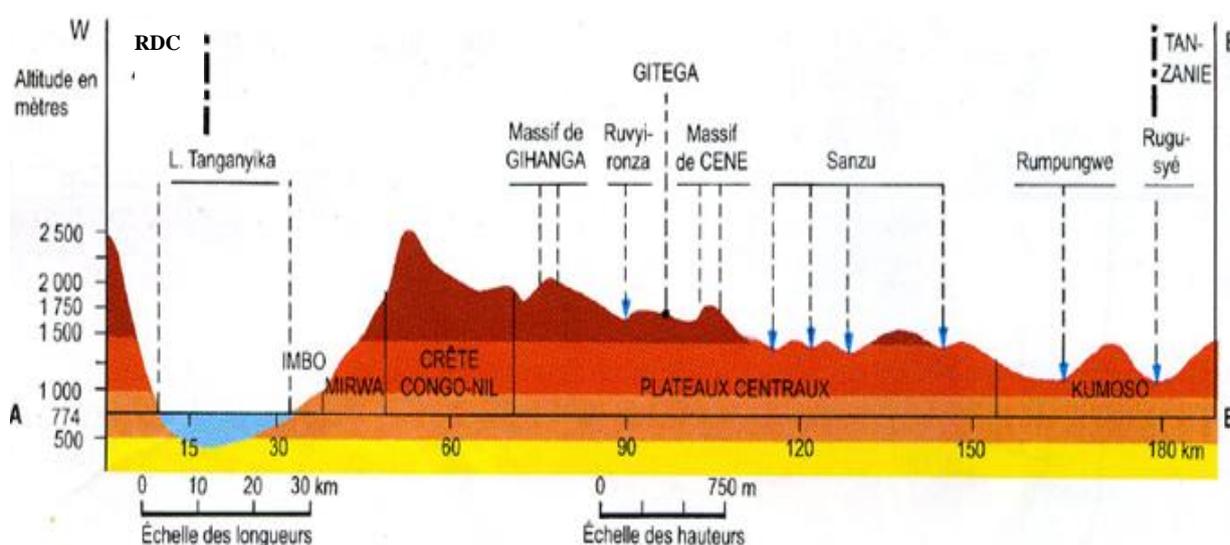
#### II.1.1. Climat

Ce dessin topographique du Burundi s'accompagne d'une variation climatique (Lewalle 1972). En effet, les régions à plus de 2000 m d'altitude, situées principalement sur la crête Congo-Nil, reçoivent une précipitation moyenne annuelle de 1400 à 1600 mm, avec une température moyenne annuelle autour de 15°C. Les plateaux centraux dont l'altitude oscille entre 1500 et 2000 m se caractérisent par une pluviométrie moyenne annuelle d'environ

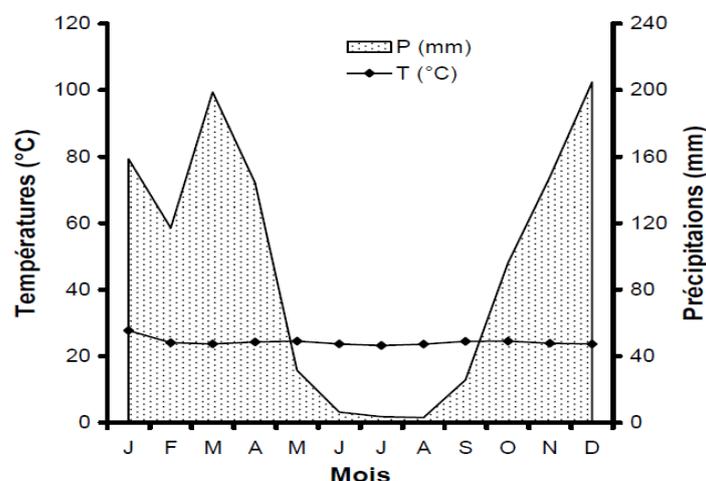
1200 mm et une température moyenne annuelle comprise entre 18 et 20°C. Dans les régions d'altitude en deçà de 1400 m comme la plaine de l'Imbo, les dépressions de Kumoso et celles de Bugesera, les précipitations moyennes annuelles sont inférieures à 1200 mm, voire même à 1000 mm, avec une température moyenne annuelle supérieure à 20°C (MINATTE 2007).

De façon générale, le pays connaît un climat tropical humide influencé par l'altitude et caractérisé par une alternance d'une saison pluvieuse et d'une saison sèche (MEEATU 2010) (Fig. 2.2).

Les détails sur le climat dans notre zone d'étude ont été régulièrement repris dans les chapitres 3, 4, 5 et 6 de ce travail.



**Fig. 2.1.** Schéma du profil topographique de l'ouest à l'est du Burundi (Bidou *et al.* 1991)



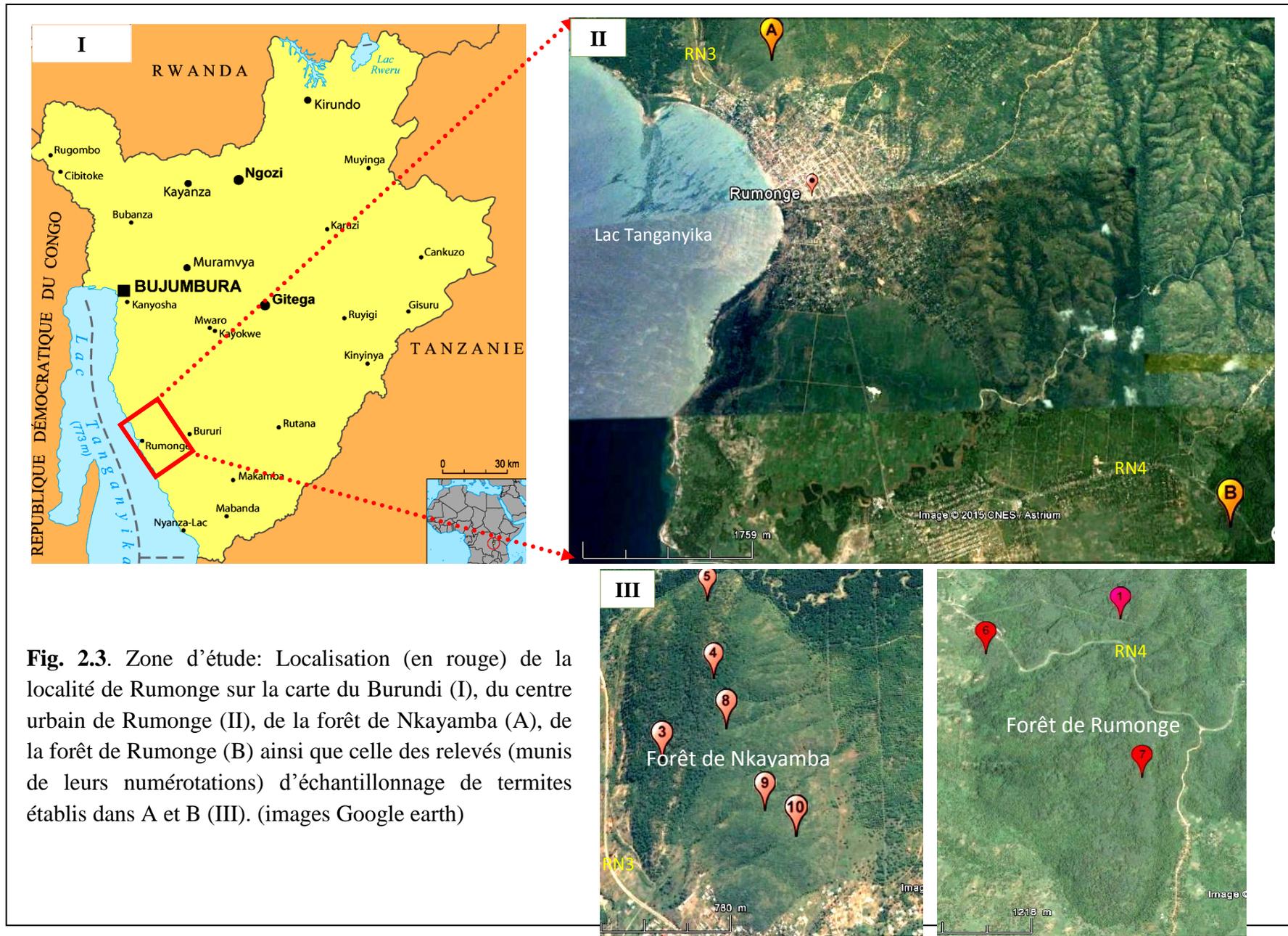
**Fig. 2.2.** Moyennes mensuelles des précipitations et des températures dans la localité de Rumonge pour la période 2000–2013. Source: IGEBU

### II.1.2. Flore et faune dans la localité de Rumonge

Les principaux travaux scientifiques existant sur la biodiversité de la localité de Rumonge sont ceux de Lewalle (1972) et Hakizimana (2012) et ils concernent la flore de la forêt claire à *Brachystegia* de Rumonge et celle de la forêt de Kigwena. Des recherches sur la faune, notamment sur des arthropodes, y sont très rudimentaires, voire inexistantes (MPDRN 2006). La forêt de Kigwena se trouve à une quinzaine de kilomètres au sud du centre urbain de Rumonge, sur un terrain plat et marécageux en bordure du lac Tanganyika, entre 773 et 820 m d'altitude. Elle constitue un lambeau de la forêt mésophile péri-guinéenne à *Newtonia bucharranii* et à *Albizia zygia* (Lewalle 1972). Protégée depuis 1952, elle occupait au départ 2000 ha mais en l'an 2000 elle n'avait que 500 ha (Hakizimana 2012). Cet écosystème possède des caractéristiques qui le rattachent aux formations de la cuvette congolaise et elle est la seule formation forestière de ce type sur tout le territoire du Burundi (Lewalle 1972).

La présente étude s'est focalisée sur la forêt claire à *Brachystegia* de Rumonge qui occupe actuellement deux sites protégés séparés par environ une dizaine de kilomètres (Figs 2.3, 2.4): (1) *La forêt de Rumonge* (4°00' S; 29°29' E): Connue aussi localement sous le nom de forêt de Nyamirambo, cet écosystème est frontalier aux villages de Buzimba, Muhanda, Mutambara, Mwagu et Nyabiraba (Hakizimana 2012). Il s'agit d'une formation miombo constituée presque en totalité d'arbres *Brachystegia*. L'espèce dominante *B. microphylla* se rencontre souvent même au sommet des collines, sur les sols rocaillieux. Elle est parfois mélangée à *B. bussei* sur des sols pauvres et superficiels en pentes raides et à *B. spiciformis* qui semble présente partout sans dominance manifeste, notamment sur des sols profonds des bas-fonds. Des espèces comme *B. manga*, *B. wangermeeana* n'affichent pas de préférence édaphique particulière. Le *Brachystegia* est parfois mélangé à des espèces d'*Uapaca*. L'altitude y varie de 780 à 1000 m (Lewalle 1972).

(2) *La forêt de Nkayamba* (3°57' S; 29°26' E): C'est aussi une formation miombo, de dégradation. Elle s'étend sur la colline Nkayamba surplombant le lac Tanganyika, à l'entrée nord du centre urbain de Rumonge, avec une altitude variant entre 800 à 900 m. Floristiquement, la strate arborescente y est dominée par le seul genre *Brachystegia* et la strate arbustive est formée par des essences se répartissant dans toute la forêt comme *Combretum molle*, *Pavetta crassipes*, etc. La strate herbacée est variable avec surtout des mousses, des fougères et des lichens. Cet écosystème a longtemps été délaissé et intensivement exploité par la population locale. Depuis 2009, cette forêt est protégée.





**Fig. 2.4.** A) Vue partielle de la zone de Nkayamba en régénération, à l'entrée nord du centre urbain de Rumonge, et B) celle de la forêt de Rumonge à environ 10 km au sud. (Photos D. Nduwarugira).

### II.1.3. Démographie et principales activités dans la localité de Rumonge

Comme déjà mentionné précédemment, le Burundi est l'un des pays d'Afrique ayant une forte densité de population avec un taux d'accroissement élevé. Ce grand rehaussement de la population découle du taux de fécondité (c.à.d. nombre d'enfants que peut avoir une femme dans sa vie reproductive) particulièrement élevé, évalué à 5,9 en 1971; à 6,2 en 1979; et à 6,8 en 1991 (Bidou *et al.* 1991). En effet, dans la culture burundaise, il faut avoir beaucoup d'enfants pour qu'il y ait des survivants en cas d'épidémies ou d'autres événements occasionnant des pertes en vies humaines. Toujours selon cette mentalité, la charge que représente l'enfant dans ses premières années sera largement compensée par l'aide qu'il apportera plus tard aux parents dès son jeune âge dans des travaux agropastoraux ou ménagers (Bidou *et al.* 1991).

En 2005, la localité de Rumonge avait une densité moyenne de population de 338 hab/km<sup>2</sup>, et donc supérieure à la moyenne nationale (273 hab/km<sup>2</sup>) (MPDRN 2006). La population est constituée à plus de 66,5% par des jeunes de moins de 25 ans.

Les plus importantes activités y sont l'agriculture et la pêche (MPDRN 2006). Le palmier à huile (*Elaeis guineensis*) est la principale culture pratiquée dans la région sous l'encadrement de l'OHP. L'huile est produite artisanalement par les agriculteurs mais le gros de la production provient industriellement de l'Huilerie de Rumonge. On y pratique aussi diverses autres cultures vivrières (manioc, riz, haricot, etc.) et fruitières (oranger, mandarinier, etc.). C'est grâce aux conditions climatiques favorables que l'agriculture s'y est depuis longtemps développée et elle s'est accompagnée par la conversion en zones de cultures d'une bonne partie de la couverture végétale naturelle qui s'étendait sur quelques milliers d'hectares, notamment le reste du miombo (Nzigidahera 2000).

Quant à la pêche, elle y remonte au XVIII<sup>ème</sup> siècle. Actuellement 45% de la population exerce des activités en relation avec la pêche qui constitue leur principale source de revenus. On observe une pêche coutumière de subsistance utilisant des moyens de pêche rudimentaires et une pêche plus artisanale faisant recours aux bateaux motorisés. Signalons qu'une pêche à la ligne se rencontre aussi dans les rivières de cette localité (MPDRN 2006) (Fig. 2.5).



**Fig. 2.5.** Principales activités dans la zone d'étude: A) Culture du palmier à huile et autres plantes vivrières pratiquées par des ménages installés dans une zone récemment occupée par le miombo, B) Pêche sur le lac Tanganyika situé en aval de la forêt claire à *Brachystegia* (miombo) et du centre urbain de Rumonge. (A. Photo D. Nduwarugira, B. Photo Google images).

## II.2. Matériel utilisé

Les termites et les araignées ont été récoltés à l'aide de pinces et les spécimens ont été conservés dans l'alcool (80%) pour identification ultérieure au laboratoire. Le kit de terrain comprenait: un décimètre, une boussole et des piquets pour établir des relevés d'échantillonnage des termites; une houe, une hache et une machette pour fouiller dans le sol, dans le bois et sous les pierres à la recherche des termites; des pitfalls en bouteilles plastiques (de 8 cm de diamètre et 15 cm de haut) pour le piégeage des araignées; un GPS Garmin etrex10 pour la prise des coordonnées géographiques.

## II.3. Echantillonnage et identification des termites

Les termites colonisant la forêt claire à *Brachystegia* de Rumonge ont été récoltés dans des relevés de 60 m x 60 m établis dans les endroits ci-dessous:

Relevé 1 (4°0,226' S; 29°29,270' E): c'est un relevé établi dans la forêt de Rumonge, dans le secteur localement connu sous le nom de Kilimandjaro par le fait qu'il porte le sommet le plus élevé (environ 1000 m d'altitude) de cet écosystème. Il est presque exclusivement marqué par une strate arborée, le sous-bois et la strate herbacée sont presque inexistantes. Il abrite six grandes termitières.

Relevé 3 (3°57,362' S; 29°25,651' E): il est implanté dans la forêt de Nkayamba dans le secteur portant le même nom. On y observe peu d'arbres, la strate herbacée est plus ou moins développée sur une bonne partie de ce milieu. Dix grandes termitières y sont recensées.

Relevé 4 (3°57,145' S; 29°25,759' E): il est localisé dans le secteur Kabumba dans la forêt de Nkayamba, non loin de la partie en régénération. Les arbres y sont rares, la strate herbacée est presque inexistante et surtout marquée par des mousses vers son sommet. On y observe huit grandes termitières.

Relevé 5 (3°56,891' S; 29°25,699' E): il a aussi été implanté dans la forêt de Nkayamba dans le secteur de Dama. Ce dernier est en amont de la rivière qui porte le même nom, non loin de la limite nord de la forêt. La strate arborée et les arbustes y sont rares mais la strate herbacée est très présente. Un total de 5 grandes termitières y sont recensées.

Relevé 6 (4°0,384' S; 29°28,739' E): il se localise dans le secteur Kivemarungu, à l'entrée nord de la forêt de Rumonge, du côté droit de l'axe Mutambara – Bururi (RN4). Le site

montre des coupes fréquentes d'arbres. La strate herbacée y est très pauvre. Sept grandes termitières y sont notées.

Relevé 7 (4°0,962' S; 29°29,389' E): il est aussi implanté dans la forêt de Rumonge dans le secteur Mwagu, proche du village qui porte le même nom. Le terrain est en pente, la végétation est marquée par quelques arbres, avec moins d'arbustes et d'herbes. Quatre grandes termitières y sont observées.

Les relevés 8, 9 et 10 dont les coordonnées respectives sont (3°57,278' S; 29°25,804' E), (3°57,492' S; 29°25,924' E) et (3°57,557' S; 29°26,006' E) ont été établis dans la zone de la forêt de Nkayamba en régénération. A côté de nombreux jeunes arbres en croissance, on y observe une importante strate herbacée. En outre, on y remarque plusieurs petites termitières récemment édifiées dont le nombre est respectivement de 2, 6 et 8.

Nous signalons que l'implantation et la numérotation des relevés ont été faites au hasard et qu'on s'est rendu compte plus tard que le chiffre 2 n'a pas été utilisé durant ce processus.

Chacun des relevés a été subdivisé en 49 quadrats standardisés distants de 10 m. Puis, au sein de chaque quadrat, une zone de 5 m<sup>2</sup> a été délimitée où une fouille systématique de tous les termites présents a été opérée pendant 30 min dans la litière, dans le sol, sous les pierres, sous les troncs d'arbre secs, humides ou en décomposition, dans les galeries sur du bois mort ou vivant jusqu'à 2 m de hauteur. Les termitières et les quadrats ont été échantillonnés séparément pour avoir une idée sur les espèces de termites les fréquentant (Fig. 2.S1). Précisons aussi que les quadrats adjacents aux termitières ont été exclus de l'échantillonnage afin de minimiser l'influence de ces dernières sur les espèces de termites présentes. Ainsi, contrairement à la méthode de transect (100 m x 2 m) de Jones & Eggeton (2000), la modification lui apporté par Roisin & Leponce (2004) et utilisée dans notre étude permet d'échantillonner des quadrats non contigus afin d'obtenir des données plus indépendantes et pouvoir réaliser par après des analyses statistiques fiables.

Les résultats présentés dans le présent travail sur les termites sont donc issus de 396 quadrats et 56 termitières fouillés systématiquement.

D'autres détails sur la collecte et l'identification des termites se trouvent au chapitre 3 et en Fig. 2.S1.

#### II.4. Echantillonnage et identification des araignées

L'échantillonnage des araignées fréquentant les termitières et la matrice forestière a été fait au moyen des pitfalls dans la forêt de Rumonge, la moins perturbée dans la région.

