

La flore spéciale des hautes termitières du Katanga (RD Congo) :
Revue de données récentes obtenues par des approches expérimentales

par

Fidèle CUMA MUSHAGALUSA* & Pierre MEERTS**

*Faculté des Sciences agronomiques, Laboratoire d'Ecologie, Restauration Ecologique et Paysage (EREP), Université de Lubumbashi, Kasapa, Lubumbashi, République démocratique du Congo

**Laboratoire d'Ecologie végétale et Biogéochimie, Université Libre de Bruxelles, Av. F.D. Roosevelt 50 CP 244, BE-1050 Bruxelles, Belgique

MOTS-CLES. — Adaptation édaphique ; forêts tropicales sèches ; niche écologique ; traits fonctionnels ; transplantation réciproque.

RESUME. — La présente note résume les résultats des travaux récents cherchant à élucider les mécanismes écologiques responsables de la couverture végétale particulière des hautes termitières du Katanga (RD Congo). L'analyse statistique de données d'inventaires montre que la majorité des espèces de la forêt katangaise ont une niche étroite, étant soit strictement « termitophiles » (T), soit strictement « termitofuges » (NT). Ces deux groupes montrent des traits fonctionnels différents, les espèces T ayant des valeurs de traits davantage orientées vers un syndrome d'utilisation rapide des ressources. Une expérience *in situ* de transplantation réciproque de plantules montre que les espèces T transplantées en dehors des termitières subissent une mortalité très importante en saison sèche, suggérant que les termitières constituent un habitat refuge pour des espèces sensibles à la sécheresse. Des expériences de culture *ex situ* (en sachets) ne montrent pas d'effet du substrat, confirmant que les facteurs chimiques ne jouent pas le rôle principal dans la spécialisation édaphique des espèces T et NT.

The particular flora of high termitaria in Katanga (DR Congo):

Review of new insights from experimental approaches

KEYWORDS. — Edaphic adaptation; dry tropical woodlands; ecological niche; functional traits; reciprocal transplantation.

SUMMARY. — This note summarizes the results of recent experimental approaches aiming at understanding the ecological mechanisms accounting for the sharp vegetation contrast between termite mounds and the surrounding woodland in Upper Katanga (Democratic Republic of the Congo). Statistical analysis of census data reveals that most woody species have a narrow niche, being restricted either to termite mounds (“termitophilous” species (T)), or to the surrounding matrix (“termitofuge” species (NT)). T and NT species show contrasting values of functional traits, T species being shifted towards a syndrome of fast resource capture and use. A reciprocal transplant experiment of seedlings *in situ* shows that T seedlings transplanted off termite mounds suffer considerable mortality in the dry season, suggesting that termite mounds act as a refuge habitat for drought susceptible species. *Ex situ* cultivation experiments in bags do not show any effect of the substrate, consistent with the hypothesis that chemical factors do not play a key role in the edaphic specialisation of T species.

Introduction

En Afrique tropicale, les termitières fournissent un des exemples les plus frappants de l’influence du sol sur la composition du tapis végétal (Erpenbach & Wittig 2016). Les propriétés physico-chimiques du sol des termitières ont été étudiées dans différentes régions d’Afrique subsaharienne, avec des résultats remarquablement convergents. Le sol des termitières est toujours plus riche en cations alcalino-terreux et en argile que le sol de la forêt environnante et son pH est plus élevé ; il est aussi généralement plus rétentif en eau (Dangerfield et al. 1998 ; Jouquet et al. 2005).

La situation est particulièrement remarquable au Katanga (RD Congo) et dans les régions adjacentes de Zambie, où les hautes termitières à *Macrotermes* atteignent leurs dimensions et leur densité maximales dans le paysage (Goffinet & Freson 1972). Mujinya et al. (2010, 2011) et Erens et al. (2015) ont exploré en détail les processus pédologiques responsables des propriétés physico-chimiques particulières de hautes termitières de cette région.

Les travaux pionniers sur la flore et la végétation de ces régions ont souligné depuis longtemps l’originalité de la flore qui se développe sur les termitières (Fanshawe 1968 ; 1971 ; Malaisse 1978 ; Schmitz 1971 ; Wild 1952 ; White 1983). Depuis quelques années, dans différentes régions d’Afrique, l’analyse de la végétation des termitières a été reprise à l’aide des méthodes modernes d’analyse des communautés (par ex. : Erpenbach et al. 2012 ; Joseph et al. 2012 ; Kirchmair et al. 2012 ; Davies et al. 2014a & b ; Erpenbach et al. 2017 ;

Muvengwi et al. 2016, 2017). Ces travaux ont confirmé le contraste qui existe entre la végétation des termitières et celle de la matrice qui les entoure. Toutefois, ils ont aussi montré que la divergence des deux types de végétation est fortement modulée par le climat régional et le contexte géochimique. La grande stabilité du contraste floristique, alors même que les transports de semences entre les termitières et la forêt aux alentours sont certainement importants, est frappante. Les mécanismes écologiques qui déterminent le maintien d'une végétation spéciale sur les termitières restent mal compris.

Dans le Haut-Katanga, nous avons repris, avec de nouvelles méthodes, les travaux sur la végétation des termitières, entrepris jadis par Malaisse et ses collaborateurs (Colonval-Elenkov & Malaisse 1975 ; Malaisse 1978, 1985 ; Malaisse & Anastassiou-Socquet 1977). Nous synthétisons dans cet article les résultats d'une série d'expériences récentes que nous avons conduites, et dont une partie est publiée (Cuma Mushagalusa 2018, Cuma Mushagalusa et al. 2018, 2020). Les données originales sont accessibles en ligne comme matériels supplémentaires de Cuma Mushagalusa et al. (2018, 2020).

Le Haut-Katanga appartient à la Région zambézienne (White 1983). Le climat est de type soudanien, marqué par une saison sèche d'environ 6 mois. La couverture végétale la plus répandue est la forêt claire, c'est-à-dire une forêt tropicale sèche semi-décidue dominée par des légumineuses ligneuses des genres *Brachystegia*, *Isoberlinia* et *Julbernardia*.

Comparaison des sols

Les différences des conditions du sol entre les termitières et la matrice forestière mises en évidence par notre étude (Figure 1) sont cohérentes avec les résultats de Mujinya et al. (2010, 2011) et Erens et al. (2015). Les termitières montrent des teneurs plus élevées en cations basiques et en argile. Les deux habitats forment deux groupes disjoints dans l'analyse en composantes principales (Figure 2).

