

## TERMITE MOUND BUILDING

by

W. V. HARRIS

London S. W. 7 (England).

Termite mounds present a convenient record of the behaviour of their builders which can be studied at leisure. More usually, insect behaviour has results of a transitory nature, difficult to record and subject in their interpretation to the personal idiosyncrasies of the observer. A behaviour pattern which is specific to a particular termite may, however, result in mounds which appear superficially different under different environments, while two different species may produce mounds which appear to be similar in the same environment. It follows that the use of termite mounds as indications of species behaviour must be considered with care if there are wide differences in environmental factors in the areas being dealt with.

The following remarks arise mainly from observations made in Eastern Africa on the large mounds constructed by three species of the genus *Macrotermes*. Of these, *Macrotermes bellicosus* (Smeath) is the most widely distributed, occurring from Eritrea (and Aden) in the north to the borders of the Union of South Africa in the south, from sea-level to 1 800 metres, under most conditions other than tropical rain forest and desert sand. *Macrotermes natalensis* (Hav.) and *Macrotermes goliath* (Sjost.) have more restricted distributions within the range of *bellicosus*.

It is suggested that a termite mound represents an equilibrium of three forces—behaviour, material and climate:

1. BEHAVIOUR—the architectural potential of a particular species of termite; there must be an urge to construct a mound in the sense that it will contain part of the nest system, and not be just a fortuitous heap of earth derived from dumps of excavated soil, or the eroded funnels constructed by some species of subterranean termites at swarming time.

2. MATERIAL—the soil that is available in any particular locality has an effect on the shape of the mound. Termites of the genus *Macrotermes*, and other members of the subfamily *Macrotermitinæ*, use only the subsoil in their building operations. The physical properties of the soil are especially important in their relation to the third force, climate.

3. CLIMATE—extremes of temperature affect the resultant mound usually, if very cold, by reducing building to a low dome-like structure with the greater part of the nest below ground level, or if seasonally very hot by making the colony go down below for this period and thus keeping the nest system part above and part below ground and preventing maximum development. Rainfall has considerable effect on the external

architecture of mounds, chiefly as an agent of erosion. This is perhaps seen at its best in the nest forms of rain-forest termites, especially those of the genus *Cubitermes* and its allies.

A termite species which is restricted in distribution to a particular ecological niche, or to zones of limited variation in soil and climate, will build uniform mounds. On the other hand a species which has a wider range of tolerance of soil and climatic conditions will produce mounds which are of greater variety in external appearance. An example of extreme variation in nest form is afforded by *Nasutitermes ephratae* in Trinidad where, in general, it builds carton nests high up in the branches of trees, but in the treeless savannahs it builds small earth mounds on the ground.

Turning now to the particular consideration of the mounds of *Macrotermes bellicosus* as found in Eastern Africa we find:

1. BEHAVIOUR—There is evidence of a basic architectural plan which at its simplest consists of a conical mound with a single wide vertical shaft

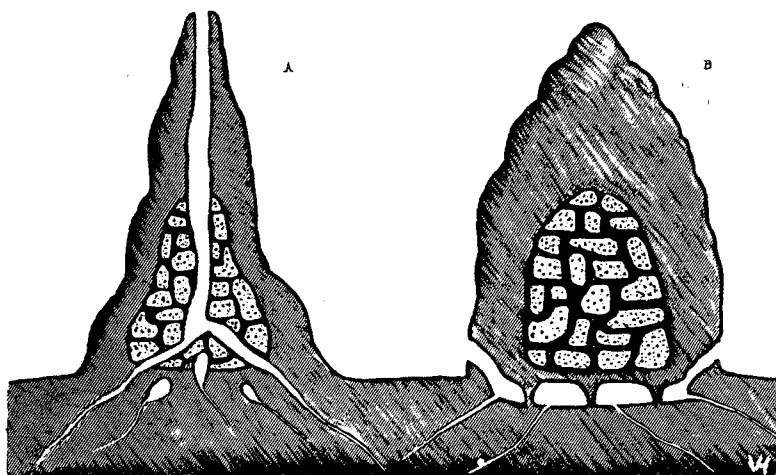


Fig. 1. — *Macrotermes* mounds in cross-section, diagrammatic; A, *bellicosus* mound of simple « steeple » type; B, *natalensis* mound, Uganda.

down the centre, which splits up near ground level into a number of branches which narrow rapidly and lead down into the subsoil. The

---

LÉGENDES DES FIGURES 2 ET 3.

Fig. 2. — *Macrotermes* mounds excavated to show structure below « hive » or nest; A, *bellicosus* mound with irregular cavities; B, *natalensis* mound with continuous cellar-like cavity and supporting pillars.

Fig. 3. — Mounds of *Macrotermes bellicosus* in Tanganyika; A, « steeple » mound from clay soil; B, many-turret mound from sandy soil.