Quatorze grandes termitières (d'environ 3–4 m de haut et 6 m de diamètre) ont été sélectionnées dans une zone de la forêt de Rumonge présentant une végétation et une topographie plus homogènes et moyennement peu perturbée par l'homme. Vingt-quatre pièges de Barber (pitfalls) ont été installés sur chaque termitière et dans son milieu environnant tels que: 6 pièges sont respectivement placés sur les francs d'une termitière elle-même et dans son entourage situé à 5 m, 10 m et 20 m à partir de la base du nid. Bien que les pitfalls soient souvent jugés peu indicateurs d'abondance, cette méthode de piégeage reste la plus utilisée (Uetz & Unzicker 1976, Mineo *et al.* 2010), notamment pour échantillonner des groupes d'arthropodes actifs sur le sol à l'instar des araignées errantes (Leather 2005), un des objets d'étude de notre travail. Par ailleurs, les pitfalls sont faciles à installer (Holland & Smith 1999) et permettent également une prise continue (jour et nuit) des espèces présentes dans un milieu (Uetz & Unzicker 1976). Les pitfalls utilisés durant cette étude sont des bouteilles en plastique de 15 cm de haut et 8 cm de diamètre. Ils ont été remplis d'eau aux 2/3 mélangée à un détergent, installés le matin avant 10 h et vidés le lendemain après 24h.

Les résultats présentés dans la présente étude sur les araignées sont issus de 15 semaines d'échantillonnage à raison de trois jours de piégeage par semaine et 336 pitfalls par piégeage.

D'autres informations complémentaires sur la récolte et l'identification des araignées sont fournies au chapitre 6 et en Fig. 2.S1.

#### II.5. Sol

Ayant remarqué que les nids de *Cubitermes pallidiceps* ne sont présents que dans certaines zones de la forêt de Rumonge, nous avons cherché à évaluer les facteurs à la base de cette observation (chapitre 5). Des échantillons de sol ont donc été pris dans les endroits où cette espèce est présente et dans ceux où elle est totalement absente, pour une analyse de leurs propriétés physico-chimiques. Nous avons également mesuré le DBH (diamètre de l'arbre prise à hauteur de poitrine, soit à ~ 1,30 m du sol) de tous les arbres présents dans ces sites d'échantillonnage du sol ainsi que les coordonnées géographiques associées à chaque point de collecte d'un spécimen de sol.

Signalons qu'il n'existe pas une valeur du DBH standard à considérer et applicable à tous les types de forêts tropicales en cas d'une analyse de la structure d'une végétation, tout dépend des objectifs poursuivis par un auteur (Senterre 2005). L'avantage de la méthode du DBH est qu'elle permet en outre de recueillir des données quantitatives sur les arbres présents (Lejoly 1993).

Enfin, nous avons cherché à évaluer la place des substrats du sol local dans l'édification des termitières des Macrotermitinae, l'influence de ces termites sur les propriétés du sol de leur milieu et l'effet de l'âge du nid sur les propriétés du sol pour comprendre l'importance de cette interaction écologique dans le miombo (chapitre 4). Des échantillons de sol ont alors été récoltés sur les termitières et dans leur entourage (à 20 m à partir du nid) dans les deux sites du miombo préservés, à savoir la forêt de Rumonge et la forêt de Nkayamba, et dans la zone de cette dernière actuellement en régénération après avoir été défrichée et mise en cultures pendant environ une décennie. Dans cette zone en régénération s'observent de jeunes nids en évolution (d'environ 50-60 cm de haut et 60-80 cm de diamètre) contrairement aux grands dômes rencontrés dans la zone du miombo préservé pouvant atteindre environ 4 m voire même 5 m.

Les échantillons de sol ont été placés dans des sacs en plastique pour identification ultérieure au labo de leurs propriétés physico-chimiques, notamment le pH, la conductivité électrique, leurs teneurs en matière organique, en sable, en limon et en argile.

Le protocole d'analyse de tous les échantillons de sol récoltés durant le présent travail est donné en Annexe 2.1.

## **II.6. Analyse des données**

### **II.6.1. Indices de diversité**

La richesse spécifique et la diversité spécifique des populations de termites (chapitre 3) et d'araignées (chapitre 6) recensées durant cette étude ont été décrites à l'aide de différents paramètres de mesure de la diversité (Magurran 2004).

Bien qu'il soit souvent difficile de décider sur l'indice à utiliser lors d'une étude de diversité, il est vivement et scientifiquement recommandé d'adopter un indice qui remplit quatre principales caractéristiques (ou critères) (Magurran 1998) à savoir: sa capacité d'établir une discrimination entre les sites, la composante de la diversité mesurée, sa relation avec la taille

de l'échantillon et s'il est couramment utilisé et compris. Les indices suivants ont ainsi été employés dans notre étude:

1°) Fisher ( $\alpha$ , où  $S = \alpha * \ln(1 + N/\alpha)$ ), où  $S$  = nombre d'espèces observées,  $N$  = nombre d'individus et  $\alpha$  = alpha de Fisher.

L'alpha de Fisher est une mesure paramétrique de la diversité la plus populaire (Magurran 1998) et elle suppose que l'abondance des espèces au sein d'une communauté suit la distribution log-série. Cet indice est normalement indépendant de la taille de l'échantillon (Kempton & Taylor 1974). Sa propriété résulte de sa dépendance sur les espèces à abondance intermédiaire et il est relativement moins affecté par les espèces rares ou celles abondantes (Kempton & Taylor 1974). Taylor (1978) a noté qu' $\alpha$  était le mieux indiqué pour différencier la diversité entre ses sites d'étude et il avait alors vivement recommandé son utilisation.

2°) Shannon ( $e^H$ , où  $H = -\sum p_i \ln p_i$ ); et 3°) Simpson ( $1/D$ , où  $D = \sum p_i^2$ ), telle que  $p_i$  est la proportion des individus de l'espèce  $i$  dans un échantillon.

L'usage en vogue des indices de diversité incorporant l'abondance des espèces (Peet 1974) s'est particulièrement accompagné de l'expansion d'utilisation de l'indice de Shannon et de l'indice de Simpson (Magurran 1998). Ces deux indices sont plus sensibles à la taille de l'échantillon comparativement à l'indice  $\alpha$ . Shannon et Simpson sont respectivement sensibles aux espèces rares et aux espèces abondantes (Peet 1974).

Par ailleurs, lors de l'étude de la diversité des termites, l'estimateur de la richesse spécifique Chao2 a aussi été calculé tel que  $S_{\text{Chao2}} = S + (Q_1^2/2*Q_2)$  où  $S$  = richesse spécifique observée,  $Q_1$  = nombre d'espèces présentes une fois dans l'échantillon (uniques), et  $Q_2$  = nombre d'espèces présentes deux fois dans l'échantillon (duplicates).

Chao2 est un estimateur de la richesse spécifique totale permettant de comparer des sites de tailles différentes (Colwell & Coddington 1994). Contrairement à Chao1 qui s'appuie sur l'abondance des espèces, Chao2 est calculé à base des occurrences (présences/absences) des espèces (Magurran 2004).

Tous les paramètres de mesure de la diversité utilisés dans cette étude ont été calculés à l'aide du programme EstimateS 9.1.0 (Colwell 2013).

## II.6.2. Analyses multivariées

Il existe deux types d'analyses multivariées: les méthodes de classification et les méthodes d'ordination (Zuur *et al.* 2007). Les méthodes de classification procèdent par un regroupement des objets en plusieurs sous-unités distinctes, chaque individu étant plus semblable aux autres au sein de son groupe qu'il ne l'est par rapport aux individus d'autres groupes (cas des dendrogrammes) (Ludwig & Reynolds 1988). Signalons que cette méthode n'a pas été utilisée dans cette étude mais on a fait recours à celle d'ordination.

Les méthodes d'ordination cherchent à définir un espace écologique en répartissant des objets ou des individus sur une structure que l'on cherche ensuite à interpréter (Legendre & Legendre 1998). Ainsi, nous avons adopté une ACP. Dans cette dernière, on distingue des variables actives, effectivement utilisées dans les calculs de l'ACP et celles dites complémentaires n'intervenant que pour faciliter l'interprétation du résultat (Cornillon *et al.* 2012). Nous avons utilisé une ACP pour tenter d'établir la cartographie des différents sites d'étude établis dans la forêt de Rumonge après avoir suspecté des liaisons linéaires (Cornillon *et al.* 2012) entre certaines de leurs propriétés physico-chimiques du sol selon la présence ou l'absence des nids de *Cubitermes pallidiceps* (chapitre 5).

## II.6.3. Analyses statistiques

### II.6.3.1. Tests statistiques classiques

Nous avons chaque fois commencé par une analyse exploratoire des différents jeux de données pour voir leurs structures afin d'avoir une idée sur les tests statistiques à adopter selon les recommandations de Zuur *et al.* (2007). Des analyses statistiques paramétriques et non paramétriques ont ainsi été employées, les premières exigeant une distribution normale dans les résidus et l'égalité des variances (ou homoscedasticité) contrairement aux secondes qui ne requièrent pas la satisfaction de ces conditions (Zuur *et al.* 2007, 2009).

Les tests paramétriques utilisés dans cette étude sont le test de Student, la corrélation de Pearson, l'ANOVA tandis que la corrélation de Spearman, le test de Kruskal–Wallis ont été employés comme analyses non paramétriques.

La corrélation de Spearman a été utilisée pour évaluer le degré de fréquence des espèces de termites dans les termitières et dans la matrice forestière tandis que la corrélation de Pearson a permis d'analyser leurs associations au sein des relevés d'échantillonnage (chapitre 3). Ces

deux types de corrélations ont également servi à l'évaluation de la relation entre les propriétés physico-chimiques du sol des termitières et celles de la matrice forestière (chapitre 4).

Les tests de Student et Wilcoxon ont été utilisés lors de l'analyse du rôle des termitières sur la distribution spatiale des araignées (chapitre 6). On a aussi eu recours aux tests de Student et Wilcoxon dans l'étude de l'effet des Macrotermitinae sur les propriétés du sol, mais aussi aux tests d'ANOVA et de Kruskal–Wallis pour comparer les propriétés du sol d'une part entre les termitières et d'autre part entre les matrices forestières pour les différents sites d'étude de Rumonge et Nkayamba (chapitre 4).

Enfin, la question de l'autocorrélation spatiale a été traitée au chapitre 3 et surtout débattue au chapitre 5 lors de l'étude du rôle du sol sur la présence de *Cubitermes pallidiceps* au sein du miombo. En effet, il est écologiquement connu que les organismes ou variables physiques qui structurent la nature ne sont pas en général distribués de manière aléatoire ou uniforme, parce que leurs distributions observées dans la nature sont liées à différents processus comme la croissance, la dispersion, la reproduction, la mortalité (Legendre & Legendre 2012).

### **II.6.3.2. Analyses statistiques avec des modèles**

Le but de construire des modèles en statistique est d'arriver à trouver le plus simple et parcimonieux c'est-à-dire ayant le moins possible de variables explicatives mais illustrant le plus possible un lien qui existe entre ces dernières et la variable dépendante (McCullagh & Nelder 1983, Hosmer & Lemeshow 2000).

L'application des tests statistiques classiques comme la régression linéaire et l'ANOVA suppose la normalité dans les résidus et l'égalité des variances (homoscédasticité) mais aussi que la relation entre la variable dépendante et la (les) variable(s) explicative(s) s'exprime de façon linéaire, ce qui est un phénomène assez rare en écologie (Zuur *et al.* 2009). En effet, les données de l'environnement sont généralement hétérogènes (Zuur *et al.* 2007, 2009) et présentent souvent d'autres formes de distribution (Gbur 2012) que la normale (Zuur *et al.* 2009, Legendre & Legendre 2012). De telles données doivent donc être traitées par d'autres méthodes de régression pour pouvoir évaluer une relation entre le(s) prédicteur(s) et la variable dépendante (Zuur *et al.* 2007, 2009). Ces méthodes sont notamment le modèle linéaire généralisé (GLM) qui englobe l'ensemble des modèles de régression construits dans le concept d'une relation linéaire variable dépendante et prédicteur(s) (Wajnberg 2011). Certains de ces GLM possèdent aussi des variantes qui peuvent en outre aider à traiter le

problème de l'autocorrélation. C'est le cas du modèle linéaire généralisé mixte (GLMM) qui, en plus des facteurs fixes, incorpore dans l'analyse l'effet d'un facteur aléatoire (Gbur 2012, Zuur *et al.* 2009). Signalons que l'ANOVA à un (ou plusieurs facteurs) et la régression linéaire simple (ou multiple) ne sont que des cas particuliers du cadre général des GLM (Dobson 2002, Wajnberg 2011, Gbur 2012).

Dans la présente étude, nous nous sommes intéressés aux modèles de Poisson et binomial compte tenu de la nature des jeux de données à traiter.

En effet, la distribution de Poisson s'appliquant aux données issues d'un dénombrement (ou comptage) (McCullagh & Nelder 1983, Dobson 2002, Zuur *et al.* 2009, Gbur 2012, Brambilla & Ficetola 2012), des modèles de régression de Poisson ont été construits pour évaluer le rôle des termitières dans la distribution des araignées car les données sur ces organismes résultaient des dénombrements faits lors des différents travaux d'échantillonnage (chapitre 6). Quant à la distribution binomiale, étant donné que la variable réponse était binaire (présence ou absence), des modèles de régression logistique ont été utilisés (Hosmer & Lemeshow 2000, Zuur *et al.* 2009, Gbur 2012) dans l'étude du rôle du sol sur la présence de l'espèce de termite *Cubitermes pallidiceps* dans certains endroits de la forêt de Rumonge (chapitre 5).

Après construction des modèles, on procède à l'étape de leur sélection pour arriver au plus simple (Zuur *et al.* 2009). Cette sélection peut se réaliser principalement de deux manières, soit par la méthode dite rétrograde ("backward selection"), soit par celle dite pas à pas ("stepwise selection") (Agresti 2015).

La méthode rétrograde consiste à construire un modèle en partant du modèle complet c'est-à-dire comprenant toutes les variables explicatives. Puis, on commence à en retirer une à une, en commençant par celles qui ne sont pas significatives. Ce processus continue jusqu'à ce qu'on obtienne un modèle plus simple.

La méthode pas à pas quant à elle est une approche inverse de la précédente. Elle consiste à faire entrer dans le modèle les variables l'une après l'autre en partant de celle ayant la plus grande significativité. A chaque étape, on vérifie si les corrélations partielles de l'ensemble des variables déjà introduites restent encore significatives (une variable qui ne le serait plus serait rejetée). Le processus s'arrête quand des ajouts ultérieurs ne peuvent pas améliorer le modèle.

Il est important de préciser qu'aucune de ces méthodes n'est exhaustive, chacune ayant ses avantages et ses inconvénients (Agresti 2015, Borcard non daté).

Ensuite, les valeurs de la déviance résiduelle, l'AIC et la structure des résidus accompagnant les résultats des différents modèles construits ont été utilisées lors du processus de leur sélection et de validation du modèle final (Zuur *et al.* 2007, 2009, Agresti 2015).

En effet, le coefficient de détermination  $R^2$  accompagnant normalement le résultat d'une analyse de régression linéaire classique n'existe pas dans le cas d'un GLM (Zuur *et al.* 2009). On obtient plutôt un paramètre dit déviance résiduelle (ou déviance) qui affiche les propriétés de distribution dans les résidus proches de celles observées dans un modèle linéaire basé sur la théorie classique de normalité (Gbur 2012). Quant à l'AIC, il s'agit d'une mesure populaire de comparaison de modèles tenant compte du nombre de variables présentes (Gbur 2012). Précisons qu'un bon modèle est celui qui affiche la plus faible valeur de déviance, d'AIC et une absence d'un pattern dans les résidus (Zuur *et al.* 2007, 2009), et qu'il existe par ailleurs d'autres paramètres dans la sélection des modèles compte tenu de la nature du jeu de données et du but poursuivi par l'auteur (McCullagh & Nelder 1983, Hosmer & Lemeshow 2000, Hosmer *et al.* 2013, Agresti 2015).

## II.7. Références

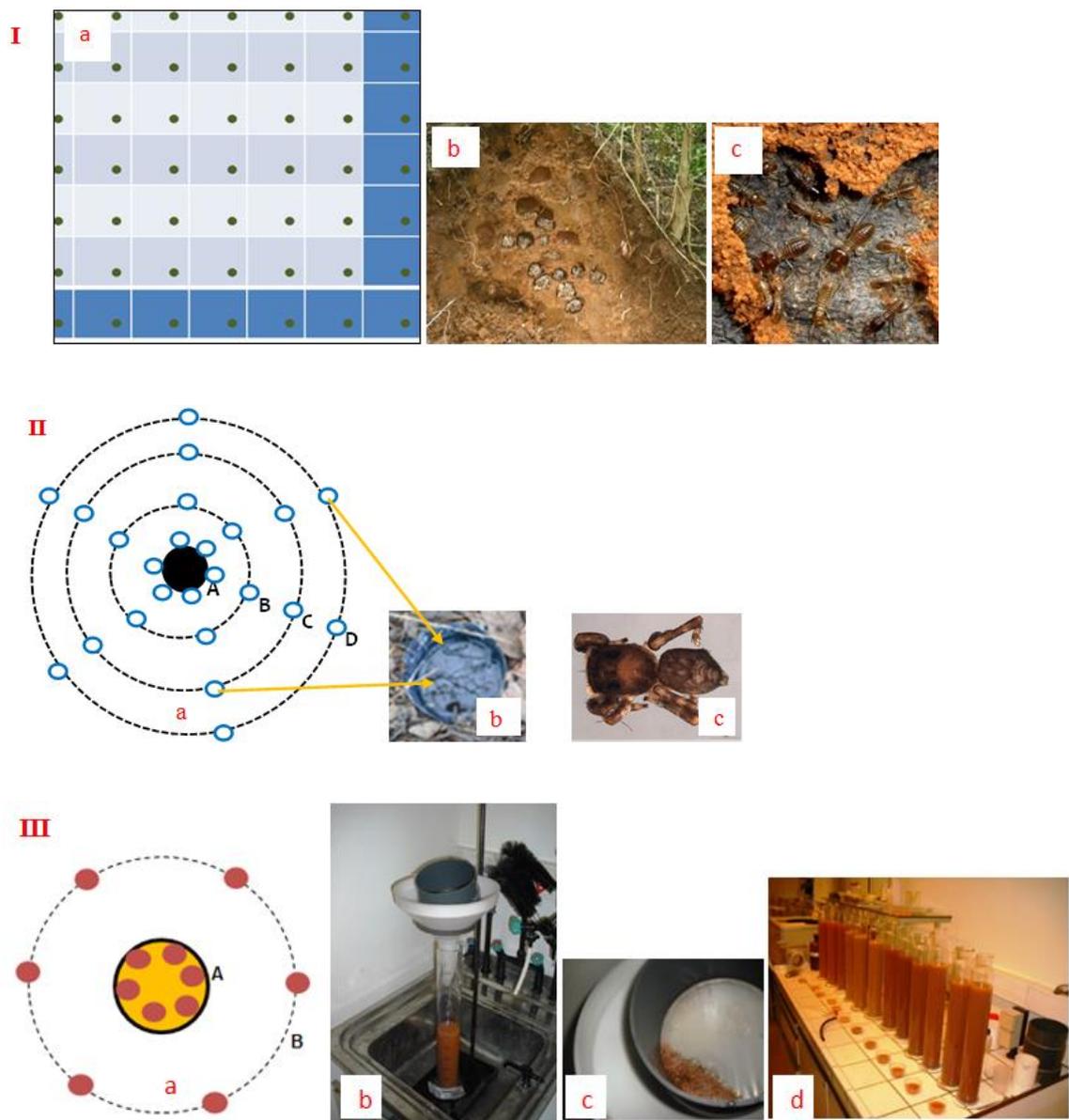
- AGRESTI, A. 2015: *Foundations of Linear and Generalized Linear Models*. New Jersey, John Wiley & Sons, Inc.
- BIDOU, J. E., NDAYIRUKIYE, S., NDAYISHIMIYE, J. P. & SIRVEN, P. 1991: *Géographie du Burundi*. Paris, Hatier.
- BORCARD, D. non daté: *Régression multiple*. Université de Montréal, online at [http://biol09.biol.umontreal.ca/BIO2042/Regr\\_mult.pdf](http://biol09.biol.umontreal.ca/BIO2042/Regr_mult.pdf)
- BRAMBILLA, M. & FICETOLA, G. F. 2012: Species distribution models as a tool to estimate reproductive parameters: a case study with a passerine bird species. *Journal of Animal Ecology* 81: 781–787.
- COLWELL, R. K. 2013: *EstimateS, version 9.1.0*. University of Connecticut, online at <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/index.html>
- COLWELL, R. K. & CODDINGTON, J. A. 1994: Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 345: 101–118.
- CONSTANTINO, R. 1992: Abundance and diversity of termites (Insecta: Isoptera) in two sites of primary rain forest in Brazilian Amazonia. *Biotropica* 24(3): 420–430.