Tester statistiquement l'affinité des espèces pour les termitières

Les travaux anciens sur la flore des termitières du Katanga n'ont pas quantifié l'affinité des espèces pour les termitières sur des bases statistiques. Constater la présence d'une espèce sur une termitière ne renseigne en rien sur sa fidélité à cet habitat. Afin d'évaluer l'affinité des

espèces ligneuses pour les hautes termitières, nous avons réalisé des relevés exhaustifs sur 160 termitières et 160 placeaux circulaires de 7,5 m de rayon dans la matrice forestière. Cette dimension correspond à celle renseignée par Goffinet et Freson (1972) pour les hautes termitières construites par *Macrotermes falciger* dans le Haut-Katanga. Tous les ligneux d'un diamètre supérieur à 5 cm ont été inventoriés et comptés. Les déterminations ont été réalisées avec Meerts & Hasson (2016). L'approche a été réalisée dans quatre sites de la plaine de Lubumbashi, représentatifs de différents faciès de forêt claire. Un total de 3454 individus ont été inventoriés (1743 individus sur termitières et 1711 dans la matrice), représentant 96 espèces. Pour 70 espèces représentées par au moins 5 individus, l'affinité pour les termitières a été testée par un test exact de Fisher, comparant la proportion d'observations de l'espèce sur les termitières et hors de celles-ci, avec cette proportion pour l'ensemble de la communauté, à l'exclusion de l'espèce en question.

Le résultat le plus remarquable est que la très grande majorité des espèces ont une niche étroite. Vingt-deux espèces se sont révélées significativement associées aux hautes termitières (espèces ci-après désignées « termitophiles » (T)) ; 87 à 100% de leurs occurrences correspondent à des termitières. Quarante-trois espèces sont significativement négativement associées aux termitières (ci-après désignées « termitofuges » (NT)), avec seulement 0-12% des occurrences sur les termitières. Enfin, une très petite minorité d'espèces (5) n'ont aucune relation significative (positive ou négative) avec les termitières. Au total, le cortège ligneux de la forêt claire katangaise apparaît donc comme constitué de deux groupes d'espèces aux niches réalisées presque complètement disjointes (Tableau 1).

Une dispersion limitée peut difficilement être invoquée pour expliquer le maintien de cette situation, dans la mesure où les deux habitats sont en contact étroit. L'abondance et les dimensions de ces termitières sont particulièrement remarquables dans le Haut-Katanga avec 3 à 5 termitières géantes par hectare (jusqu'à 8 m de hauteur et 25 m de diamètre). En réalité, ce résultat suggère que les conditions d'habitat très particulières qui règnent sur les termitières exercent un filtre très sévère sur l'assemblage des communautés.

Comparaison des traits fonctionnels

Considérons toutes les espèces de la flore régionale ; il est clair que seules un petit nombre d'entre elles peuvent entrer dans la composition de la végétation d'un habitat donné. On parle de « filtre écologique » pour désigner le tri sélectif que l'habitat réalise parmi les

espèces de la flore régionale (Myers & Harms 2009 ; 2011 ; Cadotte & Tucker 2017 ; Katherine & Courtenay 2019). Selon les traits qu'elle affiche, une plante pourra ou non s'installer dans une communauté. On appelle « trait fonctionnel » un caractère morphologique, physiologique ou phénologique, qui influence la performance d'une plante, c'est-à-dire la croissance, la survie ou la reproduction (Violle et al. 2007). Les valeurs des traits fonctionnels d'une espèce déterminent quel(s) habitat(s) elle est capable d'occuper. L'écologie des communautés, depuis vingt ans, a été entièrement revue à la lumière des concepts de trait fonctionnel et de filtre écologique (Violle et al. 2012 ; Adler et al. 2013 ; Kattge et al. 2019). Une communauté végétale est caractérisée par la gamme des valeurs des traits fonctionnels des espèces qui la composent. Ces traits donnent des renseignements importants sur la nature des filtres écologiques, c'est-à-dire des facteurs limitants, qui président à l'assemblage de la communauté.

Pour un échantillon de 27 espèces qui étaient significativement termitophiles ou termitofuges dans l'ensemble des sites étudiés, nous avons mesuré les valeurs de traits, et avons testé si elles étaient significativement corrélées à l'affinité des espèces pour les termitières. Les traits sélectionnés comprenaient les concentrations foliaires en éléments minéraux, des traits foliaires quantitatifs liés à la stratégie d'utilisation des ressources (surface foliaire spécifique, teneur en matière sèche des feuilles) et des traits qualitatifs (diaspores charnues ou non, phénologie de la défoliation, etc.).

En moyenne, les espèces termitophiles montrent des concentrations foliaires plus élevées en certains nutriments (Ca, Mg, K), une surface foliaire spécifique plus élevée, une teneur en eau plus élevée, et une épaisseur foliaire plus réduite (Figure 3). Les espèces termitophiles montrent donc des valeurs de traits davantage orientées vers un syndrome de vitesse de croissance plus élevée et d'utilisation plus rapide des nutriments et de l'eau, au détriment de la conservation des ressources. Ces résultats sont globalement cohérents avec les rares travaux antérieurs qui avaient mesuré des traits fonctionnels chez des plantes termitophiles (Holdo & McDowell 2004; Van der Plas et al. 2013; Joseph et al. 2014). Ils sont également cohérents avec les différences dans les propriétés du sol, notamment la teneur plus élevée en cations basiques et la réserve en eau utile plus élevée sur les termitières (Konaté et al. 1999 ; Turner 2006 ; Garba et al. 2011 ; Cuma Mushagalusa et al. 2018).

L'analyse en coordonnées principales incluant trois traits qualitatifs (phénologie de la défoliation, spinescence, type de diaspore) et 17 traits quantitatifs (teneurs en élément minéraux des feuilles, surface foliaire spécifique, teneur des feuilles en matière sèche ; liste de traits dans Cuma et al. (2020)) montre que les deux groupes d'espèces forment deux nuages

partiellement distincts (Figure 4). La zone de recouvrement correspond à quatre espèces de la forêt claire présentant des fruits charnus. Il est intéressant de noter que le groupe termitophile occupe un espace fonctionnel plus vaste que le groupe termitofuge. Ceci découle de la diversité des stratégies phénologiques observées parmi les espèces termitophiles, où des espèces sempervirentes (ex. : *Allophylus africanus*) coexistent avec des espèces qui restent longtemps défeuillées en saison sèche (ex. : *Lannea discolor*). Les espèces de la forêt claire sont, en majorité, brévidécidues (c'est-à-dire défeuillées seulement pendant quelques jours) ; la plupart sont des Fabaceae Caesalpinioideae.

Transplantations réciproques

Pour mieux comprendre les mécanismes écologiques qui déterminent la niche étroite des deux groupes d'espèces, la méthode de choix est la transplantation réciproque (Baltzer et al. 2005 ; Kawecki & Ebert 2007). Dans le cas qui nous occupe, le principe est d'introduire une espèce termitofuge (NT) sur l'habitat « termitière », et, vice versa, d'introduire une espèce termitophile (T) dans l'habitat « forêt claire ». On réalise aussi des transplantations au sein du même habitat, à titre de contrôle expérimental. On enregistre ensuite la croissance et la survie des individus transplantés. Nous avons réalisé cette expérience en tirant profit d'une situation très particulière dans la flore ligneuse du Haut-Katanga. En effet, trois genres d'arbres de la plaine de Lubumbashi (*Combretum*, *Strychnos*, *Ziziphus*) comprennent à la fois au moins une espèce termitophile et une espèce termitofuge (Tableau 2). Comparer des espèces dans un même genre permet d'éviter les biais phylogénétiques. En effet, si on comparait des espèces T et NT appartenant à des genres ou des familles différentes, il serait difficile d'interpréter les différences observées en termes d'adaptations à des sols différents.