Fig. 2 et 3.

compact nest system, or "hive", consisting of a queen-cell and a large number of inter-communicating chambers, mostly filled with fungus comb, is arranged around the lower part of the vertical shaft and its junction with the larger branches (figure 1 A). When a mound is cut open, these branches give the appearance of irregular chambers below the hive (figure 2 A). When conditions do not favour the development of a tall steeple mound, then several vertical shafts are constructed through a mound which may vary from sub-conical to a dome in form. *Macrotermes natalensis* has a more limited distribution, and in Uganda provides a distinct contrast to the *bellicosus* basic architectural plan. The mounds are more or less conical in external appearance, but on opening them up it is found that there is no central shaft. Instead there is a cellar-like space beneath the hive, the ceiling being supported on a series of inverted conical pillars, and communication with the exterior is by a series of near-horizontal tunnels, usually from five to seven in number, opening just above ground level (figures 1 B and 2 B).

2. MATERIAL—*Bellicosus* workers collect from the subsoil particles of clay which they carry in the crop, and which become moistened there with saliva during the journey back to the mound. At the same time they carry back with them a piece of sand, held firmly in the mandibles. On reaching the building site the sand grain is placed in position and the clay used as mortar around it. HESSE (1955) reports that, in East Africa, *Macrotermes* mounds have an overall sand to clay ratio corresponding to that of the surrounding subsoil. Tall, thin mounds have a sand to clay ratio of 1:1 to 3:1, while the larger dome-shaped mounds range from 2:1 to 18 to 1. He found no evidence that these termites deliberately collect and concentrate clay, except in small amount for the queen cell, but use them in the proportion in which they exist in the subsoil. Under similar climatic conditions, therefore, areas where the subsoil has a high clay content will have *bellicosus* mounds more tall and steeple-like than areas where the subsoil is sandy. This is illustrated in photographs of mounds from Tanganyika, the tall mound (figure 3 A) on an alluvial plain south of Morogoro, while the mound with many turrets is in Dodoma, 150 miles to the west in laterite (figure 3 B). Major geological changes affecting the subsoil may be indicated by sudden changes in mound shape. Changes due to climatic variations are gradual.

3. CLIMATE—Towards the upper limits of its range in the East African Highlands, about 1800 metres above sea level, *bellicosus* makes mounds that are low rounded domes with an internal structure close to that described by COATON (1947, fig. 1) for *Macrotermes natalensis* in South Africa. This is considered to be the effect of low temperatures, since in Kenya and Ruanda where such mounds have been observed a gradual increase in size was noted as one descended to lower elevations. Otherwise the main effect of climate is produced by rainfall. Falling rain erodes

away the turrets and pinnacles, which are constructed mainly during the rains, tending to produce a dome-shaped mound. Intensity of precipitation is suggested as being of greater influence than annual rainfall. However there must be clay enough in the soil to produce a tall mound, whatever the rainfall may be, and quite arid areas, such as one finds in the centre of the Aden Protectorate, will have domed mounds although their rainfall is even less than in Somalia where pinnacles rise up to 10 metres. Modifications in mounds due to climatic changes are gradual, while those due to changes in the soil may be more abrupt. The dry country from Kenya north to Eritrea is the area *par excellence* for tall mounds. Domed mounds of greater total volume are met with in wetter areas, where each new turret is washed down soon after it is constructed to swell the body of the mound. Maximum size in *bellicosus* mounds appears to coincide with the occurrence of *Macrotermes goliath*, especially in parts of northern Tanganyika. It is of interest to note that where *Macrotermes natalensis* occurs together with *Macrotermes goliath* in southern Uganda, there appears to be no increase in the size of the *natalensis* mounds.

### CONCLUSIONS

When a mound building termite, such as *Macrotermes bellicosus* occurs over a wide range of soil types and climatic conditions, many styles of superficial architecture result. These are modifications of a pattern of building acted upon by local conditions and do not necessarily indicate any fundamental change in behaviour.

### LITERATURE CITED.

1947. COATON (W. H.). — The Pienaars River Complex of Wood-eating Termites (*J. ent. Soc. S. Africa*, **9**, 130-177).  
 1955. HESSE (P. R.). — Chemical and Physical Study of the Soils of Termite Mounds (*J. Ecol.* **43**, 449-461).

### Résumé.

La construction de buttes chez les termites d'après un certain plan évident apporte un témoignage intéressant sur leur comportement lors de ce travail que l'on peut en outre observer en toute tranquillité. Des erreurs d'interprétation peuvent se produire, si on ne tient pas compte de tous les facteurs qui contrôlent la construction des buttes et si on se sert de divergences évidentes dans les résultats pour en déduire des divergences de valeur taxonomique dans le comportement fondamental.