- CORNILLON, P. A., GUYADER, A., HUSSON, F., JEGOU, N., JOSSE, J., KLOAREG, M., MATZNER-LOBER, E. & ROUVIERE, L. 2012: *Statistiques avec R. 3<sup>ème</sup> édition revue et augmentée*. Rennes, Presses Universitaires.
- DOBSON, A. J. 2002: *An Introduction to Generalized Linear Models. 2<sup>nd</sup> Edition*. Florida, Chapman & Hall/CRC.
- DONOVAN, S. E., EGGLETON, P., DUBBIN, W. E., BATCHELDER, M. & DIBOG, L. 2001: The effect of a soil-feeding termite, *Cubitermes fungifaber* (Isoptera: Termitidae) on soil properties: termites may be an important source of soil microhabitat heterogeneity in tropical forests. *Pedobiologia* 45: 1–11.
- GBUR, E. E., STROUP, W. W., MCCARTER, K. S., DURHAM, S., YOUNG, L. J., CHRISTMAN, M., WEST, M. & KRAMER, M. 2012: *Analysis of Generalized Linear Mixed Models in the Agricultural and Natural Resources Sciences*. Madison, American Society of Agronomy, Soil Science Society of America, Crop Science Society of America.
- HAKIZIMANA, P. 2012: Analyse de la composition, de la structure spatiale et des ressources végétales naturelles prélevées dans la forêt dense de Kigwena et dans la forêt claire de Rumonge au Burundi. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles.
- HOLLAND, J. M. & SMITH, S. 1999: Sampling epigeal arthropods: an evaluation of fenced pitfall traps using mark-release-recapture and comparisons to unfenced pitfall traps in arable crops. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 91: 347–357.
- HOSMER, D. W. & LEMESHOW, S. 2000: *Applied Logistic Regression. 2<sup>nd</sup> Edition*. New York, John Wiley & Sons.
- HOSMER, D. W. & LEMESHOW, S. & STURDIVANT R. X. 2013: *Applied Logistic Regression. 3<sup>rd</sup> Edition*. New Jersey, John Wiley & Sons.
- JONES, D. T. & EGGLETON, P. 2000: Sampling termite assemblages in tropical forests: testing a rapid biodiversity assessment protocol. *Journal of Applied Ecology* 37: 191–203.
- KEMPTON, R. A. & TAYLOR, L. R. 1974: Log-series and log-normal parameters as diversity determinants for the Lepidoptera. *Journal of Animal Ecology* 43: 381–399.
- LEATHER, S. 2005: *Insect Sampling in Forest Ecosystems*. Malden, Blackwell Publishing.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L., 1998: *Numerical Ecology. Developments in Environmental Modeling, Volume 24, 2<sup>nd</sup> English Edition*. Amsterdam, Elsevier.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. 2012: *Developments in Environmental Modelling*.

- Amsterdam, Elsevier.
- LEJOLY, J. 1993: *Méthodologie pour les inventaires forestiers (partie flore et végétation)*. Congo, Projet Ecosystèmes Forestiers d'Afrique Centrale-Cellule de Coordination.
- LEWALLE, J., 1972: Les étages de végétation du Burundi occidental. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 42: 1–247.
- LUDWIG, A. J. & REYNOLDS, J. F. 1988: *Statistical Ecology. A Primer on Methods and Computing*. New York, Wiley-Interscience.
- McCULLAGH, P. & NELDER, J. A. 1983: *Generalized Linear Models. Monographs on Statistics and Applied Probability*. London, Chapman & Hall.
- MAGURRAN, A. E. 1998: *Ecological Diversity and Its Measurement*. New Jersey, Princeton University.
- MAGURRAN, A. E. 2004: *Measuring Biological Diversity*. Malden, Blackwell Publishing.
- MALAISSÉ, F. 1979: L'homme dans la forêt claire zambézienne. Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (Miombo). *African Economic History* 7: 38–64.
- MEEATU 2010: *Deuxième Communication Nationale sur les Changements Climatiques*. Bujumbura, INECN.
- MINATTE 2007: *Plan d'action national d'adaptation aux changements climatiques «PANA»*. Bujumbura, PANA.
- MINEO, M. F., DEL-CLARO, K. & BRESCOVIT, A. D. 2010: Seasonal variation of ground spiders in a Brazilian savanna. *Zoologia* 27(3): 353–362.
- MORRIS, M. G. & LAKHANI, K. H. 1979: Responses of grassland invertebrates to management by cutting. I. Species diversity of Hemiptera. *Journal of Applied Ecology* 16(1): 77–98.
- MPDRN 2006: *Monographie de la commune Rumonge*. Bururi, Programme d'Appui à la Bonne Gouvernance.
- NZIGIDAHERA, B. 2000: *Analyse de la diversité biologique végétale nationale et identification des priorités pour sa conservation*. Bujumbura, INECN.
- PEET, R. K. 1974: The Measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 285–307.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2015: *R, version 3.1.3*. Foundation for Statistical Computing, online at <http://www.R-project.org/>
- REEKMANS, M. 1981: Les forêts à *Julbernardia globiflora* de l'est du Burundi. *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique* 114(1): 49–60.

- RISHIRUMUHIRWA, T. 2000 : *Gestion et conservation des sols dans les tropiques humides d'altitude: Cas du Burundi - Région des Grands lacs*. Document du Département de génie rural, Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne.
- ROISIN, Y. & LEPONCE, M. 2004: Characterizing termite assemblages in fragmented forests: A test case in the Argentinian Chaco. *Austral Ecology* 29: 637–646.
- SENTERRE, B. 2005: *Recherches méthodologiques pour la typologie de la végétation et la phytogéographie des forêts denses d'Afrique tropicale*. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles.
- TAYLOR, L. R. 1978: Bates, Williams, Hutchinson - a variety of diversities. In L. A. Mound & N. Warloff (eds.), *Diversity of Insect Faunas: 9<sup>th</sup> Symposium of the Royal Entomological Society*. Oxford, Blackwell: 1–18.
- WAJNBERG, E. 2011: *Introduction au Modèle Linéaire Généralisé (Generalized Linear Model; GLM)*. Université de Nice-Sophia-Antipolis. Inédit.
- ZUUR, A. F., IENO, E. N & SMITH, G. M. 2007: *Analysing Ecological Data*. New York, Springer Science + Business Media, LLC.
- ZUUR, A. F., IENO, E. N., WALKER, N. J., SAVELIEV, A. A. & SMITH, G. M. 2009: *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. New York, Series Editors.

## Informations supplémentaires



**Fig. 2.S1.** Résumé du protocole d'échantillonnage: **I.** Les termites sont récoltés dans des relevés (a) de 60 m x 60 m subdivisés en quadrats (10 m x 10 m), les points noirs montrent la zone (5 m<sup>2</sup>) où la fouille systématique est effectuée. Les quadrats horizontaux et verticaux en bleu foncée représentent respectivement la 1<sup>ère</sup> ligne et la 1<sup>ère</sup> colonne du relevé d'échantillonnage. Les termites sont récoltés dans les nids (b) et dans les différentes galeries (sol, bois, ...) (c). **II.** Les araignées (c) sont piégées par des pitfalls (b) disposés autour d'une termitière (grand point en noir) (a) telle que AB = 5 m, AC = 10 m et AD = 20 m. **III.** A 20 cm de la surface du sol, les échantillons de sol sont pris sur le nid (cercle A) et dans son entourage (cercle B) telle que AB = 20 m (a). Les échantillons de sol où *Cubitermes* est présente ou absente ont également été pris à cette même profondeur. La granulométrie est déterminée en commençant par la récupération du sable par filtrage et tamisage (b & c) et le filtrat (limons + argiles) est placé dans des colonnes (d) pour continuer les différentes opérations de leur séparation (Annexe 2.1).

### **Annexe 2.1. Protocole d'analyse des échantillons du sol**

Avant les analyses, les échantillons de sol ont d'abord été séchés, puis tamisés à 2 mm pour éliminer d'éventuels racines, graviers et petits cailloux.

*pH et conductivité électrique:* les analyses ont été faites respectivement à l'aide d'un pH-mètre et d'un conductivimètre. Les échantillons ont été préparés comme suit: 5 g de sol dans un tube, puis ajout de l'eau jusqu'à 30 ml. Ensuite, les tubes sont passés sur un agitateur pendant 7 à 10 min, puis laissés reposer pendant 2 h avant mesure du pH et de la conductivité électrique.

*La matière organique:* le pourcentage de matière organique contenu dans le sol a été déterminé de la façon ci-après: un creuset préalablement taré contenant un échantillon de sol de masse connue a été séché dans l'étuve à 105°C pendant 24 h. Après refroidissement dans un dessiccateur, le creuset contenant l'échantillon a été pesé, pour en déduire la masse d'eau se trouvant dans l'échantillon par différence avec la masse de départ. Puis le creuset provenant de l'étuve a été mis au four pour calcination à 500°C pour obtenir la teneur en matière organique. Cette dernière est en effet détruite, et en pesant le reste, nous avons obtenu la masse de la fraction minérale et celle du creuset. Nous avons déduit ainsi la masse de la matière organique qui a été exprimée ensuite en pourcentage.

*Composition granulométrique:* elle a été déterminée suivant un processus de sédimentation. Nous avons d'abord ajouté de l'eau oxygénée à 5 g de sol préalablement humecté par l'eau distillée dans un erlenmeyer. L'eau oxygénée (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) sert à détruire les agrégats de sol (complexes argilo-humiques) en enlevant la matière organique qui lie les particules minérales. Cette attaque par l'eau oxygénée à froid a duré 12 h. Nous avons ensuite ajouté de l'eau distillée, puis chauffé jusqu'à l'ébullition afin d'éliminer le H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> qui pourrait interagir plus tard avec le dispersant. Ensuite, nous avons ajouté 20 mL de citrate de sodium à 40 g/L pour disperser les particules minérales. Après, nous avons procédé au tamisage du sable. Ce dernier reste sur le tamis tandis que le limons et l'argile mélangés à l'eau sont recueillis dans une colonne après passage sur un entonnoir. Nous avons ajouté beaucoup d'eau distillée sur le tamis jusqu'à ce l'eau qui coule soit limpide afin d'assurer qu'il n'y a plus d'argile qui reste collée sur le sable. Le sable obtenu a été séché dans des capsules préalablement tarées à l'étuve pendant 24 h à 105°C. Après, les capsules ont été refroidies dans un dessiccateur et nous avons pesé leur masse. On obtient ainsi la masse *S* du sable en soustrayant de la masse

obtenue celle de la capsule. Le mélange recueilli dans la colonne contenant les limons et l'argile a été ajusté à un litre en y ajoutant de l'eau distillée. Les limons et les argiles ont été séparés en trois étapes:

(1°) Prélèvement des argiles, limons grossiers et limons fins: Nous avons homogénéisé la solution par agitation et retournement d'une colonne (20 fois). Après, à l'aide d'une pipette de Robinson, nous avons immédiatement prélevé à 10 cm de profondeur 20 mL de la solution que nous avons mise dans une capsule préalablement tarée. Cette capsule contenant des argiles, limons grossiers et limons fins a été mise à l'étuve pendant au moins 12h. Nous l'avons ensuite pesée après refroidissement au dessiccateur. On a ainsi obtenu la masse d'argiles + limons grossiers + limons fins + citrate de sodium en soustrayant de la masse obtenue celle de la capsule vide.

(2°) Prélèvement des argiles et limons fins: après avoir noté la température ambiante dans le local, nous avons homogénéisé la suspension comme précédemment. Nous avons attendu un temps de sédimentation de 4 min 19 sec. Après ce temps, nous avons prélevé à 10 cm de profondeur dans la colonne 20 mL de la solution à l'aide d'une pipette de Robinson. En prélevant à 10 cm de profondeur, on est sûr d'éviter les particules plus grossières (limons grossiers), qui se trouvent plus au fond. La capsule préalablement tarée et contenant le mélange d'argiles et de limons fins a été séchée à l'étuve pendant 24 h à 105°C. Nous l'avons ensuite pesée après refroidissement au dessiccateur. On a ainsi obtenu la masse d'argiles + limons fins + citrate de sodium en soustrayant de la masse obtenue celle de la capsule.

(3°) Prélèvement des argiles: nous avons procédé de la même façon que pour le prélèvement des argiles et des limons fins mais il a fallu attendre plus de 7 h après homogénéisation de la colonne. Ce temps est aussi fonction de la température ambiante dans le local du laboratoire. Nous avons prélevé à 10 cm de profondeur dans la colonne 20 mL de la solution, l'échantillon ne contenant que de l'argile et du citrate de sodium. Après séchage à l'étuve pendant au moins 12 h à 105°C et refroidissement dans un dessiccateur, nous avons pesé la capsule contenant l'argile sèche. Nous avons ainsi obtenu la masse d'argile mélangée avec du citrate en retranchant de la masse obtenue celle de la capsule.

Pour obtenir la masse du citrate utilisée, nous avons ajusté à un litre 20 mL d'une solution de citrate de sodium en y ajoutant de l'eau distillée. Nous avons prélevé 20 mL de cette solution que nous avons séchés à l'étuve pendant 24 h dans une capsule préalablement tarée. Après refroidissement dans un dessiccateur, la capsule contenant du citrate de sodium séché a été pesée. La masse du citrate est obtenue en retranchant de la masse obtenue celle de la capsule.

## CHAPITRE VI

### **ROLE OF TERMITE MOUNDS ON THE DISTRIBUTION OF SPIDERS IN MIOMBO WOODLAND OF SOUTHWESTERN BURUNDI<sup>1</sup>**

#### **Abstract**

Miombo woodlands are characterized by numerous high termitaria that are suitable for studying the relationship between spiders and termites.

In the Rumonge miombo woodland (southwestern Burundi), we sampled spiders on 14 termite mounds and in the surrounding woodland matrix with pitfall traps, to assess the mounds' effect on the distribution of spiders. Of the 24 traps per sampling site, six were placed on the mound itself and six at intervals of 5 m, 10 m and 20 m from it.

Among the 39 species recorded, mainly ground-dwelling wandering spiders, only *Cyphonisia cf. kissi*, *Langelurillus* sp. and *Andromma* sp. seem to be associated with termitaria. Spiders are more frequently trapped in the woodland matrix than on the mounds. This could be related to the stability of the woodland matrix which is protected against fires, clearing, etc. by local authorities. Being complex habitats, as compared to the woodland matrix, the vegetation structure of termitaria seems to have a restrictive influence on ground-dwelling wandering spiders.

We conclude that termite mounds appear to have a negligible influence on the spatial distribution of the spiders.

#### **Résumé**

Les formations forestières miombo sont caractérisées par la présence de nombreuses hautes termitières et ces dernières représentent donc un milieu pertinent pour l'étude de la relation entre les araignées et les termites.

---

<sup>1</sup>Manuscrit accepté définitivement, en cours d'impression depuis le 09.01.2016:

Nduwarugira D., Jocqué R., Havyarimana F., Mpawenayo B., Roisin Y. – **Role of termite mounds on the distribution of spiders in miombo woodland of southwestern Burundi** – *Arachnology*.

Dans la forêt de Rumonge (sud-ouest du Burundi), nous avons récolté, au moyen des pitfalls, les araignées sur 14 termitières et leur milieu environnant, afin d'évaluer le rôle de ces structures dans la distribution des araignées. 24 pièges ont été utilisés sur chaque termitière tels que six ont été placés sur le nid lui-même et six autres à des intervalles de 5 m, 10 m et 20 m à partir du nid, dans la matrice forestière.

Parmi les 39 espèces d'araignées recensées, principalement des espèces errantes, seules *Cyphonisia cf. kissi*, *Langelurillus* sp. et *Andromma* sp. semblent être associées aux termitières. Les araignées sont plus présentes dans la matrice forestière que sur les termitières. Cela pourrait être lié à la stabilité de la matrice forestière consécutive à des mesures de lutte contre les feux de brousse, défrichage, etc. prises par les autorités locales. Les termitières étant des habitats complexes, leur végétation aurait surtout une influence restrictive sur les araignées errantes.

Nous concluons que les termitières semblent avoir une influence négligeable sur la distribution des araignées.

## VI.1. Introduction

Knowledge of the relationship between the different components of an ecosystem is essential to understanding its functioning, and ensuring its management. Such information is very scant in general but is particularly scarce for African ecosystems, especially for most invertebrates (Modiba *et al.* 2005).

Tropical ecosystems of Africa are often characterized by the presence of termite mounds (Harris 1966). These tend to attract predators (Costa *et al.* 2009), due to the concentration of nutrients (Jouquet *et al.* 2011) in the form of proteins, fats and carbohydrates (Torres *et al.* 2000). Thus, termite mounds constitute useful sites for studying the relationships between prey and predators (Wesołowska & Cumming 2002).

Although spiders are a group of predators (Pekár 2004) found in most ecosystems (Wise 1993, Pekár & Toft 2015), little is known on whether their density and diversity are influenced by the presence of termite mounds (Chari 2011). However, spiders appear to be very sensitive to characteristics of vegetation structure (Jocqué *et al.* 2005). It has been shown that the density of some species is directly dependent on the presence of a single plant species (Arango *et al.* 2000) or on plants with a particular structure (Vasconcellos-Neto *et al.* 2007). Some ctenids need living leaves of young trees (Jocqué *et al.* 2005), while others are dependent on sticky plants (Van Niekerk & Dippenaar-Schoeman 1994).

In Africa, the majority of studies on interactions between spiders and termites have been undertaken in ecosystems of the southern part of the continent (Van den Berg & Dippenaar-Schoeman 1991, Jocqué & Dippenaar-Schoeman 1992, Dippenaar-Schoeman *et al.* 1996a,b, Wesołowska & Cumming 1999, 2002, Wesołowska & Haddad 2002, Haddad & Dippenaar-Schoeman 2002, 2006, Haddad & Wesołowska 2006, Pekár *et al.* 2012, Pekár & Toft 2015, Petráková *et al.* 2015), with few in other areas of the continent (Warui *et al.* 2005, Pringle *et al.* 2010).

The miombo woodland in the vicinity of Rumonge in southwestern Burundi is characterized by the presence of numerous large termite mounds of *Pseudacanthotermes spiniger* and *Odontotermes* sp. (Termitidae, Macrotermitinae). This natural environment and the type of termite mounds are ideal for studying the relationship between termites and spiders, more

precisely wandering spiders which are still rarely studied in tropical habitats, even if those areas harbour many of those species (Lapinski & Tschapka 2013). Being predators found in most ecosystems (Uetz 1992, Wise 1993, Pekár & Toft 2015), spiders also constitute an important food source for birds, lizards, wasps and other animals (Sharma *et al.* 2010). Ground-dwelling spiders may therefore be important for the transfer of energy from the below-ground detritus food webs to the above-ground terrestrial food webs of organisms, such as vertebrates and larger insects (Johnston 2000) which commonly colonize Macrotermitinae mounds in miombo ecosystems (Fleming & Loveridge 2003, Joseph *et al.* 2011). Those structures have also been recognized to be important in structuring plant and animal communities (Hodo & McDowell 2004, Joseph *et al.* 2011, Baptista *et al.* 2012, Seymour *et al.* 2014).

The aims of the present study are as follows: 1°) contribute to the knowledge of abundance and diversity of spiders in miombo woodland of southwestern Burundi; as well as to 2°) determine whether termite mounds influence the spatial distribution of spiders in miombo woodland.