La croissance des plantules pendant 30 mois est peu affectée par l'habitat (Cuma Mushagalusa et al. 2018). En revanche, les résultats sont remarquables en ce qui concerne la survie des plantules, et vont dans le même sens pour les trois couples d'espèces. Les taux de survie varient très fort en fonction de l'habitat et dans des directions opposées pour les deux espèces. Dans l'habitat « termitière », l'espèce termitophile survit beaucoup mieux que l'espèce non termitophile ; de manière symétrique, dans l'habitat « forêt claire », l'espèce non termitophile survit mieux que l'espèce termitophile. La Figure 5 illustre le cas du couple *Ziziphus mucronata* (termitophile) et *Z. abyssinica* (termitofuge) ; les deux autres couples montrent des tendances similaires. Sur les termitières, le taux de survie de *Z. mucronata* est

élevé (environ 94%) autant en saison des pluies qu'en saison sèche. Par contre, en dehors des termitières, le taux de survie tombe à seulement 55% en saison sèche. Pour *Z. abyssinica*, le taux de survie en dehors des termitières est proche de 95% en toutes saisons, mais il n'est que de 67% à 75% sur les termitières. Ces résultats suggèrent fortement que les espèces termitophiles sont sensibles à la sécheresse. Leur survie élevée sur les termitières en saison sèche peut s'expliquer par une humidité plus élevée du substrat, s'expliquant par les propriétés physiques particulières des termitières. Turner (2006) et Turner et al. (2006) ont montré comment les hautes termitières maintiennent en leur sein une humidité élevée en saison sèche. La réserve en eau utile mesurée dans des échantillons de sol du Haut-Katanga confirme cette hypothèse (Cuma Mushagalusa et al. 2018). L'importance du facteur eau dans la distribution spatiale des espèces des forêts tropicales a été soulignée par Engelbrecht et al. (2007).

Toutefois, nos résultats n'expliquent pas la faible survie des espèces termitofuges transplantées sur termitière. Parmi les hypothèses envisageables, citons une incapacité à former des mycorhizes, ou une faible tolérance à la faible intensité lumineuse qui règne sur les termitières en raison de la densité élevée du couvert et la présence d'espèces à feuilles persistantes. Il faut noter que les espèces absentes des termitières sont très généralement ectomycorhiziennes. Il serait intéressant de tester si la symbiose mycorhizienne est inhibée sur les termitières.

Dans l'ensemble, les résultats suggèrent que le filtre de l'habitat s'exerce dès le stade des plantules. L'absence des espèces termitophiles en dehors des termitières ne semble pas s'expliquer par une plus faible aptitude compétitive, mais par une question de facteurs physiques limitants.

Mise en culture *ex situ* sur des substrats contrastés

Si l'adaptation locale s'explique principalement par la réserve d'eau persistant dans les termitières en saison sèche, cet effet devrait disparaître en culture *ex situ* dans un volume de sol réduit (en sachet). Les substrats utilisés pour cette expérience ont été prélevés dans un site naturel, d'une part sur des termitières (pH : 6,3 ; Ca échangeable : 840 $\mu\text{g.g}^{-1}$; matière organique : 5,5%), d'autre part dans la matrice forestière aux alentours (pH : 4,9 ; Ca échangeable : 0,31 $\mu\text{g.g}^{-1}$; matière organique 5,5%). Trois traitements ont été réalisés dans des sachets de 3 L: sol de termitière, sol de matrice, sol de matrice amendé à la chaux

dolomitique (3 g/sachet). Les espèces utilisées sont les mêmes que dans l'expérience de transplantation *in situ*, à savoir les trois couples d'espèces congénériques termitophiles (T) et non termitophiles (NT) *Combretum molle* (T) / *C. collinum* (NT), *Strychnos potatorum* (T) / *S. spinosa* (NT) et *Ziziphus mucronata* (T) / *Z. abyssinica* (NT).

Les cultures ont été réalisées à partir de semences prélevées *in natura* et plantées directement dans les sachets. Les sachets sont maintenus à l'extérieur, sous ombrière, pendant 18 mois. Les résultats ont été remarquablement semblables pour les trois couples (Tableau 2). Ils ne montrent généralement pas de différence de croissance en fonction du substrat et, en aucun cas, une meilleure croissance des espèces sur leur substrat d'origine (Cuma Mushagalusa 2018). Ces résultats suggèrent fortement que les propriétés chimiques ne sont pas les facteurs principaux expliquant la différence de niche réalisée *in situ*. Ils renforcent l'hypothèse que c'est bien le régime hydrique qui joue le rôle le plus important.

Conclusions

La flore des forêts claire de la Plaine de Lubumbashi comprend deux groupes d'espèces aux niches réalisées étroites et presque entièrement différentes. Il existe bien une flore termitophile et une flore termitofuge. Ces deux groupes présentent des traits fonctionnels distincts. Les espèces termitophiles ont des traits adaptés à des habitats moins contraignants du point de vue de la disponibilité des ressources. La transplantation réciproque confirme que le filtre de l'habitat s'exerce dès le stade des plantules. Le facteur hydrique semble jouer un rôle déterminant dans la niche étroite des espèces termitophiles, qui apparaissent plus hygrophiles. Par contre, les facteurs qui expliquent la niche étroite des espèces termitofuges restent à élucider. Des travaux futurs devraient examiner les mécanismes adaptatifs des espèces à large niche, capables de se développer aussi bien sur les termitières que dans la matrice environnante.