## **VI.2. Material and methods**

### **VI.2.1. Study area**

Sampling took place in the Rumonge woodland, a miombo ecosystem in southwestern Burundi (4°00'27.72" S; 29°29'26.40" E), extending on both sides of the road Rumonge (Mutambara)–Bururi (RN4).

Miombo is a colloquial term used to describe those central, southern and eastern African woodlands dominated by *Brachystegia*, *Julbernardia* and/or *Isoberlinia*, three closely related genera from the legume family (Fabaceae, subfamily Caesalpinioideae) (White 1983, Campbell *et al.* 1996).

Rumonge woodland lies on an area of about 600 ha of many small hills overlooking the plain of Lake Tanganyika. Its vegetation is dominated by *Brachystegia* and some species of *Uapaca*. Plant species commonly found on termite mounds are *Searsia natalensis* (Anacardiaceae), *Landolphia kirkii*, *L. buchananii*, *Dictyophleba lucida* (Apocynaceae), *Scleria bulbifera* (Cyperaceae), *Mucuna pruriens* (Fabaceae), *Asystasia gangetica* (Acanthaceae) and *Clerodendrum* sp. (Verbenaceae). The woodland matrix is mostly dominated by *Brachystegia* trees showing a high of 15–20 m with a partly closed canopy, a

poor and discontinuous understorey of shrubs and saplings, an often sparse herbaceous layer of grasses, forbs and ferns. Species like *Commelina benghalensis* (Commelinaceae), *Garcinia huillensis* (Clusiaceae), *Tetracera masuina* (Dilleniaceae), *Abrus precatorius*, *Indigofera emarginella* (Fabaceae), *Canthium crassum* (Rubiaceae), *Triumfetta dekindtiana* (Tiliaceae) and *Anisophyllea boehmii* (Rhizophoraceae) are often associated to the woodland matrix (Fig. 6.S1). Details on vegetation of Rumonge woodland can be found in Lewalle (1972) and Hakizimana (2012).

According to the climatic classification of Köppen (Lewalle 1972), the area has an Aw<sub>4</sub> climate (a four months dry season: June to September). Nevertheless, yearly fluctuations are important and the region can have an Aw<sub>5-6</sub> climate (five to six months dry season: May to October) (Rishirumahirwa 2000). The average annual temperature and rainfall are respectively 24°C and 800 to 1,050 mm. Unlike to rainfall, there is no considerable seasonal variation in temperature in the region. The altitude varies from 780 to 1,000 m and the soil is shallow and stony on hilltops but relatively deep on the slopes (Lewalle 1972).

### **VI.2.2. Sampling**

Many large and dome-shaped mounds occupied by two Macrotermitinae termites (*Pseudacanthotermes spiniger* and *Odontotermes* sp.) are an important feature of the landscape of the Rumonge woodland. Those structures are found throughout the woodland area, where they constitute vegetation islands of bushes, lianas, spinescent and evergreen thickets. The mounds can reach a height of 4–5 m, a diameter of 8 m and a density of 13–20 mounds/ha. Their age is not known since there are few scientific estimates of the age of old termitaria. Nevertheless, Watson (1967) found, in a Zimbabwean miombo, a Macrotermitinae mound of about 700 years old.

We selected 14 mounds (average height of 3–4 m, diameter > 6 m) in an area of homogenous vegetation structure and topography as well as little disturbance by human activity. Spiders were captured using pitfall traps.

Even if the number of individuals trapped can depend on how pitfalls have been positioned in the field or their dimensions (Greenslade 1964, Luff 1975, Ward *et al.* 2001), the activity of organisms (Greenslade 1964, Desender & Maelfait 1986, Leather 2005), the seasons (Jiménez-Valverde & Lobo 2006, Mineo *et al.* 2010), the plant species (Arango *et al.* 2000) and the vegetation structure (Vasconcellos-Neto *et al.* 2007), the trapping method has been

widely used in spider research (eg. Uetz & Unzicker 1976, Topping & Sunderland 1992, Coddington *et al.* 1996, van der Merwe *et al.* 1996, Russell-Smith 2002, Mineo *et al.* 2010). Indeed, pitfalls can be used in any terrestrial area (Gist & Crossley 1973) and ensure a continuous sampling effort (day and night) that yields a high percentage of the species present in a community (Uetz & Unzicker 1976). For their simplicity and effectiveness, pitfalls have become a standard method used for taxa active at ground level (Holland & Smith 1999, Prasifka *et al.* 2007), especially for wandering spiders (Leather 2005).

The traps were plastic bottles with a diameter of 8 cm and a depth of 15 cm. They were filled to 2/3 their depth with water mixed with a detergent to lower surface tension. The traps, 24 per sampling site, were distributed with six pitfalls around the mound itself (0 m) and six at 5 m, 10 m and 20 m from it. They were installed in the morning (before 10:00 AM) and emptied 24 hours later. Sampling took place three times a week in April-June 2013 and December 2013–January 2014 for a total of 15 weeks (i.e. 45 trap days each). The specimens were preserved in 80% ethanol.

### VI.2.3. Data analysis

All taxa represented by adults were identified to species. However, the majority of the specimens belonged to undescribed species. This is unsurprising, since the spider fauna of the small miombo area of Burundi ( $\pm 10 \text{ km}^2$ ) has hardly been studied. Even the recent studies by Nzigidahera & Jocqué (e.g. 2010a, 2010b) on spiders of Burundi focus on the montane forest fauna. Only one miombo species, *Cydrela neptuna* Nzigidahera & Jocqué, 2010a, was described in these studies. Several species were found to be close to known taxa occurring in nearby areas: *Charminus* sp. close to *C. atomarius* (Lawrence, 1942), as described by Blandin (1978), *Zelotes* sp. belonging to the *Z. andreinii* group *sensu* Fitzpatrick (2007), and *Cyphonisia* sp. close to *C. kissi* (Benoit, 1966), as in Benoit (1966).

Juveniles were separated from adults and these were divided into males and females (Fig. 6.S2), and identified to family using the key of Dippenaar-Schoeman & Jocqué (1997).

Diversity indices were calculated using Magurran (1998, 2004) to characterize the spider populations observed on termite mounds (0 m) and in the woodland matrix (5 m, 10 m and 20 m from mounds).

Even if it is often difficult to decide which index is the best to be used (Magurran 1998, 2004), a more scientific one must fulfil four important functions or criteria: ability to

discriminate between sites, what component of diversity is being measured, dependence on sample size, and whether the index is widely used and understood (Magurran 1998). The following indices have been adopted in our study:

1°) Fisher ( $\alpha$ , where  $S = \alpha * \ln(1 + N/\alpha)$ ), where  $S$  = number of species observed,  $N$  = number of individuals and  $\alpha$  = Fisher's alpha.

The Fisher- $\alpha$  index is the most popular parametric diversity measure (Magurran 1998) which assumes that species abundance follows a log-series distribution and it is a sample-size-independent (Kempton & Taylor 1974, Rosenzweig 1995). This attribute results of its dependence on the number of species of intermediate abundance and it is relatively unaffected by either rare species or common ones (Kempton & Taylor 1974). Taylor (1978) found that  $\alpha$  was by far the best discriminator in detecting diversity differences between his study sites and he had recommended its adoption.

2°) Shannon ( $e^H$ , where  $H = -\sum p_i \ln p_i$ ) and 3°) Simpson ( $1/D$ , where  $D = \sum p_i^2$ ), where  $p_i$  is the proportion of the individuals found in the  $i^{\text{th}}$  species.

The vogue for using diversity measures incorporating species abundance (Peet 1974) has particularly led to the widespread use of the Shannon and Simpson indices (Magurran 1998), the second being less sensitive to inter-site differences than the first (Morris & Lakhani 1979). Moreover, Shannon and Simpson indices are more sensitive to sample size than Fisher's alpha, and they respectively rely to changes in the abundance of rarest and commonest species (Peet 1974).

Rarefaction curves and diversity indices were calculated with EstimateS 9.1.0 (Colwell 2013).

As we have count data, we applied Poisson regressions based on Generalised Linear Models (GLM), detected overdispersion (i.e. variance  $\gg$  mean) (McCullagh & Nelder 1983, Dobson 2002, Venables & Ripley 2002, Zuur *et al.* 2009), and consequently corrected the standard errors using a quasi-GLM model where the variance is given by  $\varphi \times \mu$ , where  $\mu$  is the mean and  $\varphi$  the dispersion parameter (Zuur *et al.* 2009), to explain the role of distance (5 m, 10 m and 20 m) separating termite mounds and the abundance of each of the eight most abundant species. In addition, we performed Student or Wilcoxon paired tests (according to the state of data normality or variance homogeneity) at each sampling distance to compare the abundance

in all spiders recorded according to age and sex. Poisson and quasi-Poisson GLMs, Student and Wilcoxon tests were executed in R 3.1.3 (R Development Core Team 2015).

Given the low abundance in many spider families, the six pitfalls of each sampling level have been considered as one sampling point to facilitate data analysis.

### VI.3. Results

#### VI.3.1. Richness and diversity of spider populations

Average species richness at the four sampling distance did not follow a consistent pattern (Fig. 6.1). The rate of new species discovery can be summarized in the following order:

20 m > 0 m > 10 m > 5 m (from termite mounds). The slopes of all four curves are reasonably similar, and in none of the cases do they approach a plateau. Sampling of additional mounds and woodland matrix might be necessary before an asymptote was reached for any site (Fig. 6.1).

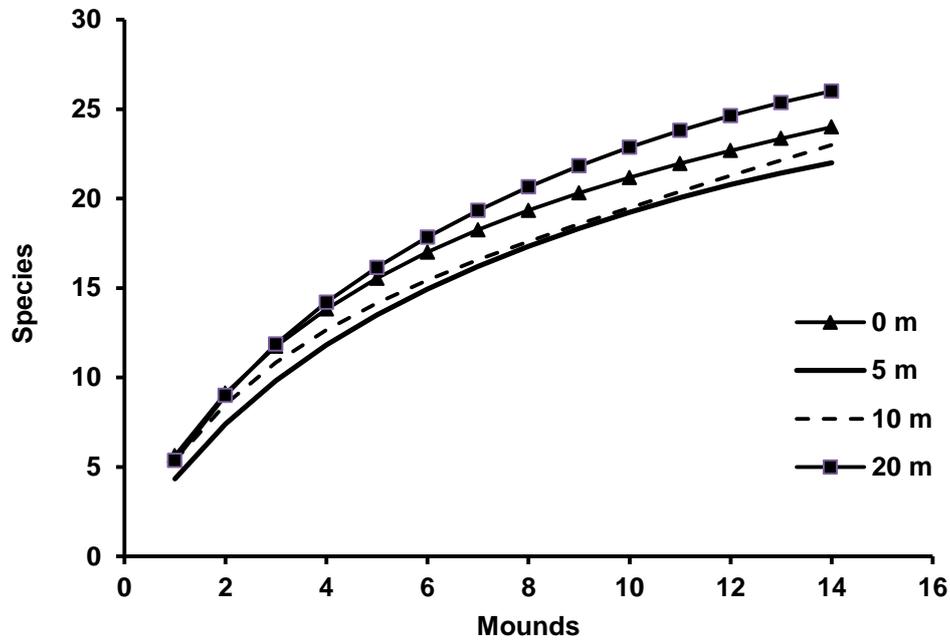
The 776 spider specimens in our samples represented 19 families distributed among 39 species. The most abundant families (> 4% of the total abundance) were respectively Barychelidae (23.97%), Oxyopidae (14.05%), Ctenidae (13.92%), Salticidae (13.02%), Lycosidae (8.25%), Pisauridae (5.54%) and Nephilidae (4.38%). Those richest in species were Salticidae (9 species or 23.08%) and Ctenidae (4 species or 10.26%); while a further eight families each have 2 species (5.13% of the total species richness).

The most abundant species (> 4% of the total abundance) were respectively *Cyphonisia cf. kissi* (Benoit, 1966) (Barychelidae, 23.58%), *Oxyopes* sp. 1 (Oxyopidae, 12.63%), *Pardosa injucunda* (O. Pickard-Cambridge, 1876) (Lycosidae, 7.60%), *Ctenus* sp. 2 (Ctenidae, 7.47%), *Langelurillus* sp. (Salticidae, 7.09%), *Charminus cf. atomarius* (Lawrence, 1942) (Pisauridae, 5.28%), *Ctenus* sp. 1 (Ctenidae, 4.64%) and *Nephila fenestrata* Thorell, 1859 (Nephilidae, 4.38%) (Table 6.S1).

A high variability is observed around the mean number of spiders present at the four sampling levers for both cases of the most abundant species and families (Figs. 6.2, 6.3).

The diversity of the spider fauna is slightly higher on the termite mounds than in the woodland matrix up to 10 m around them, but clearly lower than that in the woodland matrix beyond that distance (Table 6.1). This may mainly be due to *Cyphonisia cf. kissi* more abundant on termite mounds, and up to 10 m into the woodland matrix and to *Oxyopes* sp. 1

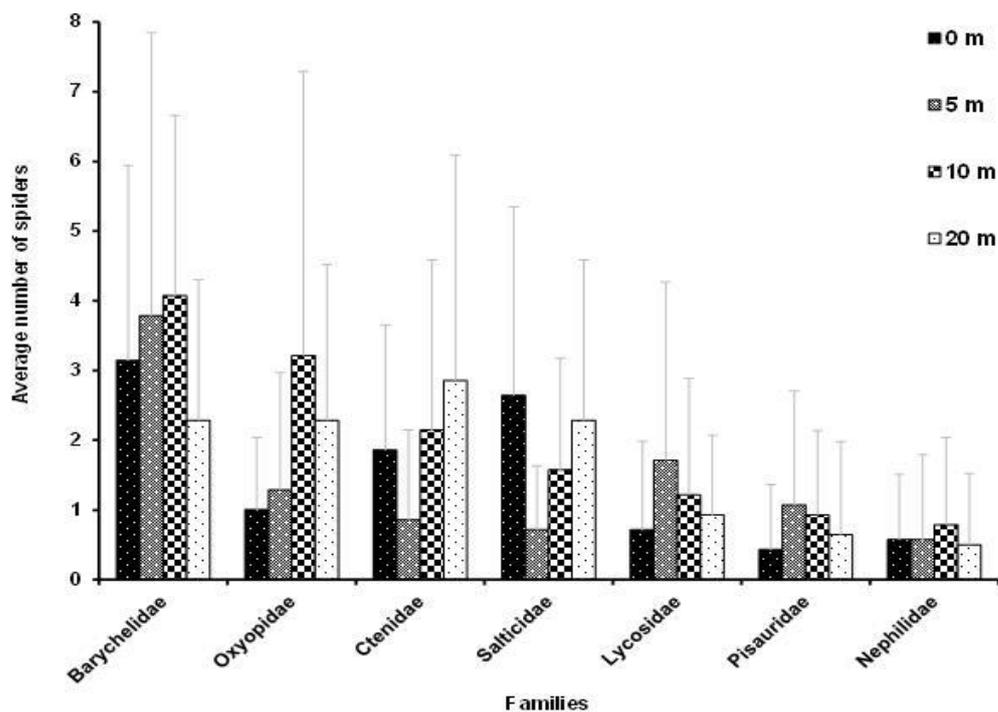
more abundant in the woodland matrix. We also note that *Langelurillus* sp. and *Andromma* sp. are more abundant on termite mounds, while *Ctenus* sp. 1 and *Pardosa injucunda* are more common in the woodland matrix (Table 6.S1).



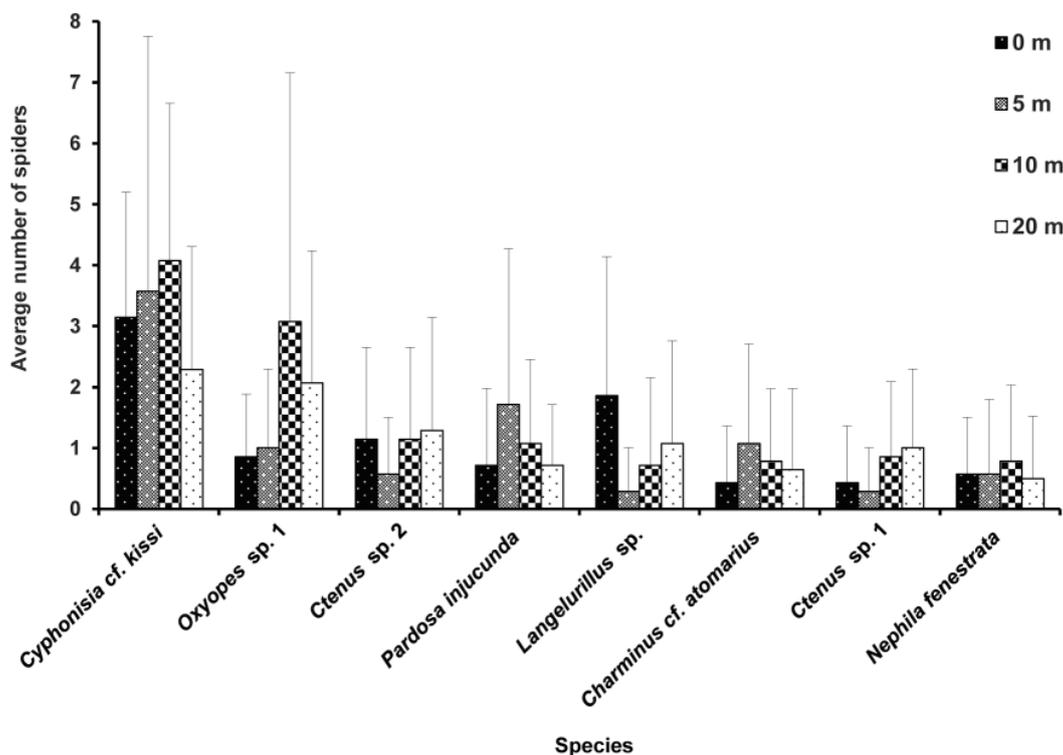
**Fig. 6.1.** Rarefaction curves for spider species found at the four sampling distance (0 m, 5 m, 10 m, 20 m from the termite mounds) in Rumonge miombo woodland.

**Table 6.1.** Observed species richness and diversity statistics for the four sampling distance (0 m, 5 m, 10 m and 10 m from termite mounds).

	0 m	5 m	10 m	20 m
Species observed	24	22	23	26
Fischer's $\alpha$	7.19	6.73	6.50	8.07
Shannon's $e^H$	2.68	2.50	2.46	2.82
Simpson's 1/D	10.12	7.54	7.55	12.32



**Fig. 6.2.** Average number (+ standard deviation) of spiders at each of the four sampling distance (0 m, 5 m, 10 m and 20 m from mounds) for the seven most abundant families found in Rumonge miombo woodland.



**Fig. 6.3.** Average number (+ standard deviation) of spiders at each of the four sampling distance (0 m, 5 m, 10 m and 20 m from mounds) for the eight most abundant species found in Rumonge miombo woodland.

### VI.3.2. Effect of termite mounds on the distribution of spiders in miombo woodland

Quasi-Poisson analyses show that termite mounds have no influence on the distribution of *Cyphonisia cf. kissi*, *Ctenus* sp. 1, *Ctenus* sp. 2, *Pardosa injucunda*, *Charminus cf. atomarius* and *Nephila fenestrata* at any of the four sampling distances. Nevertheless, termitaria seem to explain the abundance of *Langelurillus* sp. and *Oxyopes* sp. 1 located respectively within 5 m and 10 m around them. Indeed, *Langelurillus* sp. is abundant on termite mounds, and up to 5 m around them, whereas there are few *Oxyopes* sp. 1 on those structures but become more abundant in the woodland matrix beyond 10 m from termite mounds.

Global analysis using quasi-Poisson GLM shows that there is no relationship between spider abundance and the distance to the termite mounds for the eight most abundant spider species recorded in Rumonge woodland (Tables 6.2 & 6.S1).

**Table 6.2.** Results of quasi-Poisson regressions evaluating the influence of the distance from termite mounds and the abundance of spider populations located at 5 m, 10 m and 20 m in woodland matrix for the eight most abundant species recorded in Rumonge miombo woodland (\*p < 0.05).

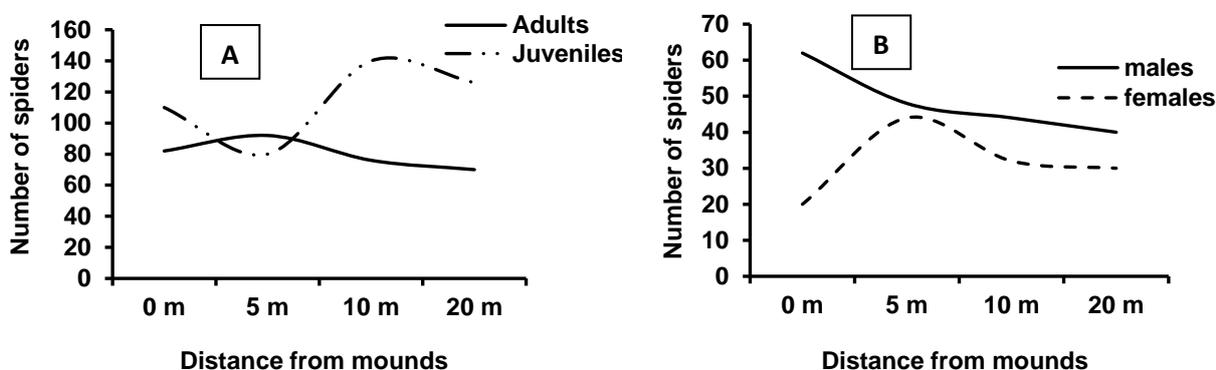
Species	5 m		10 m		20 m	
	Estimate	p	Estimate	p	Estimate	P
<i>Cyphonisia cf. kissi</i>	0.376	0.708	0.785	0.436	-0.834	0.408
<i>Ctenus</i> sp. 1	-0.463	0.645	1.022	0.311	1.280	0.206
<i>Ctenus</i> sp. 2	-1.117	0.269	0.000	1.000	0.239	0.812
<i>Pardosa injucunda</i>	1.531	0.132	0.654	0.516	0.000	1.000
<i>Langelurillus</i> sp.	-2.183	0.034*	-1.608	0.114	-1.063	0.293
<i>Oxyopes</i> sp. 1	0.241	0.811	2.399	0.020*	1.578	0.121
<i>Charminus cf. atomarius</i>	1.255	0.215	0.790	0.433	0.509	0.613
<i>Nephila fenestrata</i>	0.000	1.000	0.478	0.635	-0.180	0.858
<b>Total</b>	<b>-0.045</b>	<b>0.964</b>	<b>1.928</b>	<b>0.059</b>	<b>0.266</b>	<b>0.792</b>

### VI.3.3. Distribution of spiders on termitaria and in woodland matrix according to age and sex

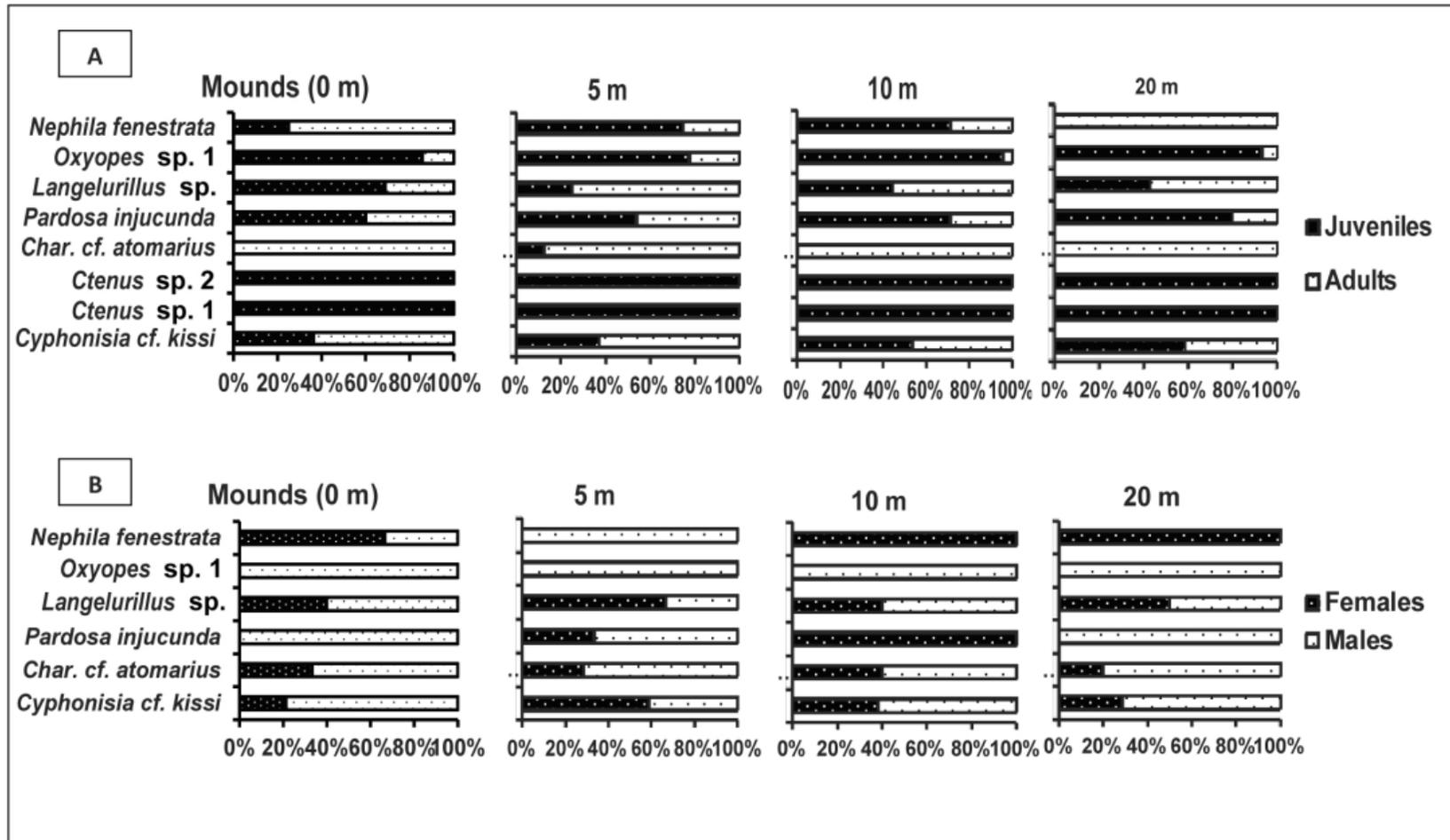
Of the 776 identified specimens, 456 were juveniles (58.76% of the sample). As for the sex ratio of the adults, there were 194 (60.63%) males and 126 (39.37%) females or a ratio of 1/0.65. On the termite mounds, males (62) were about three times as abundant as females (20) (sex ratio 1.00 male : 0.32 female) (Fig. 6.4).

There is no significant difference between the number of spiderlings and adults found on the termite mounds ( $t = -1.1015$ ;  $p = 0.29$ ), 5 m ( $t = 0.6841$ ;  $p = 0.51$ ) and 10 m from these structures ( $t = -2.1136$ ;  $p = 0.054$ ), but further away, the difference becomes significant ( $V = 14.5$ ;  $p = 0.03$ ), with much higher numbers of juveniles than adults. A significant difference also exists between the number of males and the females on termite mounds ( $V = 4.5$ ;  $p = 0.02$ ) but not in any one of the three sampling distances in the woodland matrix ( $p > 0.05$ ).

Furthermore, an analysis of the abundance of the eight most frequent spider species can reveal that no *Nephila fenestrata* females or juveniles were respectively observed at 5 and 20 m from termite mounds. No males of this species were also collected beyond 10 m from mounds. *Oxyopes* sp. 1 females were totally absent but many juveniles and very few males were collected. *Pardosa injucunda* females were only observed between 5 to 10 m from termite mounds but juveniles were present throughout. Adults of both sexes of *Ctenus* sp. 1 and *Ctenus* sp. 2 were totally absent but with many juveniles present, whereas in *Charminus* cf. *atomarius* very few juveniles were recorded (Fig. 6.5).



**Fig. 6.4.** Number of spiders according to age (A) and sex (B) observed on termite mounds (0 m) and in woodland matrix (5 m, 10 m, 20 m from termite mounds) in Rumonge woodland.



**Fig. 6.5.** Proportion (in %) of spiders according to their age (A) and sex (B) for the eight most abundant species found on termite mounds and in the woodland matrix in Rumonge miombo woodland (*Char.*: *Charminus*).

## VI.4. Discussion

### VI.4.1. Richness and diversity of spider populations

Nineteen families of spiders representing 39 species, mainly ground-dwelling, were sampled by pitfalls on 14 termite mounds and the surrounding woodland matrix in Rumonge woodland in southwestern Burundi. Nzigidahera & Ruberandanga (2007) used vegetation beating to sample 12 families with 90 species, mostly web-builders, in three strata of vegetation in Nkayamba woodland, a neighbouring miombo of Rumonge woodland. This is particularly low when compared to the results of Russell-Smith (2002) and Haddad & Russell-Smith (2009) who respectively collected 40 and 54 families representing 229 and 493 species within the Mkomazi Game Reserve in Tanzania. Indeed, they used several other collecting methods and the area sampled was several hundred times larger than in Burundi. Furthermore, the collecting effort was many times higher than ours. It is therefore not surprising that, according to our rarefaction curves, further samplings will discover more species in our study area, particularly in the woodland matrix.

It is also not surprising to observe a high variability around the average number of spiders present at the four sampling levers. Indeed, for most ecological data sets, the variance is often even larger than the mean (Zuur *et al.* 2009), and this phenomenon is called overdispersion (McCullagh & Nelder 1983, Dobson 2002, Venables & Ripley 2002, Zuur *et al.* 2009).

We observed that the richness and specific diversity were higher on termite mounds when compared to those of the woodland matrix up to 10 m from the mounds. This observed difference is mainly due to the species *Cyphonisia cf. kissi*, *Langelurillus* sp. and *Andromma* sp., which were more abundant on termite mounds or their vicinity than in the woodland matrix. Conversely, *Oxyopes* sp. 1, *Ctenus* sp. 1 and *Pardosa injucunda* were mostly found in the woodland matrix. Costa *et al.* (2009) noted that Salticidae and Barychelidae lived in *Cornitermes* nests which probably provided them with shelter and a food source. Haddad & Wesłowska (2006) studied the biology of *Stenaelurillus natalensis* feeding on *Odontotermes* termites. Wesłowska & Cumming (1999, 2002) also observed Salticidae hunt and eat *Odontotermes* in their mounds and galleries, or looking for different prey in abandoned mounds of *Trinervitermes* (Wesłowska & Haddad 2002, Haddad & Dippenaar-Schoeman 2002, 2006). Besides the Salticidae, predation on termites has also been noted in Gnaphosidae, Ammoxenidae and Theridiidae (Dean 1988, Eberhard 1990, Van den Berg &

Dippenaar-Schoeman 1991, Dippenaar-Schoeman *et al.* 1996a,b, Dippenaar-Schoeman & Harris 2005, Marshall *et al.* 2015, Petráková *et al.* 2015) and in Zodariidae (Jocqué & Dippenaar-Schoeman 1992). Nevertheless, Oxyopidae, Ctenidae and Lycosidae are not specialized in hunting termites and would have a varied diet consisting of prey found randomly during hunting, unlike *Andromma* sp. which would benefit from their association with termite mounds (Jocqué unpublished).

The association of *Andromma* with termite mounds had not yet been reported (Jocqué unpublished), and further research is necessary to elucidate the nature of this relationship, as the ecology of spiders associated with termite mounds is still very poorly known (Wesołowska & Cumming 1999).

#### **VI.4.2. Role of termite mounds on the distribution of spiders in miombo ecosystems**

In general, the termitaria seem to not have an influence on the spatial distribution of spider species in Rumonge woodland. Being areas of vegetation islands of bushes (Malaisse 1979, Campbell 1996, Joseph *et al.* 2011) and of high tree regeneration (Traoré *et al.* 2008), those structures may impede trapping method effectiveness. Indeed, according to Greenslade (1964) and Melbourne (1999), an increase in structural complexity of vegetation around pitfall traps can result in a reduction in the catch. Melbourne (1999) hypothesized this to be due to an increase in the total surface area available for invertebrates to move on in structurally complex habitats. This causes a decrease in the effectiveness of pitfall traps, reducing their overall catch, particularly for larger species or those primarily active on the soil surface (Greenslade 1964). Since vegetation structure changes according to seasons, this may also affect the number of specimens caught (Greenslade 1964, Melbourne 1999). Luff (1975) and Topping & Sunderland (1992) effectively found that numbers of spiders caught in pitfall traps were influenced by vegetation density surrounding the traps, with lower catches in dense grassland than in areas with much bare ground.

In a Zimbabwean miombo, Chari (2011) also found that termite mounds themselves did not influence spider abundance, except in cases of perturbation by herbivores. Indeed, the spatial distribution of spiders, previously assumed to be related to interspecific competition, was found to be in relation with environmental conditions (Wise 1993). In a Kenyan savanna, Pringle *et al.* (2010) found that *Macrotermes* nests exerted an indirect role on the abundance and spatial distribution of spiders and their predators (geckos). Indeed, these authors noticed

that when the size of trees where many spiders were observed decreased away from termite mounds, the number of geckos decreased as well.

The apparent absence of influence of termite mounds on spider populations in Rumonge woodland could result from the stability of its woodland matrix by providing them food sources, reproductive sites, protection against enemies and a favourable microclimate. Indeed, like other miombo ecosystems, Rumonge woodland is deciduous and becomes entirely leafless in the dry season (Fig. 6.S1). Nevertheless, while fires often burn up all the grass and leaf litter in other miombo areas during the dry season (Campbell *et al.* 1996), Rumonge woodland has been protected and guarded since 1980 (Nzigidahera 2000). Further study could analyse if spiders synchronise their life activities, such as mating period, reproduction, predation, etc. to the miombo vegetation phenology. Although our study area is sunny most of the year (Reekmans 1980), we presume that there is no considerable seasonal variation in temperature in the region (Lewalle 1972).

The difference in abundance of spiders between mounds and the surrounding woodland in Rumonge woodland might have been influenced by differing vegetation densities along the four sampling levers. Indeed, mounds are characterized by high tree regeneration (Traoré *et al.* 2008), bushes and evergreen thickets comparatively to the woodland matrix having a poorly covered soil layer (Campbell *et al.* 1996).

#### **VI.4.3. Distribution of spiders on termitaria and in woodland matrix according to age and sex**

Most of specimens identified were juveniles (58.76% of the sample). Among adults, sex-ratio was 1.00 male : 0.65 female.

The abundance of juveniles in spider samples is a very common phenomenon (Arango *et al.* 2000, Jiménez-Valverde & Lobo 2006). In a Brazilian savanna, Mineo *et al.* (2010) also observed that the overall sex-ratio of adult spiders showed a male-bias (1.00 male : 0.27 female). Nevertheless, the proportions are subject to seasonal (Mineo *et al.* 2010, Arango *et al.* 2000, Jiménez-Valverde & Lobo 2006) and annual variability (Van den Berg & Dippenaar-Schoeman 1991) especially in tropical regions (Wolda 1988).

Statistically, we noted that no significant difference between the number of juveniles and adults was observed on termite mounds and up to 10 m in the woodland matrix but after that distance juveniles became significantly more frequent. The difference between numbers of males and females is also statistically significant on termite mounds (sex-ratio 1.00 male :

0.32 female) but not in the woodland matrix. Males may be more active while searching for mates and find locomotion easier even on a termite mound than in the woodland matrix. This observation recalls the work of Mineo *et al.* (2010) in Brazil. Those authors postulated that, during the reproductive season, male spiders were probably more active searching for mates; consequently, they had a higher probability of being captured in the traps. As has already been noted above, we could also postulate that termite mounds are particularly not favoured sites for females and juveniles due to their nature of structural complexity.

The fact that spiders apparently avoid those structures could also be a strategic behaviour for maximizing their survival. Indeed, although they constitute an important source of prey items (Costa *et al.* 2009), termite mounds shelter reptiles, birds, wasps and mammals, particularly shrews (Wesołowska & Cumming 1999, Fleming & Loveridge 2003, Joseph *et al.* 2011) that are important predators of spiders (Wesołowska & Cumming 2002, Sharma *et al.* 2010, Foelix 2011). Nevertheless, Costa *et al.* (2009) noted in Brazil that Salticidae juveniles were associated with *Cornitermes* nests, which they probably used as both a food source and reproduction site. In a Tanzanian ecosystem, de Visser *et al.* (2008) found that spiders living in nests of *Macrotermes*, *Odontotermes* and *Trinervitermes* did not feed directly on termites but on their cohabitants. Further research is needed to explain the low abundance of spiders on termite mounds. Since the phenology of most African spiders (Wesołowska & Cumming 1999) and particular that of our study area is poorly known, this interpretation is conditional. It is evident that more research in function of the seasonality is needed to improve our results.

Given that pitfall trapping method is particularly a poor predictor of abundance (Leather 2005, Desender & Maelfait 1986), it would be hazardous to describe relationships between females and juveniles on the base of the present data. Further studies combining different sampling methods and of long duration are necessary for understanding the structure and organisation of spider populations that colonise termite mounds and the matrix woodland in miombo woodland. Moreover, our pitfall samples contained an unusually high number of juvenile *Nephila fenestrata*. The only possible explanation we could come up with for this phenomenon might be the geographical situation of our study area. The Imbo region, the western part of Burundi, and particularly the Rumonge woodland, in the vicinity of Lake Tanganyika, is subject to strong winds during most of the year (Reekmans 1980). Further studies might reveal whether these winds destroy webs of juvenile *Nephila* and if so, how these spiders survive and deal with this stressful environment.

## V.5. Conclusion

The results of this study apparently show that termite mounds have a negligible influence on the spatial distribution of spiders in the miombo woodland in southwestern Burundi. Only three (*Cyphonisia cf. kissi*, *Langelurillus* sp. and *Andromma* sp.) of the 39 species recorded, mainly ground-dwelling wandering spiders, seem to be associated with *Odontotermes* sp. and *Pseudacanthotermes spiniger* termitaria. In general, spiders are more frequently observed in the woodland matrix that appears to provide better conditions than mounds in terms of food sources, space for reproduction and development. This could be related to the stability of the woodland matrix which is protected against fires, clearing, etc. by local authorities.

Being complex habitats, as compared to the woodland matrix, the vegetation structure of termitaria appears to have a restrictive influence on ground-dwelling wandering spiders.

Even if Melbourne (1999) and Greenslade (1964) postulated that pitfalls should not be used to compare habitats that have a field-layer that is structurally dissimilar, our observations appear to corroborate those made by other authors like Luff (1975) and Topping & Sunderland (1992). Nevertheless, the sampling periods for this study were taken at random, regardless the seasonal variations that have an important bearing on the phenology of the spiders. So, our results only sampled a small proportion of the spider fauna to give an indication of the influence of termite mounds. Further research, particularly taking into account many termite mounds and lasting for longer periods, would be relevant to obtain a clearer picture of the abundance, species richness and structure of spider populations colonising termitaria and the woodland matrix within miombo woodland of southwestern Burundi.

## Acknowledgements

We are indebted to P. Jaeger, L. Lotz and W. Wesółowska for identifications and to Clément Tisseuil for his contribution to the data analyses. Thanks also to authorities of the Institut National pour l'Environnement et la Conservation de la Nature (INECN, Burundi) for allowing us to conduct research in their nature reserve, particularly for the collaboration with their agents in Rumonge. This work was supported by the Burundian Government, the Office of International Relations and Cooperation of Université Libre de Bruxelles and grants from the Fonds David et Alice Van Buuren (ULB).