REFERENCES

- Adler, P.B., Fajardo, A., Kleinhesselink, A. & Kraft, N.J.B. 2013. Trait- based tests of coexistence mechanisms. *Ecol. Lett.*, 16: 1294-1306.
- Baltzer, J.L., Thomas, S.C., Nilus, R. & Burslem, D.F.R.P. 2005. Edaphic specialization in tropical forest trees: physiological correlates and responses to reciprocal transplantation. *Ecology*, 86: 3063-3077.
- Cadotte, M.W. & Tucker, C.M. 2017. Should environmental filtering be abandoned? *Trends Ecol. Evol.*, 32: 429-437.
- Colonval-Elenkov, E. & Malaisse, F. 1975. Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (Miombo). Note 20 : Remarques sur l'écomorphologie de la flore termitophile du Haut-Shaba (Zaire). *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.*, 108: 167-181.
- Cuma Mushagalusa, F., Bauman, D., Mujinya B.B., Shutcha, N.M., Yona, M., Mpibwe, K. & Meerts, P. 2018. Edaphic specialization in relation to termite mounds in Katanga (DR Congo): A reciprocal transplant experiment with congeneric tree species. *J. Veg. Sci.*, 29: 921-932.
- Cuma Mushagalusa, F., Bauman, D., Shutcha, N. M. & Meerts, P. 2020. Trait divergence of woody species in relation to affinity for termite mounds in Upper Katanga (DR Congo). *J. Veg. Sci.*, 3: 162-172.
- Cuma Mushagalusa F. 2018. Mécanismes de structuration des communautés végétales sur les hautes termitières dans la plaine de Lubumbashi (RD Congo). Thèse de doctorat. Université de Lubumbashi, R.D.C.
- Dangerfield, J.M., Mccarthy, T.S. & Ellery, W.N. 1998. The mound-building termite *Macrotermes michaelseni* as an ecosystem engineer. *J. Trop. Ecol.*, 14: 507-520.
- Davies, A.B., Levick, S.R., Asner, G.P., Robertson, M.P., van Rensburg, B.J. & Parr, C.L. 2014a. Spatial variability and abiotic determinants of termite mounds throughout a savanna catchment. *Ecography*, 9: 852-886.
- Davies, A.B., Robertson, M.P., Levick, S.R., Asner, G.P., van Rensburg, B.J. & Parr, C.L. 2014b. Variable effects of termite mounds on African savanna grass communities across a rainfall gradient. *J. Veg. Sci.*, 25: 1405-1416.
- Engelbrecht, B.M.J., Comita, L.S., Condit, R., Kursar, T.A., Tyree, M.T., Turner, B.L. & Hubell, S.P. 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*, 447: 80-82.

- Erens, H., Mujinya, B.B., Mees, F., Baert, G., Boeckx, P., Malaisse, F. & Van Ranst, E. 2015. The origin and implications of variations in soil-related properties within *Macrotermes falciger* mounds. *Geoderma*, 249: 40-50.
- Erpenbach, A. & Wittig, R. 2016. Termites and savannas - an overview on history and recent scientific progress with particular respect to West Africa and to the genus *Macrotermes*. *Flora et Vegetatio Sudano-Sambesica*, 19: 35-51.
- Erpenbach, A., Bernhardt-Römermann, M., Wittig, R. & Hahn, K. 2017. The contribution of termite mounds to landscape-scale variation in vegetation in a West African national park. *J. Veg. Sci.*, 28: 105-116.
- Erpenbach, A., Bernhardt-Römermann, M., Wittig, R., Thiombiano, A. & Hahn, K. 2012. The influence of termite-induced heterogeneity on savanna vegetation along a climatic gradient in West Africa. *J. Trop. Ecol.*, 29: 11-23.
- Fanshawe, D.B. 1968. The vegetation of Zambian termitaria. *Kirkia.*, 6: 169-179.
- Fanshawe, D.B. 1971. The vegetation of Zambia. The Government Printer, Lusaka, ZM.
- Garba, M., Cornelis, W. M. & Steppe, K. 2011. Effect of termite mound material on the physical properties of sandy soil and on the growth characteristics of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) in semiarid Niger. *Plant Soil.*, 338: 451-466.
- Goffinet, G. & Freson, R. 1972. Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (Miombo). Note 4: Recherches synécologiques sur la pédofaune de l'écosystème forêt claire (Miombo). *Bulletin de la Société d'Ecologie.*, 3 (2): 138-150.
- Holdo, R. M., & McDowell, L. R. 2004. Termite mounds as nutrient-rich food patches for elephants. *Biotropica*, 36: 231-239.
- Joseph, G.S., Seymour, C.L., Cumming, G.S., Cumming, D.H.M. & Mahlangu, Z. 2012. Termite mounds as islands: Woody plant assemblages relative to termitarium size and soil properties. *J. Veg. Sci.*, 24: 702-711.
- Joseph, G.S., Seymour, C.L., Cumming, G.S., Cumming, D.H.M. & Mahlangu, Z. 2014. Termite mounds increase functional diversity of woody plants in African Savannas. *Ecosystems*, 17: 808-819.
- Jouquet, P., Barré, P., Lepage, M. & Velde, B. 2005. Impact of subterranean fungus growing termites (*Isoptera, Macrotermitinae*) on soil properties in a West African savanna. *Biol. Fert. Soils.*, 41: 365-370.
- Katherine, C. B. W. & Courtenay, A.R. 2019. Unifying functional trait approaches to understand the assemblage of ecological communities: Synthesizing taxonomic divides. *Ecography*, 42: 1-9.

- Kattge, J., Bonisch, G., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., et al. 2019. TRY plant trait database - enhanced coverage and open access. *Global Change Biol.*, 26: 119-188.
- Kawecki, T. & Ebert, D. 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecol. Lett.*, 7: 1225-1241.
- Kirchmair, I., Schmidt, M., Hahn, K., Erpenbach, A. & Zizka, G. 2012. Biodiversity islands in the savanna - 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 Soil.*, 206: 47-60.
- Malaisse, F. & Anastassiou-Socquet, F. 1977. Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (Miombo). *Phytogéographie des hautes termitières du Shaba Méridional (Zaire)*. *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.*, 110: 85-95.
- Malaisse, F. 1978. High termitaria. In: Werger, M.A.J. (ed.) *Biogeography and ecology of southern Africa*, pp. 1279-1300. Dr. W. Junk, The Hague, NL.
- Malaisse, F. 1985 Comparison of the woody structure in a regressive Zambezian succession, with emphasis on high termitaria vegetation (Luiswishi, Shaba, Zaire). *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, 118: 244-265.
- Meerts, P. 2016. An annotated checklist to the trees and shrubs of the Upper Katanga (D.R. Congo). *Phytotaxa*, 258: 201-250.
- Meerts, P. & Hasson, M. 2016. *Arbres et arbustes du Haut-Katanga*. Jardin botanique Meise, Meise, BE.
- Mujinya, B.B., Mees, F., Boeckx, P., Bodé, S., Baert, G., Erens, 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., 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.
- Muvengwi, J., Ndagurwa, H.G.T., Nyenda, T. & Mbiba, M. 2016. Nutrient dynamics and plant assemblages of *Macrotermes falciger* mounds in a savanna ecosystem. *Acta Oecol.*, 76: 13-21.