## VI.6. References

- ARANGO, A. M., RICO-GRAY, V. & PARRA-TABLA, V. 2000: Population structure, seasonality, and habitat use by the green lynx spider *Peucetia viridans* (Oxyopidae) inhabiting *Cnidoscolus aconitifolius* (Euphorbiaceae). *Journal of Arachnology* 28: 185–194.
- BAPTISTA, S. L., PINTO, P. V., FREITAS, M. C., CRUZ, C. & PALMEIRIM, J. M. 2012: Geophagy by African ungulates: the case of the critically endangered giant sable antelope of Angola (*Hippotragus niger variani*). *African Journal of Ecology* 51: 139–146.
- BENOIT, P. L. G. 1966: Les Barychelidae-Barychelinae africains et malgaches (Aran.-Orthogn.). *Revue de Zoologie et de Botanique Africaines* 74: 209–241.
- BLANDIN, P. 1978: Etudes sur les Pisauridae africaines IX. Mise au point sur les genres *Cispus* Simon, 1898 et *Charminus* Thorell, 1899 (Araneae - Pisauridae - Pisaurinae). *Revue Zoologique Africaine* 92: 37–76.
- CAMPBELL, B., FROST, P. & BYRON, N. 1996: Miombo woodlands and their use: Overview and key issues. In B. Campbell (eds.), *The Miombo in Transition: Woodlands and Welfare in Africa*. Bogor, Center for International Forestry Research: 1–10.
- CHARI, L. D. 2011: *The influence of large, vegetated termitaria and large herbivores on spider (Araneae) diversity in miombo woodlands*. Unpublished M.Sc. thesis, University of Zimbabwe.
- CODDINGTON, J. A., YOUNG, L. H. & COYLE, F. A. 1996: Estimating spider species richness in a southern Appalachian cove hardwood forest. *The Journal of Arachnology* 24: 111–128.
- COLWELL, R. K. 2013: *EstimateS, version 9.1.0*. University of Connecticut, online at <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/index.html>
- COSTA, D. A., De CARVALHO, R. A., FILHO, G. F. L. & BRANDÃO, D. 2009: Inquilines and invertebrate fauna associated with termite nests of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) in the Emas National Park, Mineiros, Goiás, Brazil. *Sociobiology* 53(2B): 443–453.

- De VISSER, S., FREYMANN, B. & SCHNYDER, H. 2008: Trophic interactions among invertebrates in termitaria in the African savanna: a stable isotope approach. *Ecological Entomology*: 1–7.
- DEAN, W. R. J. 1988: Spider predation on termites (Hodotermitidae). *Journal of the Entomological Society of Southern Africa* 51: 147–148.
- DESENDER, K. & MAELFAIT, J. P. 1986: Pitfall trapping within enclosures: a method for estimating the relationship between the abundances of coexisting carabid species (Coleoptera: Carabidae). *Holarctic Ecology* 9: 245–250.
- DIPPENAAR-SCHOEMAN, A.S. & HARRIS, R. 2005: Food storage by a wandering ground spider (Araneae: Ammoxenidae: *Ammoxenus*). *Journal of Arachnology* 33: 850–851.
- DIPPENAAR-SCHOEMAN, A. S., De JAGER, M. & Van den BERG, A. 1996a: Behaviour and biology of two species of termite-eating spiders, *Ammoxenus amphalodes* and *A. daedalus* (Araneae: Ammoxenidae), in South Africa. *African Plant Protection* 2: 15–17.
- DIPPENAAR-SCHOEMAN, A. S., De JAGER, M. & Van den BERG, A. 1996b: *Ammoxenus* species (Araneae: Ammoxenidae) – specialist predators of harvester termites in South Africa. *African Plant Protection* 2: 103–109.
- DIPPENAAR-SCHOEMAN, A.S. & JOCQUÉ, R. 1997: *African spiders. An identification manual*. Pretoria, ARC-Protection Research Institute.
- DOBSON, A. J. 2002: *An Introduction to Generalized Linear Models. Second edition*. Florida, Chapman & Hall.
- EBERHARD, W. G. 1991: *Chrosiothes tonala* (Araneae, Theridiidae): A web-building spider specializing on termites. *Psyche* 98: 7–20.
- FITZPATRICK, M. J. 2007: A taxonomic revision of the Afrotropical species of *Zelotes* (Arachnida: Araneae: Gnaphosidae). *Bulletin of the British Arachnological Society* 14: 97–172.
- FLEMING, P. A. & LOVERIDGE, J. P. 2003: Miombo woodland termite mounds: resource islands for small vertebrates ? *Journal of Zoology, London* 259: 161–168.
- FOELIX, R. F. 2011: *Biology of Spiders. 3<sup>rd</sup> edition*. New York, Oxford University Press.
- GIST, C. S. & CROSSLEY, D. A. 1973: A method for quantifying pitfall trapping. *Environmental Entomology* 2: 951–952.
- GREENSLADE, P. J. M. 1964: Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae (Coleoptera). *Journal of Animal Ecology* 33: 301–310.

- HADDAD, C. R. & DIPPENAAR-SCHOEMAN, A. S. 2002: The influence of mound structure on the diversity of spiders (Araneae) inhabiting the abandoned mounds of the snouted harvester termite *Trinervitermes trinervoides*. *Journal of Arachnology* 30(2): 403–408.
- HADDAD, C. R. & DIPPENAAR-SCHOEMAN, A. S. 2006: Spiders (Arachnida: Araneae) inhabiting abandoned mounds of the snouted harvester termite *Trinervitermes trinervoides* (Sjöstedt) (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae) in the Free State, with notes on their biology. *Navorsinge van die Nasionale Museum, Bloemfontein* 22(1): 1–15.
- HADDAD, C. R. & RUSSELL-SMITH, A. 2009: Spider family composition and species richness patterns in two savannah habitats along the eastern coastal plain of Africa. *African Journal of Ecology* 48: 418–427.
- HADDAD, C. R. & WESOŁOWSKA, W. 2006: Notes on taxonomy and biology of two *Stenaelurillus* species from southern Africa (Araneae: Salticidae). *Annales Zoologici* 56(3): 575–586.
- HAKIZIMANA, P. 2012: *Analyse de la composition, de la structure spatiale et des ressources végétales naturelles prélevées dans la forêt dense de Kigwena et dans la forêt claire de Rumonge au Burundi*. Ph.D. thesis, Université Libre de Bruxelles.
- HARRIS, W. V. 1966: The role of termites in tropical forestry. *Insectes Sociaux* 4: 255–266.
- HOLDO, R. M. & McDOWELL, L. R. 2004: Termite mounds as nutrient-rich food patches for elephants. *Biotropica* 36(2): 231–239.
- HOLLAND, J. M. & SMITH, S. 1999: Sampling epigeal arthropods: an evaluation of fenced pitfall traps using mark-release-recapture and comparisons to unfenced pitfall traps in arable crops. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 91: 347–357.
- JIMÉNEZ-VALVERDE, A. & LOBO, J. M. 2006: Establishing reliable spider (Araneae, Araneidae and Thomisidae) assemblage sampling protocols: estimation of species richness, seasonal coverage and contribution of juvenile data to species richness and composition. *Acta oecologica* 30: 21–32.
- JOCQUÉ, R. & DIPPENAAR-SCHOEMAN, A. S. 1992: Two new termite-eating *Diores* species (Araneae, Zodariidae) and some observations on unique prey immobilization. *Journal of Natural History* 26: 1405–1412.
- JOCQUÉ, R., SAMU, F. & BIRD, T. 2005: Density of spiders (Araneae: Ctenidae) in Ivory Coast rainforests. *Journal of Zoology, London* 266: 105–110.

- JOHNSTON, J. M. 2000: The contribution of microarthropods to aboveground food webs: a review and model of belowground transfer in a coniferous forest. *American Midland Naturalist* 143(1): 226–238.
- JOSEPH, G. S., CUMMING, G. S., CUMMING, D. H. M., MAHLANGU, Z., ALTWEGG, R. & SEYMOUR, C. L. 2011: Large termitaria act as refugia for tall trees, deadwood and cavity-using birds in a miombo woodland. *Landscape Ecology* 26: 439–448.
- JOUQUET, P., TRAORÉ, S., CHOOSAI, C., HARTMANN, C. & BIGNELL, D. 2011: Influence of termites on ecosystem functioning. Ecosystem services provided by termites. *European Journal of Soil Biology* 47: 215–222.
- KEMPTON, R. A. & TAYLOR, L. R. 1974: Log-series and log-normal parameters as diversity determinants for the Lepidoptera. *Journal of Animal Ecology* 43: 381–399.
- LAPINSKI, W. & TSCHAPKA, M. 2013: Habitat use in an assemblage of Central American wandering spiders. *Journal of Arachnology* 41(2): 151–159.
- LEATHER, S. 2005: *Insect Sampling in Forest Ecosystems*. Malden, Blackwell Publishing.
- LEWALLE, J. 1972: Etage de végétation du Burundi occidental. *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique* 42(1/2): 1–247.
- LUFF, M. L. 1975: Some features influencing the efficiency of pitfall traps. *Oecologia* 19: 345–357.
- MAGURRAN, A. E. 1998: *Ecological Diversity and Its Measurement*. New Jersey, Princeton University.
- MAGURRAN, A. E. 2004: *Measuring Biological Diversity*. Malden, Blackwell Publishing.
- MALAISSÉ, F. 1979: L'homme dans la forêt claire zambézienne. Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (Miombo). *African Economic History* 7: 38–64.
- MARSHALL, S. A., BORKENT, A., AGNARSSON, I., OTIS, G. W., FRASER, L. & d'ENTREMONT, D. 2015: New observations on a neotropical termite-hunting theridiid spider: opportunistic nest raiding, prey storage, and ceratopogonid kleptoparasites. *Journal of Arachnology* 43: 419–421.
- MELBOURNE, B. A. 1999: Bias in the effects of habitat structure on pitfall traps: an experimental evaluation. *Australian Journal of Ecology* 24: 228–239.
- MCCULLAGH, P. & NELDER, J. A. 1983: *Generalized Linear Models. Monographs on Statistics and Applied Probability*. London, Chapman & Hall.
- MINEO, M. F., DEL-CLARO, K. & BRESCOVIT, A. D. 2010: Seasonal variation of ground spiders in a Brazilian savanna. *Zoologia* 27(3): 353–362.

- MODIBA, M. A., DIPPENAAR, S. M. & DIPPENAAR-SCHOEMAN, A. S. 2005: A checklist of spiders from Sovenga Hill, an inselberg in the Savanna Biome, Limpopo Province, South Africa (Arachnida: Araneae). *Koedoe* 48(2): 109–115.
- MORRIS, M. G. & LAKHANI, K. H. 1979: Responses of grassland invertebrates to management by cutting. I. Species diversity of Hemiptera. *Journal of Applied Ecology* 16(1): 77–98.
- NZIGIDAHERA, B. 2000: *Analyse de la diversité biologique végétale nationale et identification des priorités pour sa conservation*. Bujumbura, INECN.
- NZIGIDAHERA, B. & JOCQUÉ, R. 2010a: On new species of *Microdiores* (Araneae, Zodariidae) from central and east Africa. *ZooKeys* 48: 11–19.
- NZIGIDAHERA, B. & JOCQUÉ, R. 2010b: Two new species of *Cydrela* (Araneae, Zodariidae) extending the distribution of the genus into central Africa. *Zootaxa* 2578: 62–68.
- NZIGIDAHERA, B. & RUBERANDANGA, A. 2007: Analyse comparative des peuplements aranéologiques de forêt claire et de plantation à *Elaeis guineensis* de Nkayamba. *Bulletin Scientifique de l'INECN* 4: 23–29.
- PEET, R. K. 1974: The Measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 285–307.
- PEKÁR, S. 2004: Predatory behaviour of two European ant-eating spiders (Araneae, Zodariidae). *Journal of Arachnology* 32(1): 31–41.
- PEKÁR, S. & TOFT, S. 2015: Trophic specialisation in a predatory group: the case of prey-specialised spiders (Araneae). *Biological Reviews* 90: 744–761.
- PEKÁR, S., CODDINGTON, J.A. & BLACKLEDGE, T.A. 2012: Evolution of stenophagy in spiders (Araneae): evidence based on the comparative analysis of spider diets. *Evolution* 66(3): 776–806.
- PETRÁKOVÁ, L., LÍZNAROVÁ, E., PEKÁR, S., HADDAD, C. R., SENTENSKÁ, L. & SYMONDSON, W. O. C. 2015: Discovery of a monophagous true predator, a specialist termite-eating spider (Araneae: Ammoxenidae). *Scientific Reports* 5(14013): 1–10.
- PRASIFKA, J. R., LOPEZ, M. D., HELLMICH, R. L., LEWIS, L. C. & DIVELY, G. P. 2007: Comparison of pitfall traps and litter bags for sampling ground-dwelling arthropods. *Journal of Applied Entomology* 131(2): 115–120.

- PRINGLE, R. M., DOAK, D. F., BRODY, A. K., JOCQUÉ, R. & PALMER, T.M. 2010: Spatial pattern enhances ecosystems functioning in an African savanna. *PLoS Biology* 8(5): 1–12.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2015: *R, version 3.1.3*. Foundation for Statistical Computing, online at <http://www.R-project.org/>
- REEKMANS, M. 1980: La végétation de la plaine de la basse Rusizi (Burundi). *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 50: 401–444.
- RISHIRUMUHIRWA, T. 2000: *Gestion et conservation des sols dans les tropiques humides d'altitude: Cas du Burundi - Région des Grands lacs*. Document du Département de génie rural, Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne.
- ROSENZWEIG, M. L. 1995: *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge, Cambridge University Press.
- RUSSELL-SMITH, A. 2002: Comparison of the diversity and composition of ground-active spiders in Mkomazi game reserve, Tanzania and Etosha national park, Namibia. *Journal of Arachnology* 30: 383–388.
- SEYMOUR, C.L., MILEWSKI, A.V., MILLS, A.J., JOSEPH, G.S., CUMMING, G.S., CUMMING, D.H.M. & MAHLANGU, Z. 2014: Do the large termite mounds of *Macrotermes* concentrate micronutrients in addition to macronutrients in nutrient-poor African savannas ? *Soil Biology & Biochemistry* 68: 95–105.
- SHARMA, S., VYAS, A. & SHARMA, R. 2010: Diversity and abundance of spider fauna of Narmada river at Rajghat (Barwani) (Madhya Pradesh) India. *Researcher* 2(11): 1–5.
- TAYLOR, L. R. 1978: Bates, Williams, Hutchinson - a variety of diversities. In L. A. Mound & N. Warloff (eds.), *Diversity of Insect Faunas: 9<sup>th</sup> Symposium of the Royal Entomological Society*. Oxford, Blackwell: 1–18.
- TOPPING, C. J. & SUNDERLAND, K. D. 1992: Limitations to the use of pitfall traps in ecological studies exemplified by a study of spiders in a field of winter wheat. *Journal of Applied Ecology* 29: 485–491.
- TORRES, J. A., THOMAS, R., LEAL, M. & GUSH, T. 2000: Ant and termite predation by the tropical blindsnake *Typhlops platycephalus*. *Insectes Sociaux* 47: 1–6.
- TRAORÉ, S., NYGARD, R., GUINKO, S. & LEPAGE, M. 2008: Impact of *Macrotermes* termitaria as a source of heterogeneity on tree diversity and structure in a Sudanian savannah under controlled grazing and annual prescribed fire (Burkina Faso). *Forest Ecology and Management* 255: 2337–2346.

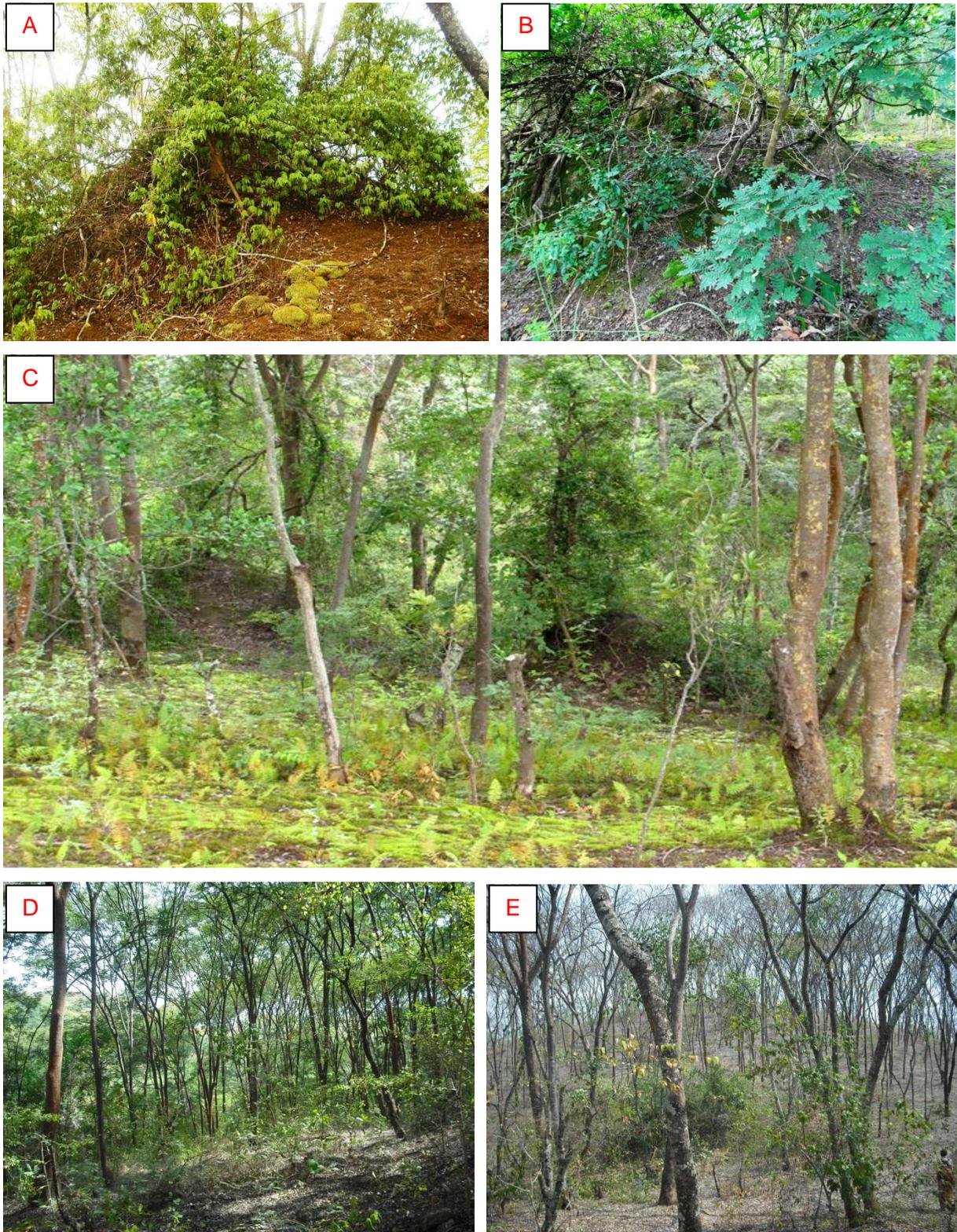
- UETZ, G. W. 1992: Foraging strategies of spiders. *Trends in Ecology and Evolution* 7(5): 155–158.
- UETZ, G. W. & UNZICKER, J. D. 1976: Pitfall trapping in ecological studies of wandering spiders. *Journal of Arachnology* 3: 101–111.
- VASCONCELLOS-NETO, J., ROMERO, G. Q., SANTOS, A. J. & DIPPENAAR-SCHOEMAN, A. S. 2007: Associations of spiders of the genus *Peucetia* (Oxyopidae) with plants bearing glandular hairs. *Biotropica* 39(2): 221–226.
- VAN den BERG, A. & DIPPENAAR-SCHOEMAN, A. S. 1991: Ground-living spiders from an area where the harvester termite *Hodotermes mossambicus* occurs in South Africa. *Phytophylactica* 23: 247–253.
- VAN der MERWE, M., DIPPENAAR-SCHOEMAN, A. S. & SCHOLTZ, C. H. 1996: Diversity of ground living spiders at Ngome State Forest Kwazulu Natal. A comparative survey in indigenous forest and pine plantations. *African Journal of Ecology* 34: 342–350.
- VAN NIEKERK, P. & DIPPENAAR-SCHOEMAN, A. S. 1994: A revision of the Afrotropical species of *Peucetia* (Araneae: Oxyopidae). *Entomology Memoir of the Department of Agriculture of the Republic of South Africa* 89: 1–50.
- VENABLES, W. N. & RIPLEY, B. D. 2002: *Modern applied statistics with S. Fourth edition.* New York, Springer.
- WARD, D. F., NEW, T. R. & YEN, A. L. 2001: Effects of pitfall trap spacing on the abundance, richness and composition of invertebrate catches. *Journal of Insect Conservation* 5: 47–53.
- WARUI, C. M., VILLET, M. H., YOUNG, T. P. & JOCQUÉ, R. 2005: Influence of grazing by large mammals on the spider community of a Kenyan savanna biome. *Journal of Arachnology* 33(2): 269–279.
- WATSON, J. P. 1967: A termite mound in an Iron Age burial ground in Rhodesia. *Journal of Ecology* 55(3): 663–669.
- WESOŁOWSKA, W. & CUMMING, M. S. 1999: The first termitivorous jumping spider (Araneae: Salticidae). *Bulletin of the British Arachnological Society* 11(5): 204–208.
- WESOŁOWSKA, W. & CUMMING, M. S. 2002: *Mashonarus guttatus*, gen. and sp. n., the second termitivorous jumping spider from Africa (Araneae: Salticidae). *Bulletin of the British Arachnological Society* 12(4): 165–170.

- WESOŁOWSKA, W. & HADDAD, C. R. 2002: A new termitivorous jumping spider from South Africa (Araneae Salticidae). *Tropical Zoology* 15: 197–207.
- WISE, D. H. 1993: *Spiders in Ecological Webs*. Cambridge, Cambridge University Press.
- WHITE, F. 1983: The vegetation map of Africa: A descriptive memoir. United Nations Educational Scientific and Cultural Organization. *Natural Resources Research* 20: 1–356.
- WOLDA, H. 1988: Insect seasonality: Why ? *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 1–18.
- ZUUR, A. F., IENO, E. N., WALKER, N. J., SAVELIEV, A. A. & SMITH, G. M. 2009: *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. New York, Series Editors.

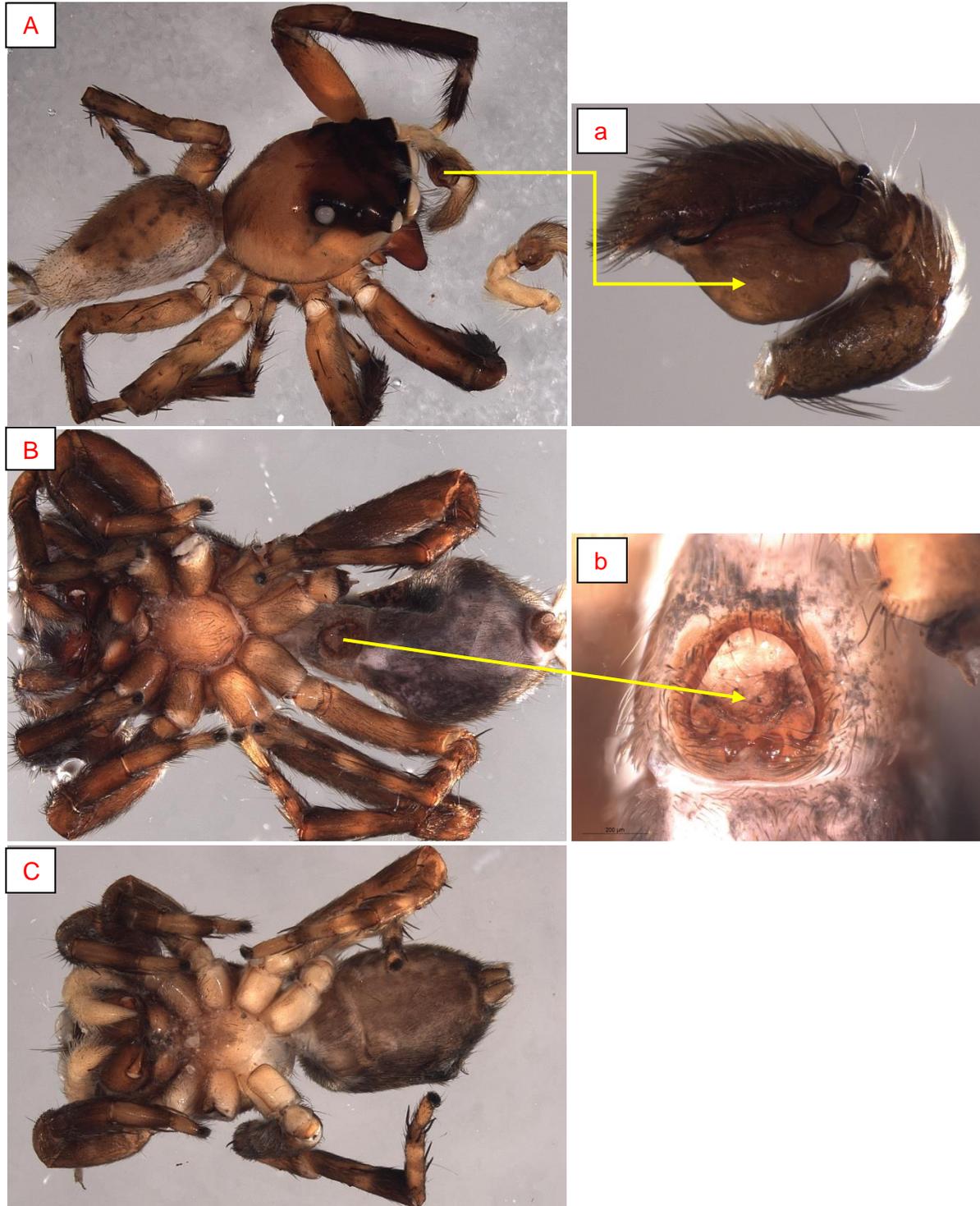
### Supplementary information

**Table 6.S1.** Abundance of spiders recorded on termite mounds (0 m) and in woodland matrix (5 m, 10 m and 20 m from mounds) in Rumonge miombo woodland (southwestern Burundi).

Family	Species	Distance from termite mound				TOT
		0 m	5 m	10 m	20 m	
Araneidae	<i>Argiope</i> sp.	0	0	2	2	4
	<i>Gasteracantha versicolor</i> Walckenaer, 1841	0	0	2	0	2
Barychelidae	<i>Cyphonisia</i> cf. <i>kissi</i>	44	50	57	32	183
	<i>Cyphonisia itombwensis</i> Benoit, 1966	0	3	0	0	3
Corinnidae	<i>Copa flavoplumosa</i> Simon, 1886	9	8	2	7	26
Ctenidae	<i>Anahita aculeata</i> (Simon, 1897)	2	0	2	8	12
	<i>Ctenus</i> sp. 1	6	4	12	14	36
	<i>Ctenus</i> sp. 2	16	8	16	18	58
	<i>Ctenus</i> sp. 3	2	0	0	0	2
Cyrtacheniidae	<i>Ancylotrypa</i> sp.	4	0	2	5	11
Eutichuridae	<i>Cheiracanthium furculatum</i> Karsch, 1897	1	0	0	1	2
Gnaphosidae	<i>Zelotes</i> cf. <i>andreinii</i> Reimoser, 1937	4	4	6	3	17
Linyphiidae	<i>Holmelgonia brachystegiae</i> (Jocqué, 1981)	6	0	0	3	9
Liocranidae	<i>Andromma</i> sp.	16	2	0	0	18
Nephilidae	<i>Nephila fenestrata</i> Thorell, 1859	8	8	11	7	34
Oxyopidae	<i>Oxyopes</i> sp. 1	12	14	43	29	98
	<i>Oxyopes</i> sp. 2	2	4	2	3	11
Palpimanidae	<i>Palpimanus</i> sp.	0	0	0	1	1
	<i>Scelidocteus</i> sp.	0	0	1	0	1
Pisauridae	<i>Charminus</i> cf. <i>atomarius</i> (Lawrence, 1942)	6	15	11	9	41
	<i>Euprosthops</i> sp.	0	0	2	0	2
Lycosidae	<i>Hippasa</i> sp.	0	0	2	3	5
	<i>Pardosa injucunda</i> (O. Pickard-Cambridge, 1876)	10	24	15	10	59
Salticidae	<i>Cyrba simoni</i> Wijesinghe, 1993	2	0	0	2	4
	<i>Habrocestum</i> sp.	1	0	0	0	1
	<i>Hyllus argyrotoxus</i> Simon, 1902	6	0	8	5	19
	<i>Langelurillus</i> sp.	26	4	10	15	55
	<i>Salticidae</i> 1	0	3	0	0	3
	<i>Salticidae</i> 2	0	0	0	2	2
	<i>Stenaelurillus</i> sp.	0	0	2	0	2
	<i>Thiratoscirtus</i> sp.	0	1	0	5	6
	<i>Tusitala barbata</i> Peckham & Peckham, 1902	2	2	2	3	9
Scytodidae	<i>Scytodes</i> sp. 1	0	4	4	4	12
	<i>Scytodes</i> sp. 2	6	4	0	0	10
Sparassidae	<i>Olios</i> sp.	0	2	0	0	2
Tetragnathidae	<i>Meta</i> sp.	0	2	0	1	3
	<i>Leucauge</i> sp.	2	3	3	0	8
Zodariidae	<i>Cryptothelinae</i> sp.	2	1	0	0	3
	<i>Mallinella</i> sp.	0	0	0	2	2
	<b>Total abundance</b>	<b>195</b>	<b>170</b>	<b>217</b>	<b>194</b>	<b>776</b>
	<b>Number of Species</b>	<b>24</b>	<b>22</b>	<b>23</b>	<b>26</b>	<b>39</b>



**Fig. 6.S1.** Study area: (A, B) Termite mounds are islands of dense and lush vegetation as compared to the surrounding woodland matrix shown in (C); (D) vegetation in the rainy season; (E) Trees and shrubs are entirely leafless in the dry season but termite mounds remain green since they carry evergreen thickets. (Photos D. Nduwarugira).



**Fig. 6.S2.** In spiders, some segments of the palp of adult males (A) are modified into a secondary copulatory organ (a). In females (B), the palp remains simple but the external opening of the genitalia (b) is visible on the abdomen. These particular structures described in adults (males and females) are missing in juveniles (C). Illustration based on Salticidae specimens collected in this study. Digitalization and photo editing: R. Jocqué (MRAC).

## CHAPITRE VII

### DISCUSSION ET CONCLUSION GÉNÉRALES

#### VII.1. Ecologie et rôle des grandes termitières du miombo

##### VII.1.1. Structuration de la communauté de termites

Sur les 25 espèces de termites recensées dans notre zone d'étude, 22 (soit 88%) n'érigent pas de nids, ce qui montre l'importance de ces termites dans le miombo pourtant caractérisé par un nombre impressionnant de termitières (Frost 1996) (Chapitre 3). Dans le miombo du plateau de Nyika (Malawi), les espèces sans nids étaient 18 sur les 27 recensées, soit environ 67% (Donovan *et al.* 2002). Eggleton *et al.* (1996) ont quant à eux noté que les termites à nids ne représentaient qu'environ 12% de la richesse totale des termites dans la Réserve de Mbalmayo (Cameroun). Néanmoins, de nombreux auteurs ont souvent caractérisé des écosystèmes en s'appuyant essentiellement sur les espèces à nids visibles, parce que ces structures dominaient le paysage étudié, augmentant ainsi le risque de sous-estimer la richesse spécifique présente (Leather 2005). Toutefois, cet auteur a signalé que des termitières peuvent contribuer à l'enrichissement en termites dans un milieu. En effet, Dejean & Ruelle (1995) ont recensé 29 espèces de termites dans des nids de *Cubitermes* dans différents sites du Cameroun, tandis qu'au Kenya, Darlington (2012) a observé que 29 des 34 termitières de *Macrotermes* échantillonnées abritaient des espèces étrangères. Aussi, dans notre zone d'étude, à part *Astalotermes* sp. 6, d'ailleurs très peu fréquente (3 sur 1070 occurrences répertoriées), qui n'a été observée dans aucune des 56 termitières échantillonnées, toutes les autres espèces ont été rencontrées dans les termitières. À l'opposé, plusieurs espèces ont été rencontrées exclusivement ou principalement dans le sol des grandes termitières. Ce sont notamment les espèces *Cubitermes pallidiceps*, *Furculitermes soyeri*, *Promirotermes pygmaeus*, *Microtermes* sp., *Acholotermes* sp. 3 et *Anenteotermes* sp. 10. Quant aux deux espèces de *Microcerotermes* (*M. edantatus* et *M. parvus*) recensées, elles sont clairement associées à la végétation particulière que les termitières supportent. Ces résultats révèlent donc l'importance de ces structures dans la préservation de la diversité des termites du miombo, un écosystème particulièrement caractérisé par des feux chroniques (Trapnell *et al.* 1976, Frost 1996). Dans un miombo du Zimbabwe, Joseph *et al.* (2013) ont effectivement observé que les termitières de *Macrotermes* constituent des zones de refuge pour les termites, notamment en cas des feux. Des recherches ultérieures seraient nécessaires pour évaluer

l'existence ou non des compétitions interspécifiques entre les espèces cohabitant au sein des nids de Macrotermitinae bien que des interactions entre espèces semblent être faibles voire inexistantes dans la matrice forestière. En effet, dans notre zone d'étude, peu d'associations entre espèces ont été notées entre espèces de termites recensées.

En outre, bien que *Macrotermes* soit connu pour être à la base de l'édification des grands dômes de Macrotermitinae couramment rencontrés dans le miombo du Katanga (Lubumbashi, RDC) (Malaisse 1985, 1997, Mujinya *et al.* 2010, 2011, 2013, Erens *et al.* 2015a,b), du Zimbabwe (Watson 1967) et d'Angola (Baptista *et al.* 2012), ce genre de termite n'a été observé dans aucune des 56 termitières échantillonnées dans notre zone d'étude. Dans cette dernière, ce sont plutôt *Pseudacanthotermes spiniger* et *Odontotermes* sp. qui y construisent les dômes observés. Aussi, comme Kooyman et Onck (1987) l'ont noté à Kisii (Kenya), nous n'avons pas pu déterminer laquelle des deux espèces était la première à ériger les nids car elles ont souvent été trouvées ensemble au sein d'un même nid (vieux ou jeune).

Aussi, comme Hesse (1955) l'a souligné, les Macrotermitinae *P. spiniger* et *Odontotermes* sp. semblent ériger leurs nids à partir des substrats du sol de leur milieu et un des principaux résultats de ce travail est que cette activité se déroulerait indépendamment du pH local (Chapitre 4). Pendant cette édification, les termites incorporent dans le nid des particules fines du sol, et notamment du limon et de l'argile. Ce dernier substrat reste toujours plus abondant au sein des nids que dans leur entourage, quoique ces structures soient continuellement érodées et reconstruites suite aux perturbations qui s'opèrent dans la nature (Wood 1988). De plus, un autre fait important noté dans cette étude est que le nid des Macrotermitinae semble garder un taux de matière organique constant aussi longtemps qu'il est en activité, quels que soient sa taille ou son âge. Néanmoins, notre étude ne s'étant basée que sur 30 termitières encore en activité dans un environnement en abritant des centaines, des recherches ultérieures analysant un grand nombre de nids (jeunes, vieux ou même morts) seraient pertinentes pour approfondir cette dernière observation.

C'est donc grâce à cette teneur particulière en argile et en matière organique dans les grandes termitières de Macrotermitinae que ces structures seraient des sites privilégiés pour les Termitinae et les Cubitermitinae par rapport à la matrice forestière dans notre zone d'étude. En effet, bien que la nature exacte du régime alimentaire des termites se nourrissant dans le sol reste mal connue (Bignell *et al.* 1980, Bourguignon *et al.* 2009), ces termites consomment

un mélange de minéraux du sol et de la matière organique (John 2000) et une quantité importante d'éléments argileux (Boyer 1982).

Une analyse approfondie des facteurs responsables de la distribution de *Cubitermes pallidiceps* (Cubitermitinae) dans la forêt de Rumonge semble effectivement révéler que cette espèce fréquente les zones où la densité des arbres est faible et surtout là où le sol est riche en argile et en matière organique (Chapitre 5). Ce résultat rappelle le travail de Dangerfield (1990) dans un miombo du Zimbabwe qui a noté que *Cubitermes sankurensis* fréquente plus les zones à canopée ouverte, et surtout les observations d'Okwakol (1976) en Ouganda et Meyer *et al.* (1999) en Afrique du Sud qui ont observé que l'argile était toujours élevée dans les zones fréquentées par les *Cubitermes*. Cependant, dans notre zone d'étude, aucun nid de *C. pallidiceps* n'a été observé dans la forêt de Nkayamba pourtant plus perturbée et donc plus ouverte, avec beaucoup de hautes termitières (39 des 56 termitières échantillonnées), un sol plus argileux et riche en matière organique par rapport à la forêt de Rumonge où cette espèce avait d'abord été seulement recensée dans des hautes termitières (cfr Chapitre 3). L'ouverture de la canopée et la présence d'argile ne semblent donc pas être les seules conditions nécessaires à l'installation de *Cubitermes* dans un milieu. Des études ultérieures seraient pertinentes pour expliquer notamment le(s) cause(s) de l'absence de *Cubitermes* dans la forêt de Nkayamba.

### **VII.1.2. Rôle des grandes termitières du miombo dans conservation de la biodiversité aranéologique**

Bien que dans notre zone d'étude, les grands dômes de Macrotermitinae semblent avoir un rôle dans la conservation et la distribution de certaines espèces de termites, notamment les Termitinae et les Cubitermitinae, notre travail révèle que ces structures paraissent ne pas avoir une influence particulière sur la distribution des araignées (Chapitre 6). Pringle *et al.* (2010) ont aussi noté que les termitières de *Macrotermes* n'ont pas un rôle direct sur la distribution des araignées dans un écosystème du Kenya. Dans un miombo du Zimbabwe, Chari (2011) a aussi constaté que les grands dômes de *Macrotermes* n'exercent une influence sur les araignées qu'en cas de perturbation de cet écosystème par des herbivores, ce qui pousse les araignées à affluer vers ces structures. En effet, il existe des araignées associées à une espèce de plante donnée (Arango *et al.* 2000) ou à une végétation ayant une structure déterminée (Vasconcellos-Neto *et al.* 2007); une étude ultérieure est donc nécessaire pour identifier la végétation colonisant les termitières et la matrice forestière dans notre zone d'étude pour

approfondir les observations actuelles. Par ailleurs, les termitières ayant une végétation spécifique par rapport à celle de leur entourage (Aubreville 1959, Glover *et al.* 1964, Malaisse 1985, Frost 1996, Jouquet *et al.* 2004, Brody *et al.* 2007, Traoré *et al.* 2008, Erpenbach *et al.* 2013, Joseph *et al.* 2013), les trois seules espèces d'araignées (*Cyphonisia cf. kissi*, *Langelurillus* sp. et *Andromma* sp.) sur 39 recensées dans cette étude qui semblent être associées aux termitières bénéficieraient dans ces structures d'une ressource alimentaire dont elles auraient particulièrement besoin. En effet, quoique la majorité des araignées soient euryphages (Nentwig 1987, Pekár & Toft 2015), certaines espèces ont un régime spécialisé (Eberhard 1979, Whitehouse 1987, Pekár 2004, Jackson & Cross 2015). Par ailleurs, De Visser *et al.* (2008) ont notamment observé que les termites n'entraient pas directement dans le régime alimentaire des araignées vivant au sein des termitières dans une savane du Parc National de Serengeti (Tanzanie). Ces auteurs avaient alors suggéré qu'une analyse de la relation trophique soit menée sur les invertébrés observés dans la zone externe des termitières. Une recherche ultérieure abordant la structure trophique des araignées recensées dans notre zone d'étude serait donc pertinente pour enrichir les résultats du présent travail étant donné que les connaissances sur la biologie et l'écologie des araignées associées aux termitières demeurent mal connues (Wesołowska & Cumming 1999).