- Muvengwi, J., Witkowski, E.T.F., Davies, A.B. & Parrini, F. 2017. Termite mounds vary in their importance as sources of vegetation heterogeneity across savanna landscapes. *J. Veg. Sci.*, 28: 1008-1017.
- Myers, J. A. & Harms, K. E. 2009. Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: a meta-analysis. *Ecol. Lett.*, 12: 1250-1260.
- Myers, J.A. & Harms, K.E. 2011. Seed arrival and ecological filters interact to assemble high-diversity plant communities. *Ecology*, 92: 676-86.
- Schmitz, A. 1971. La végétation de la plaine de Lubumbashi (Haut-Katanga). Série scientifique n°113. Institut National pour l'Etude Agronomique du Congo (I.N.E.A.C.), Bruxelles.
- Turner, J.S. 2006. Termites as mediators of the water economy of arid savanna ecosystems. In: D'Odorico, P. & Porporato, A. (eds.) *Dryland ecohydrology.*, pp. 303-313. Springer, Dordrecht, NL.
- Turner, J.S., Marais, E., Vinte, M., Mudengi, A., & Park, W. 2006. Termites, water and soils. *Agricola*, 2006: 40-45.
- Van der Plas, F., Howison, R., Reinders, J., Fokkema, W. & Olf, H. 2013. Functional traits of trees on and off termite mounds: understanding the origin of biotically-driven heterogeneity in savannas. *J. Veg. Sci.*, 24: 227-238.
- Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., et al. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 27: 244-252.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116: 882-892.
- White, F. 1983. The vegetation of Africa: a descriptive memoir to accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa. UNESCO, Paris.
- Wild, H. 1952. The vegetation of Southern Rhodesian Termitaria. *Rhod. J. Agric. Res.*, 49: 280-292

Tableaux

Tableau 1. Affinité de 70 espèces ligneuses du Haut-Katanga pour les hautes termitières. (Seules les espèces représentées par au moins 5 individus dans le jeu de données sont prises en considération). Test exact de Fisher, comparant la proportion d'occurrences d'une espèce sur les termitières, avec la proportion d'occurrences sur termitière de l'ensemble des espèces ligneuses à l'exception de l'espèce cible. ***P<0.001, **P<0.01, *P<0.05, NS non significatif. Des relevés exhaustifs ont été réalisés dans 4 sites de la plaine de Lubumbashi sur 160 termitières et 160 placeaux dans la matrice ; nomenclature d'après Meerts (2016).

Espèces significativement termitophiles	Occurrence sur termitières	Occurrence dans la matrice	Proportion des occurrences sur termitières
<i>Allophylus africanus</i>	75	1	99%***
<i>Balanites aegyptiaca</i>	9	0	100%**
<i>Boscia mossambicensis</i>	71	0	100%***
<i>Cassia abbreviata</i>	42	0	100%***
<i>Combretum molle</i>	278	4	99%***
<i>Commiphora glandulosa</i>	36	0	100%***
<i>Diospyros lycioides</i>	9	0	100%**
<i>Diospyros mespiliformis</i>	45	1	98%***
<i>Euclea racemosa</i>	76	0	100%***
<i>Feretia aeruginescens</i>	9	0	100%**
<i>Friesodielsia obovata</i>	6	0	100%*
<i>Gymnosporia senegalensis</i>	10	0	100%**
<i>Haplocoelum foliolosum</i>	133	1	99%***
<i>Hymenodictyon parvifolium</i>	18	0	100%***
<i>Lannea discolor</i>	93	14	87%***
<i>Markhamia obtusifolia</i>	205	3	99%***
<i>Pappea capensis</i>	11	0	100%***
<i>Strychnos potatorum</i>	80	0	100%***
<i>Thespesia garckeana</i>	12	0	100%***
<i>Vitex fischeri</i>	84	3	97%***
<i>Zanthoxylum chalybeum</i>	111	0	100%***
<i>Ziziphus mucronata</i>	164	0	100%***

Espèces significativement termitofuges

<i>Albizia antunesiana</i>	1	11	8% **
<i>Anisophyllea boehmii</i>	1	19	5% ***
<i>Baphia bequaertii</i>	0	5	0% *
<i>Bobgunnia madagascariensis</i>	0	7	0% **
<i>Brachystegia boehmii</i>	0	49	0% ***
<i>Brachystegia longifolia</i>	0	8	0% **
<i>Brachystegia spiciformis</i>	0	132	0% ***
<i>Brachystegia taxifolia</i>	0	17	0% ***
<i>Brachystegia wangermeeana</i>	0	65	0% ***
<i>Combretum adenogonium</i>	0	5	0% *
<i>Combretum collinum</i>	1	111	1% ***
<i>Diplorhynchus condylocarpon</i>	6	115	5% ***
<i>Ekebergia benguelensis</i>	0	5	0% *
<i>Erythrophleum africanum</i>	0	6	0% *
<i>Garcinia huillensis</i>	1	7	13% *
<i>Harungana madagascariensis</i>	0	5	0% *
<i>Hexalobus monopetalus</i>	0	27	0% ***
<i>Hymenocardia acida</i>	0	18	0% ***
<i>Julbernardia globiflora</i>	1	117	1% ***
<i>Julbernardia paniculata</i>	1	98	1% ***
<i>Marquesia macrourea</i>	0	56	0% ***
<i>Monotes katangensis</i>	1	50	2% ***
<i>Multidentia crassa</i>	0	5	0% *
<i>Parinari curatellifolia</i>	2	23	8% ***
<i>Pericopsis angolensis</i>	7	50	12% ***
<i>Phileoptera katangensis</i>	1	44	2% ***
<i>Pseudolachnostylis maprouneifolia</i>	4	54	7% ***
<i>Psorospermum febrifugum</i>	0	7	0% **
<i>Pterocarpus angolensis</i>	0	44	0% ***
<i>Pterocarpus tinctorius</i>	1	20	5% ***
<i>Strychnos cocculoides</i>	0	10	0% ***
<i>Strychnos innocua</i>	0	10	0% ***

<i>Strychnos spinosa</i>	0	86	0%***
<i>Syzygium guineense</i>	0	15	0%***
<i>Terminalia mollis</i>	0	5	0%*
<i>Uapaca kirkiana</i>	0	20	0%***
<i>Uapaca nitida</i>	0	48	0%***
<i>Uapaca pilosa</i>	0	49	0%***
<i>Uapaca sansibarica</i>	0	8	0%**
<i>Uvariastrum hexaloboides</i>	0	7	0%**
<i>Vitex doniana</i>	0	6	0%*
<i>Vitex mombassae</i>	0	23	0%***
<i>Ziziphus abyssinica</i>	1	56	2%***

Espèces « neutres » (ni significativement termitophiles, ni significativement termitofuges)	Occurrence sur termitières	Occurrence dans la matrice	Proportion des occurrences sur termitières
<i>Bridelia duvigneaudii</i>	5	4	56% NS
<i>Dalbergia boehmii</i>	62	80	44% NS
<i>Dichrostachys cinerea</i>	10	10	50% NS
<i>Erythrina abyssinica</i>	18	20	47% NS
<i>Ficus thonningii</i>	6	4	60% NS

Tableau 2. Croissance de 3 couples d'espèces congénériques termitophiles et non termitophiles des genres *Combretum*, *Strychnos* et *Ziziphus*, cultivées en sachet dans substrats : sol de termitière, sol de la matrice et sol de la matrice amendé à la chaux. Croissance en hauteur après 18 mois. Moyenne \pm écart-type. Des lettres différentes indiquent des différences significatives à $p = 0,05$ (test de Tukey) pour une même espèce.

	Hauteur (cm)		
	Matrice	Matrice + chaux	Terre de termitière
<i>C. molle</i> (T)	31,9 \pm 3,9 ^a	14,6 \pm 3,8 ^b	29,4 \pm 2,9 ^a
<i>C. collinum</i> (NT)	18,7 \pm 1,8	15,2 \pm 1,7	18,7 \pm 3,2
<i>Z. mucronata</i> (T)	41,33 \pm 4,4 ^a	33,1 \pm 10,7 ^b	41,1 \pm 6,6 ^a
<i>Z. abyssinica</i> (NT)	46,1 \pm 4,4	35,5 \pm 4,9	45,9 \pm 5,1
<i>S. potatorum</i> (T)	30,6 \pm 3,2	27,2 \pm 11,8	30,8 \pm 7,8
<i>S. spinosa</i> (NT)	35,3 \pm 11,1 ^a	9,6 \pm 6,1 ^b	30,7 \pm 3,8 ^a

Figure 1

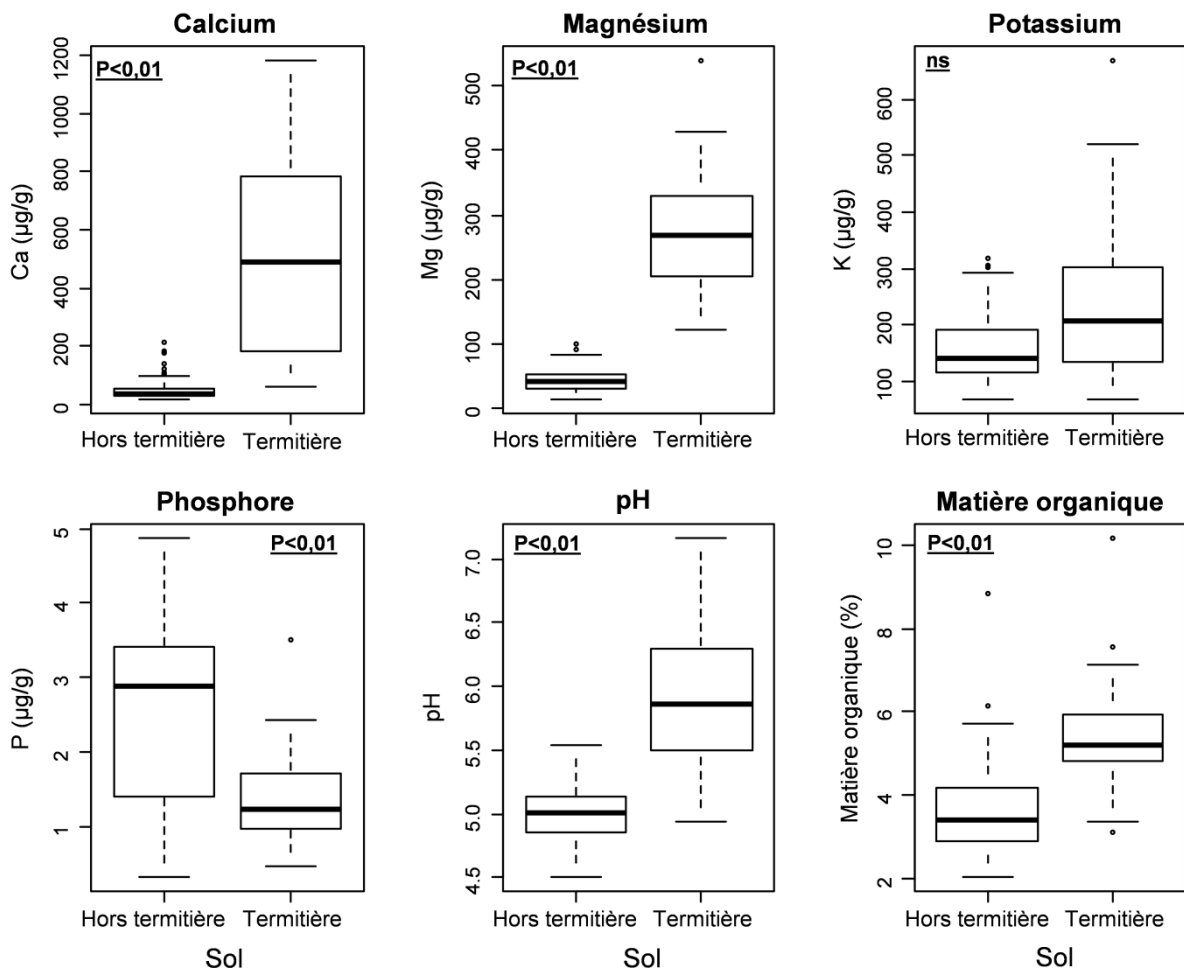


Figure 1. Comparaison de paramètres du sol entre termitières (N=48) et hors termitières (N=102) par le test t de STUDENT. Les valeurs de P ont été ajustées en utilisant la correction de Šidák pour les tests multiples. Eléments minéraux extraits par l'acétate d'ammonium 0,5 M et EDTA 0,03 M à pH 4,65.