### **VII.1.3. Perspectives pour la zone du miombo en régénération**

Dans notre zone d'étude, on constate qu'après 5–6 ans de régénération dans une partie du miombo dernièrement défrichée et mise en culture, on ne trouve quasiment que les Macrotermitinae (excepté quelques *Coptotermes* occasionnels rencontrés dans le bois). Ces Macrotermitinae sont en train d'ériger des grandes termitières. Cette zone constitue donc une excellente opportunité pour suivre les processus de restauration et de recolonisation du milieu. Nous suggérons donc que des recherches ultérieures et régulières (par exemple, tous les 3–4 ans) soient menées dans la zone en régénération pour suivre de près, notamment la croissance des grandes termitières, l'évolution de leurs propriétés physico-chimiques, de leur végétation et de leur faune de termites.

Les termites se nourrissant dans le sol vont-ils recoloniser progressivement la zone en régénération à partir de la partie préservée du miombo ? Les espèces réapparaîtront-elles dans toute la zone dès que les conditions y seront redevenues favorables ? Telles sont quelques-unes des principales questions auxquelles les travaux ultérieurs pourraient répondre. Les

résultats seront d'une importance capitale dans la compréhension de l'écologie des termites, notamment ceux se nourrissant dans le sol dont la biologie demeure mal connue.

## VII.2. Conclusion générale

Le présent travail est le tout premier réalisé pour établir la taxonomie et évaluer le rôle des termites dans un écosystème du Burundi où la majorité des milieux naturels sont menacés de disparition suite à l'activité humaine. C'est aussi une contribution importante sur les données des termites du miombo après le travail de Donovan *et al.* (2002) au Malawi.

Notre travail révèle que, quoique que les termitières soient une des caractéristiques principales du miombo, ce sont les termites sans nids apparents et se nourrissant dans le sol qui représentent l'essentiel de la richesse spécifique locale. Néanmoins, notre travail révèle aussi que les grandes termitières du miombo semblent jouer un rôle important dans la préservation de la richesse en termites au sein de cet écosystème.

Le rayonnement des termites se nourrissant dans le sol, notamment des Apicotermatinae dans le miombo, un milieu écologiquement hostile mais riche en champignons, notamment ectomycorhiziens (Hösberg 1982, 1986, 1990, Hösberg & Nylund 1981, Högberg & Pearce 1986), mérite une étude ultérieure approfondie pour évaluer si ces termites profiteraient de cette symbiose pour bénéficier leurs ressources alimentaires étant donné que la nature précise du régime alimentaire de ce groupe de termites reste mal connue.

Nos résultats rappellent en outre que la destruction et la mise en cultures d'un écosystème forestier conduisent à des effets catastrophiques sur les termites du sol, dont le rôle est pourtant crucial dans la décomposition de la matière, la restructuration du sol et son aération.

Bien que nos résultats fournissent une base de données assez importante sur les termites du miombo et ceux du Burundi en particulier, notre travail mérite néanmoins un apport d'analyses génétiques notamment pour bien comprendre la distribution et l'association observées chez les espèces de termites recensées dans notre zone d'étude. En effet, nous ne disposons aucune information sur la structure génétique des groupes de termites observés pour savoir si leur distribution est liée ou non à la présence de colonies distinctes fondées par des essaimants indépendants ou si elle découle de l'expansion d'un petit nombre de colonies parentales qui varierait selon des espèces (Soberón & Peterson 2005). Des méthodes moléculaires pourraient également servir à identifier plus précisément les espèces, et peut-être

à séparer d'éventuelles espèces jumelles parmi les morphoespèces de termites recensées dans notre étude. En effet, lors de l'identification des termites du Parc National de Pendjari (Bénin), Hausberger *et al.* (2011) ont constaté que l'usage combiné des méthodes d'identification basées sur des caractères morphologiques et des méthodes moléculaires permet une distinction efficace des espèces, notamment dans des genres très difficiles comme *Odontotermes* ou *Microtermes*.

Les résultats de la présente étude fournissent également une base de données importante sur la richesse et la taxonomie des araignées du miombo et leur relation avec les termitières. En effet, en Afrique, le gros des travaux sur les araignées ont jusqu'ici été essentiellement menés dans la partie australe du continent (Warui *et al.* 2005). Un de nos principaux résultats est que les termitières semblent généralement ne pas influencer la distribution des araignées au sein du miombo. Toutefois, ces structures abriteraient des ressources de nourriture dont certaines espèces d'araignées auraient spécifiquement besoin.

Malgré l'importante contribution du présent travail sur la base de données de deux groupes d'arthropodes écologiquement très importants, des travaux sur la végétation termitophile et l'organisation trophique des araignées sont nécessaires pour compléter les résultats actuels.

L'analyse et l'interprétation des différentes données rassemblées au cours de cette étude ont été consolidées par des analyses statistiques et des indices de diversité à côté de nos propres observations sur le terrain.

Bien que les résultats de ce travail permettent de répondre à l'objectif initial d'établir la taxonomie et l'écologie des termites et d'évaluer leur rôle dans la biodiversité des aires protégées du Burundi pour comprendre leur fonctionnement, nous ne prétendons pas avoir épuisé les divers aspects liés à ce sujet. Le présent travail a plutôt ouvert tout un portail d'observations et constats qui nécessitent des recherches ultérieures diverses. Nous suggérons donc que ces dernières soient menées dans notre zone d'étude pour approfondir nos résultats afin de mieux comprendre le fonctionnement de l'écosystème miombo et le gérer plus durablement.

En fin de compte, étant donné la particularité que représente la forêt claire à *Brachystegia* de Rumonge au Burundi (elle ne se rencontre nulle part ailleurs au pays que dans cette localité mais elle est aussi la plus septentrionale de toutes les forêts claires dites zambéziennes:

Lewalle 1972), cet écosystème mérite une attention assez particulière pour bien connaître et préserver sa biodiversité, en particulier sa faune en arthropodes, jusqu'ici mal connue (MPDRN 2006, Hakizimana 2012). Ceci nous pousse alors à suggérer à l'autorité locale un ensemble de mesures à adopter pour bien conserver et gérer durablement ce patrimoine naturel exceptionnel mais gravement menacé:

1°) coopérer avec les centres de recherches locaux ou régionaux pour domestiquer des espèces d'arbres fruitiers, de plantes médicinales, de nombreux champignons comestibles exploités par la population locale ;

2°) former des leaders et encourager la création des associations locales pour sensibiliser la population sur l'importance du miombo sur le plan environnemental, culturel, économique ;

3°) interdire les activités de recherche de miel et d'apiculture dans le miombo et dans ses environs, car elles sont souvent à l'origine des feux observés dans ces écosystèmes ;

4°) décourager les actes de braconnage parfois observés dans le miombo car ils peuvent perturber des interactions écologiques naturelles importantes au sein de l'écosystème ;

5°) associer la population locale à la gestion du miombo en lui donnant un accès bien contrôlé à cet écosystème, notamment pendant la période de cueillette des champignons ;

6°) proscrire la destruction des dômes de termites à la recherche de la terre pour la fabrication de briques ainsi que l'extraction illicite du moellon, sable et gravier pour la construction ;

7°) décourager la coupe illégale d'arbres, la collecte de la litière et toute activité agricole dans le miombo car ces actes sont à l'origine de la perturbation de sa biodiversité ;

8°) procéder à la matérialisation et aux renforcements des limites officielles du miombo pour limiter les conflits devenus monnaie courante et à base desquels certains individus s'arrogent souvent un accès illégal à la zone protégée ;

9°) sensibiliser la population sur les dangers d'une démographie galopante dans la région sur la disponibilité des biens et ressources localement fournis par le miombo ;

10°) promouvoir dans la région des activités artisanales pour diversifier les sources de revenu outre les ressources du miombo, notamment pour la population inculte ou d'autres groupes sociaux qui n'arrivent pas à s'insérer dans une activité formelle ;

11°) encourager et faciliter les activités des chercheurs locaux et étrangers intéressés par différents aspects de la biodiversité du miombo et contribuer à la formation des taxonomistes et parataxonomistes locaux ;

12°) mettre sur pied une approche méthodologique facilitant la collaboration entre la population locale, les environnementalistes, l'administration et les chercheurs dans la gestion et la recherche scientifique sur le miombo.

### VII.3. Références

- ARANGO, A. M., RICO-GRAY, V. & PARRA-TABLA, V. 2000: Population structure, seasonality, and habitat use by the green lynx spider *Peucetia viridans* (Oxyopidae) inhabiting *Cnidoscolus aconitifolius* (Euphorbiaceae). *Journal of Arachnology* 28: 185–194.
- AUBREVILLE, A. 1959: Les fourrés alignés et les savanes à termitières buissonnantes des plaines de Winneba et d'Accra (Ghana). *Bois et Forêts des Tropiques* 67: 21–24.
- BAPTISTA, S. L., PINTO, P. V., FREITAS, M. C., CRUZ, C. & PALMEIRIM, J. M. 2012: Geophagy by African ungulates: the case of the critically endangered giant sable antelope of Angola (*Hippotragus niger variani*). *African Journal of Ecology* 51: 139–146.
- BIGNELL, D. E., OSKARSSON, H. & ANDERSON, J. M. 1980: Distribution and abundance of bacteria in the gut of a soil-feeding termite *Procupitermes aburiensis* (Termitidae, Termitinae). *Microbiology* 117: 393–403.
- BOURGUIGNON, T., ŠOBOTNÍK, J., LEPOINT, G., MARTIN, J. M. & ROISIN, Y. 2009 : Niche differentiation among neotropical soldierless soil-feeding termites revealed by stable isotope ratios. *Soil Biology & Biochemistry* 41: 2038–2043.
- BOURGUIGNON, T., ŠOBOTNÍK, J., DAHLSJÖ C. A. L. & ROISIN Y. 2016. The soldierless Apicotermitinae: insights into a poorly known and ecologically dominant tropical taxon. *Insectes Sociaux*, DOI 10.1007/s00040-015-0446-y.
- BRODY, A. K., PALMER, T. M., FOX-DOBBS, K. & DOAK, D. F. 2010: Termites, vertebrate herbivores, and the fruiting success of *Acacia drepanolobium*. *Ecology* 91(2): 399–407.
- CHARI, L. D. 2011: *The influence of large, vegetated termitaria and large herbivores on*

- spider (Araneae) diversity in miombo woodlands*. Unpublished M.Sc. thesis, University of Zimbabwe.
- DANGERFIELD, J. M. 1990: The distribution and abundance of *Cubitermes sankurensis* (Wassmann) (Isoptera; Termitidae) within a miombo woodland site in Zimbabwe. *African Journal of Ecology* 28: 15–20.
- DARLINGTON, J. P. E. C. 2012: Termites (Isoptera) as secondary occupants in mounds of *Macrotermes michaelseni* (Sjöstedt) in Kenya. *Insectes Sociaux* 59: 159–165.
- DEJEAN, A. & RUELLE, J. E. 1995: Importance of *Cubitermes* termitaries as shelter of alien incipient termite societies. *Insectes Sociaux* 42: 129–136.
- De VISSER, S. N., FREYMAN, B. P. & SCHNYDER, H. 2008: Trophic interactions among invertebrates in termitaria in the African savanna: a stable isotope approach. *Ecological Entomology* 33: 758–764.
- DONOVAN, S. E., EGGLETON, P. & MARTIN, A. 2002: Species composition of termites of the Nyika plateau. *African Journal of Ecology* 40: 379–385.
- EBERHARD, W. G. 1979: *Argyrodes attenuatus*: a web that is not a snare. *Psyche* 86: 407–413.
- EBERHARD, W. G. 1991: *Chrosiothes tonala* (Araneae, Theridiidae): a web-building spider specializing on termites. *Psyche* 98: 7–20.
- 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* 351: 51–68.
- ERENS, H., MUJINYA, B. B., MEES, F., BAERT, G., BOECKX, P., MALAISSE, F. & VAN RANST, E. 2015a: The origin and implications of variations in soil-related properties within *Macrotermes falciger* mounds. *Geoderma* 249–250: 40–50.
- ERENS, H., BOUDIN, M., MEES, F., MUJINYA, B. B., BAERT, G., VAN STRYDONCK, M., BOECKX, P. & VAN RANST, E. 2015b: The age of large termite mounds—radiocarbon dating of *Macrotermes falciger* mounds of the Miombo woodland of Katanga, DR Congo. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 435: 265–271.
- ERPENBACH, A., BERNHARDT-RÖMERMANN, M., WITTIG, R., THIOMBIANO, A. &

- HAHN, K., 2013: The influence of termite-induced heterogeneity on savanna vegetation along a climatic gradient in West Africa. *Journal of Tropical Ecology* 29(1): 11–23.
- FROST, P. 1996: The ecology of miombo woodlands. In B. Campbell (eds.), *The Miombo Transition: Woodlands and Welfare in Africa*. Bogor, Center for International Forestry Research: 11–56.
- GLOVER, P. E., TRUMP E. C. & WATERIDGE L. E. D. 1964: Termitaria and vegetation patterns on the Loita plains of Kenya. *Journal of Ecology* 52(2): 367–377
- HAKIZIMANA, P. 2012: *Analyse de la composition, de la structure spatiale et des ressources végétales naturelles prélevées dans la forêt dense de Kigwena et dans la forêt claire de Rumonge au Burundi*. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles.
- HAUSBERGER, B., KIMPEL, D., van NEER, A. & KORB, J. 2011: Uncovering cryptic species diversity of a termite community in a West African savanna. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 964–969.
- HÖGBERG, P. 1982: Mycorrhizal associations in some woodland and forest trees and shrubs in Tanzania. *New Phytologist* 92: 407–415.
- HÖGBERG, P. 1986: Nitrogen-fixation and nutrient relations in savanna woodland trees (Tanzania). *Journal of Applied Ecology* 23(2): 675–688.
- HÖGBERG, P. 1990: Natural abundance as a possible marker of the ectomycorrhizal habit of trees in mixed African woodlands. *New Phytologist* 115: 483–486.
- HÖGBERG, P. & NYLUND, J. E. 1981: Ectomychorrhizae in costal miombo woodland of Tanzania. *Plant and Soil* 63: 283–289.
- HÖGBERG, P. & PIEARCE, G. D. 1986: Mycorrhizas in Zambian trees in relation to host taxonomy, vegetation type and successional patterns. *Journal of Ecology* 74(3): 775–785.
- JACKSON, R. R. & CROSS, R. 2015: Mosquito-terminator spiders and the meaning of predatory specialization. *Journal of Arachnology* 43:123–142.
- JONES, D. T. & EGGLETON, P. 2000: Sampling termite assemblages in tropical forests: testing a rapid biodiversity assessment protocol. *Journal of Applied Ecology* 37: 191–203.
- JOSEPH, G. S., SEYMOUR, C. L., CUMMING, G. S., MAHLANGU, Z. & CUMMING D. H. M. 2013: Escaping the flames: large termitaria as refugia from fire in miombo woodland. *Landscape Ecology* 28: 1505–1516.

- JOUQUET, P., BOULAIN, N., GIGNOUX, J. & LEPAGE, M. 2004: Association between subterranean termites and grasses in a West African savanna: spatial pattern analysis shows a significant role for *Odontotermes n. pauperans*. *Applied Soil Ecology* 27: 99–107.
- KIRCHMAIR, I., SCHMIDT, M., ZIZKA, G., ERPENBACH, A. & HAHN, K. 2012: Biodiversity islands in the savanna – Analysis of the phytodiversity on termite mounds in northern Benin. *Flora et Vegetatio Sudano-Sambesica* 15: 3-14.
- KOOYMAN, C. & ONCK, R. F. M. 1987: The interactions between termite activity, agricultural practices and soil characteristics in KM District, Kenya. *Agricultural University Wageningen Papers* 87(3): 1–120.
- LEATHER, S. R. 2005: *Insect Sampling in Forest Ecosystems*. Oxford, Blackwell Publishing.
- LEWALLE, J. 1972: Etage de végétation du Burundi occidental. *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique* 42(1/2): 1–247.
- MALAISSSE, F. 1985: Comparison of the woody structure in a regressive Zambezan succession, with emphasis on high termitaria vegetation (Luiswishi, Shaba, Zaïre). *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique / Bulletin van de Koninklijke Belgische Botanische Vereniging* 118(2): 244–265.
- MALAISSSE, F. 1997: *Se nourrir en forêt claire africaine; Approche écologique et nutritionnelle*. Gembloux, Les Presses Agronomiques de Gembloux.
- MEYER, V. W., BRAACK, L. E. O., BIGGS, H. C. & EBERSOHN, C. 1999: Distribution and density of termite mounds in the northern Kruger National Park, with specific reference to those constructed by *Macrotermes Holmgren* (Isoptera: Termitidae). *African Entomology* 7(1): 123–130.
- MPDRN 2006: *Monographie de la commune Rumonge*. Bururi, Programme d'Appui à la Bonne Gouvernance.
- MUJINYA, B. B., VAN RANST, E., VERDOODT, A., BAERT, G. & NGONGO, L. M. 2010: Termite bioturbation effects on electro-chemical properties of ferralsols in the upper Katanga (D.R. Congo). *Geoderma* 158: 233–241.
- MUJINYA, B. B., MEES, F., BOECKX, P., BODÉ, S., BAERT, G., ERENSA, H., DELEFORTRIE, S., VERDOODT, A., NGONGO, M. & VAN RANST, E. 2011: The origin of carbonates in termite mounds of the Lubumbashi area, D.R. Congo. *Geoderma* 165: 95–105.
- MUJINYA, B. B., MEES, F., ERENS, H., DUMON, M., BAERT, G., BOECKX, P.,

- NGONGO, M. & VAN RANST, E. 2013: Clay composition and properties in termite mounds of the Lubumbashi area, D.R. Congo. *Geoderma* 192: 304–315.
- NENTWIG, W. 1987: The prey of spiders. In W. Nentwig (eds.), *Ecophysiology of Spiders*. Berlin, Springer-Verlag: 249–263.
- PEKÁR, S. 2004: Predatory behaviour of two European ant-eating spiders (Araneae, Zodariidae). *Journal of Arachnology* 32(1): 31–41.
- PEKÁR, S. & TOFT, S. 2015: Trophic specialisation in a predatory group: the case of prey-specialised spiders (Araneae). *Biological Reviews* 90: 744–761.
- PRINGLE, R. M., DOAK, D. F., BRODY, A. K., JOCQUÉ, R. & PALMER, T.M. 2010: Spatial pattern enhances ecosystems functioning in an African savanna. *PLoS Biology* 8(5): 1–12.
- SOBERÓN, J. & PETERSON, A. T. 2005: Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1–10.
- TRAPNELL, C.G., FRIEND, M. T., CHAMBERLAIN, G. T. & BIRCH, H. F. 1976: The effects of fire and termites on a Zambian woodland soil. *Journal of Ecology* 64(2): 577–588.
- VASCONCELLOS-NETO, J., ROMERO, G. Q., SANTOS, A. J. & DIPPENAAR-SCHOEMAN, A. S. 2007: Associations of spiders of the genus *Peucetia* (Oxyopidae) with plants bearing glandular hairs. *Biotropica* 39(2): 221–226.
- WARUI, C. M., VILLET, M. H., YOUNG, T. P. & JOCQUÉ, R. 2005: Influence of grazing by large mammals on the spider community of a Kenyan savanna biome. *Journal of Arachnology* 33(2): 269–279.
- WATSON, J. P. 1967: A Termite mound in an iron age burial ground in Rhodesia. *Journal of Ecology* 55(3): 663–669.
- WESOŁOWSKA, W. & CUMMING, M. S. 1999: The first termitivorous jumping spider (Araneae: Salticidae). *Bulletin of the British Arachnological Society* 11(5): 204–208.
- WHITEHOUSE, M. E. A. 1987: "Spider eat spider": the predatory behavior of *Romphaea* sp. from New Zealand. *Journal of Arachnology* 15: 355–362.
- WOOD, T. G. 1988: Termites in the soil environment. *Biology and Fertility of Soils* 6: 228–236.