Figure 2

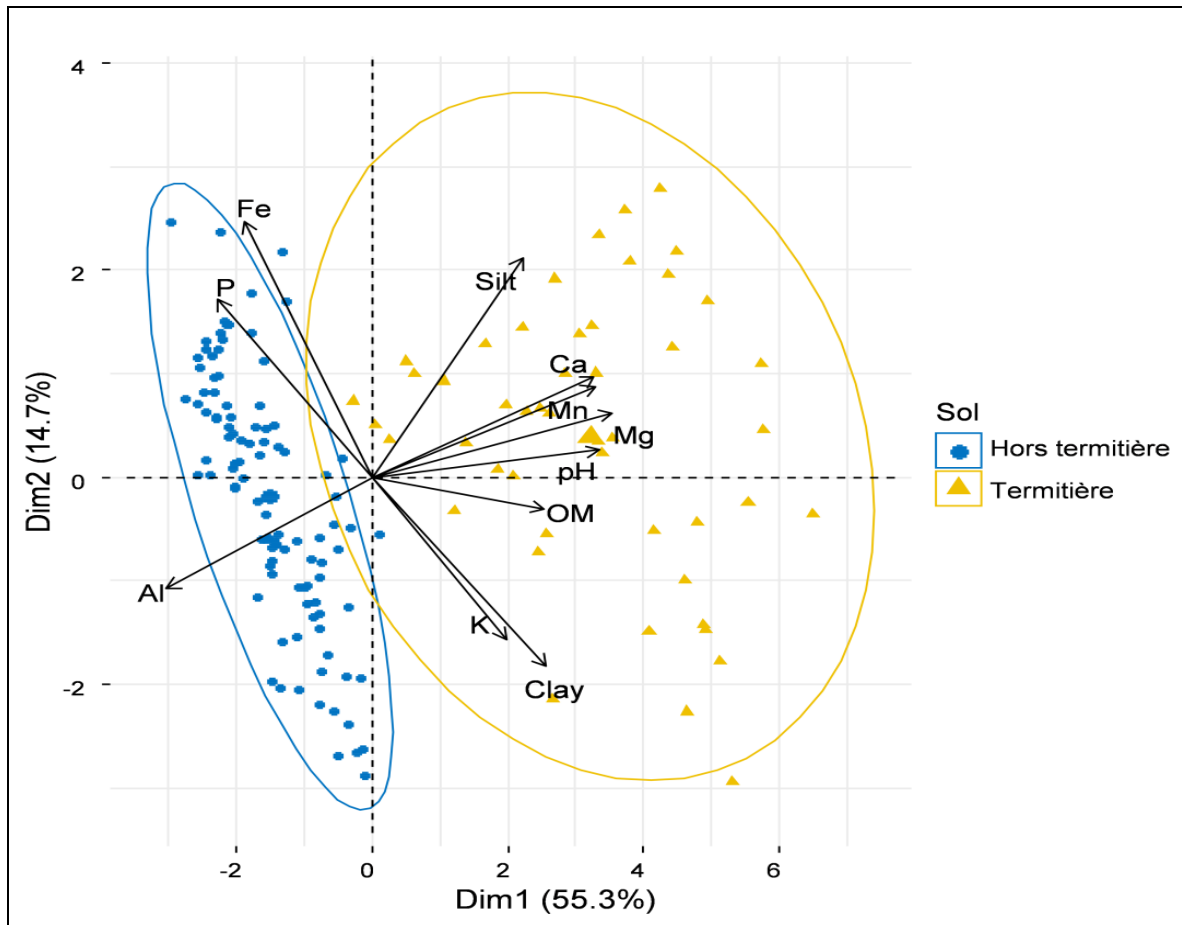


Figure 2. Paramètres du sol. Analyse en composantes principales de 11 variables physico-chimiques des sols de termitières (N=48) et de la matrice (N=102) dans le site de Mikembo (0-15 cm de profondeur).

Figure 3

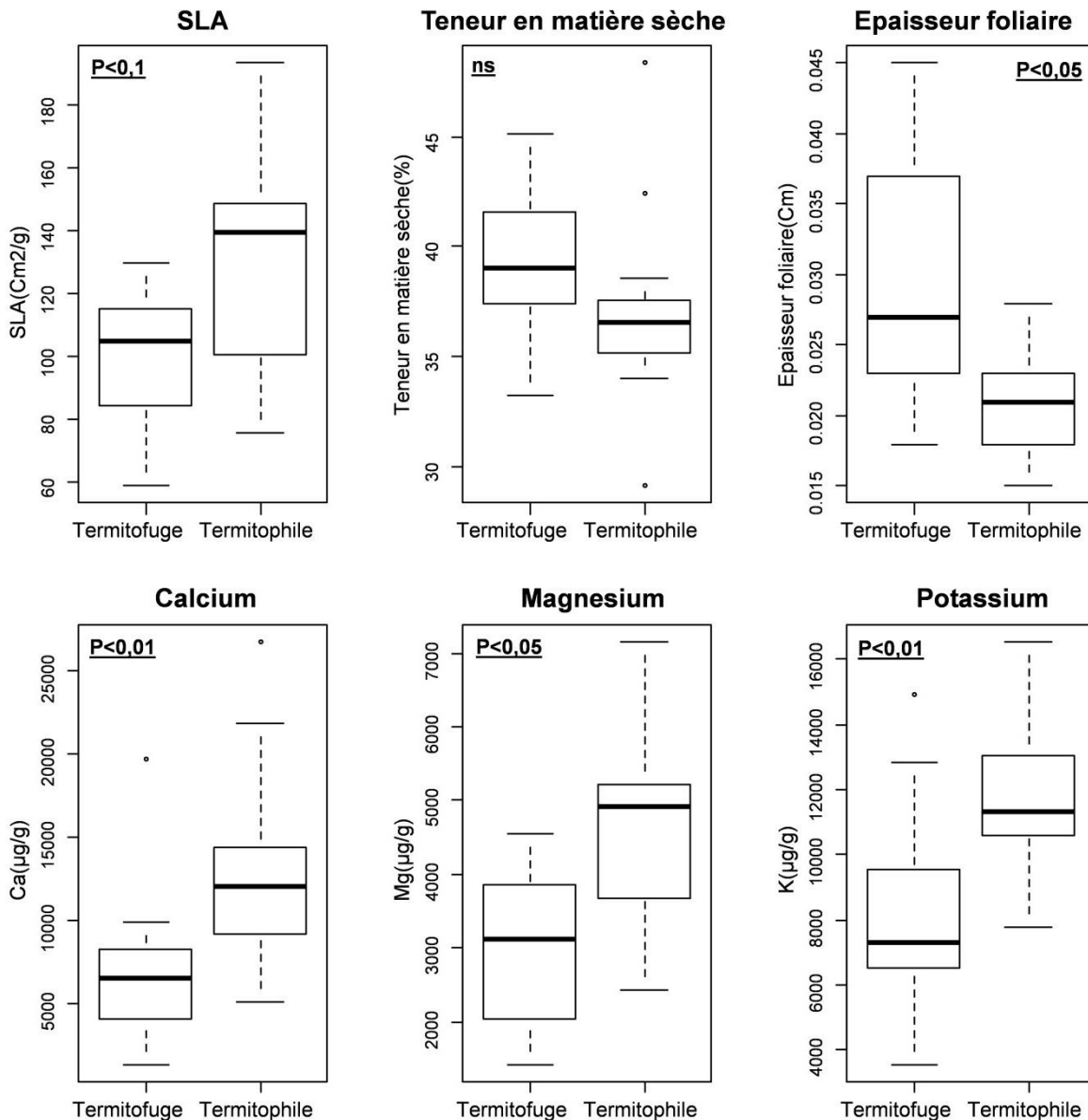


Figure 3. Comparaison de traits fonctionnels et de concentrations foliaires en éléments minéraux entre les espèces termitophiles (N=13) et termitofuges (N=14) au moyen de test de Wilcoxon. Les valeurs de P ont été ajustées en utilisant la correction de Benjamini-Hochberg pour les tests multiples. Espèces incluses : Termitophiles: *Allophylus africanus*, *Boscia mossambicensis*, *Cassia abbreviata*, *Combretum molle*, *Commiphora glandulosa*, *Diospyros mespiliformis*, *Euclea racemosa*, *Haplocoelum foliolosum*, *Lanea discolor*, *Markhamia obtusifolia*, *Vitex fischeri*, *Zanthoxylum chalybeum*, *Ziziphus mucronata*; Termitofuges : *Brachystegia boehmii*, *Brachystegia spiciformis*, *Diplorhynchus condylocarpon*, *Julbernardia globiflora*, *Julbernardia paniculata*, *Marquesia macroura*, *Monotes katangensis*,

Philenoptera katangensis, Pseudolachnostylis maprouneifolia, Pterocarpus angolensis, Strychnos spinosa, Uapaca nitida, Uapaca pilosa, Vitex mombassae.

Figure 4

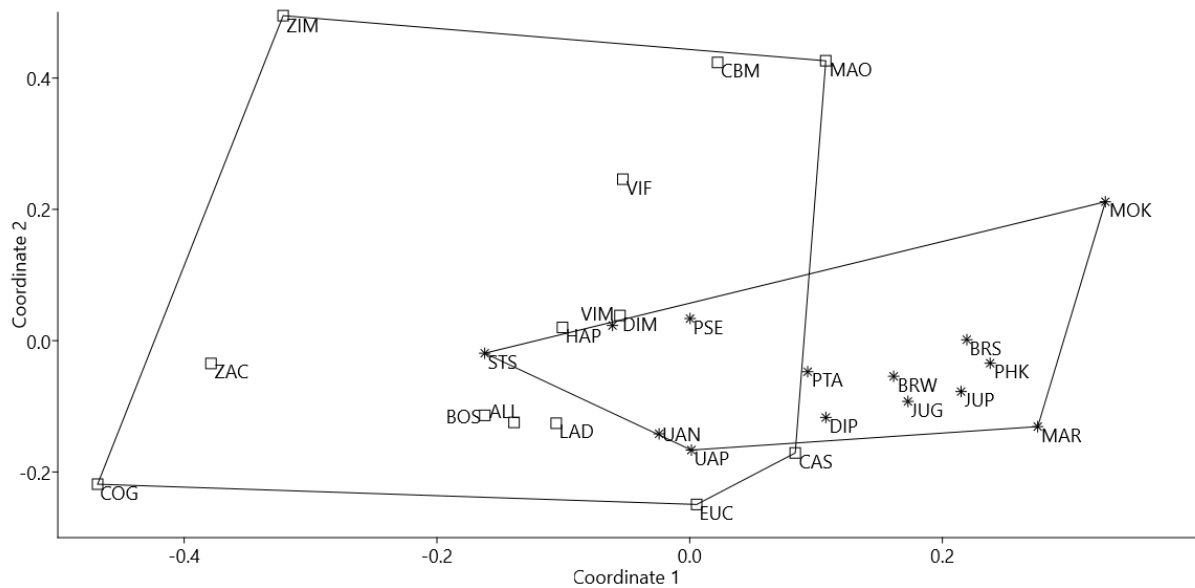


Figure 4. Analyse en coordonnées principales à deux dimensions, basée sur 17 traits quantitatifs et 3 traits qualitatifs, pour 27 espèces (14 espèces termitophiles, 13 espèces non termitophiles). *Allophylus africanus*, AAF ; *Boscia mossambicensis*, BMO ; *Brachystegia spiciformis*, BSP ; *Brachystegia wangermeeana*, BWA ; *Cassia abbreviata*, CAB ; *Combretum molle*, CMO ; *Commiphora glandulosa*, CGL ; *Diospyros mespiliformis*, DME ; *Diplorynchus condylocarpon*, DCO ; *Euclea racemosa*, ERA ; *Haplocoelum foliolosum*, HFO ; *Julbernardia globiflora*, JGL ; *Julbernardia paniculata*, JPA ; *Lanea discolor*, LDI ; *Markhamia obtusifolia*, MOB ; *Marquesia macroura*, MMA ; *Monotes katangense*, MKA ; *Philenoptera katangensis*, PKA ; *Pseudolachnostylis maprouneifolia*, PMA ; *Pterocarpus angolensis*, PAN ; *Strychnos spinosa*, SSP ; *Uapaca nitida*, UNI ; *Uapaca pilosa*, UPI ; *Vitex fischeri*, VFI ; *Vitex mombassae*, VMO ; *Zanthoxylum chalybeum*, ZCH ; *Ziziphus mucronata*, ZMU.

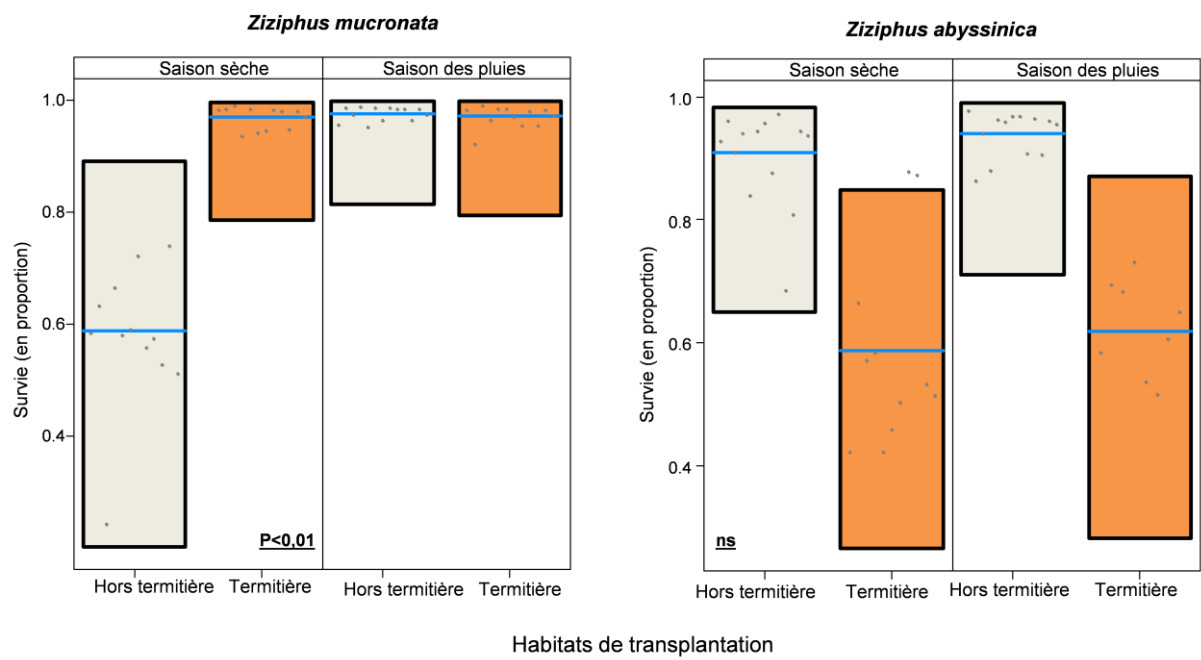


Figure 5. Survie des plantules en saison sèche et en saison des pluies de *Ziziphus mucronata* (termitophile) et *Z. abyssinica* (termitofuge) cultivés dans une expérience de transplantation réciproque sur et hors termitière. La signification de l'interaction saison \times habitat dans la régression logistique (GLM binomial logit link function) est indiquée.