Une butte de termites réclame l'équilibre de trois forces :

- 1° Le comportement — potentiel architectonique d'une certaine espèce de termites.
- 2° Le matériel de construction — particularités du sol dans chaque lieu intéressé.
- 3° Le climat — en particulier intensité des précipitations et, dans une certaine mesure, la température.

Les espèces de termites qui se limitent à un lieu écologique déterminé ou à certaines zones de constitution du sol et de climat identiques construiront également des buttes identiques. Les espèces dont l'organisation sociale montre une tolérance plus grande vis-à-vis du climat ou de la constitution du sol se signaleront, dans les domaines de leur développement, par la variété de leurs formes architectoniques de construction ; cependant, à travers la variété des circonstances, elles tendront à établir un certain équilibre.

Des exemples sont fournis par les buttes construites en Afrique orientale par les *Macrotermes bellicosus*. Cette espèce de termites se rencontre sur le continent africain entre le 18° degré de latitude nord et le 26° degré de latitude sud, jusqu'à une altitude inférieure à 1 800 mètres au-dessus du niveau de la mer et dans les régions où règnent soit les forêts tropicales, soit les déserts de sable. Nous nous proposons de traiter les points suivants :

1° *Comportement*. — Le plan de construction fondamental du *Macrotermes bellicosus* est basé sur un seul axe vertical, perpendiculaire à un plan de coupe circulaire ; à la base se groupent les chambres qui contiennent les rayons de champignons et la cellule de la reine. En opposition, on peut mentionner le plan de construction du *Macrotermes natalensis*, espèce proche parente ; là, les chambres se trouvent groupées coniquement au-dessus d'une espèce de cavité ; celle-ci s'ouvre en général à l'extérieur, par 5 à 7 puits presque horizontaux.

2° *Matériel de construction*. — Les travailleurs de l'espèce *Macrotermes* construisent avec des grains de sable du sous-sol sélectionné qu'ils agglutinent à l'aide d'un mélange épais fait de parcelles de terre et de salive. Cette faculté de produire cette sorte d'argile qui se solidifie permet aux termites de construire une haute colonne pointue qui ressemble à un clocher et que l'on trouve dans le mode de construction des *Macrotermes bellicosus*. Lorsque l'argile adéquate fait défaut, on rencontre ces éminences en forme de dômes, cela peut même conduire à leur suppression totale.

3. *Climat*. — On trouve les *Macrotermes bellicosus* dans les régions où les précipitations annuelles sont de 170 mm à 1 700 mm. Des précipitations modérées favorisent la construction de buttes élevées ; de fortes précipitations, en revanche, rendent impossibles toutes tentatives de hautes buttes en forme de clocher, et on trouve, au contraire, ces petites éminences arrondies semblables à des dômes. Les robustes produits argileux résistent mieux que le sable aux intempéries et les longues périodes de sécheresse rendent possible un durcissement parfait des constructions. Des températures saisonnières basses freinent la construction des buttes, de sorte que les termites se trouvent forcés de séjourner sous la surface du sol ; en revanche, des températures saisonnières élevées amènent la migration de la colonie dans les fondations de la butte pour la durée de la saison.

Quand une espèce de termites, constructrice de buttes, tels les *Macrotermes bellicosus*, apparaît sur de vastes territoires où la constitution du sol et les conditions climatiques sont différentes, il s'en suit de nombreuses variétés de l'architecture des buttes. Mais celles-ci ne sont que des variations du même modèle spécifique, des adaptations locales, qui ne doivent pas nécessairement entraîner des changements importants dans le comportement.

### *Zusammenfassung.*

Beim Bau von Hügelnestern kann man sehr günstig das entsprechende artspezifische Verhalten der Tiere in Ruhe beobachten. Irrtümer in der Interpretation können dann erfolgen, wenn nicht alle den Nestbau bedingenden Faktoren berücksichtigt werden und wenn unterschiedliche Ergebnisse dazu benutzt werden, um Verhaltensunterschiede als Merkmale von taxonomischem Wert zu benutzen. Ein Termitenhügel stellt ein Äquilibrium von drei Kräften dar.

1. Verhalten — architektonisches Potential der betreffenden Termitenart.
2. Baumaterial — Erdbeschaffenheit der jeweiligen Örtlichkeit.
3. Klima — insbesondere die Niederschlagsmenge, jedoch bis zu einem gewissen Grad auch die Temperatur.

Eine Termitenart, die sich auf einen speziellen Biotop oder auf Zonen mit gleichartiger Erdbeschaffenheit und gleichartigem Klima beschränkt, wird auch gleichartige Hügel bauen. Eine Art, deren soziale Organisation größere Toleranz bezüglich des Klimas und der Bodenbeschaffenheit erlaubt, wird verschiedene Bautypen innerhalb ihres Verbreitungsgebietes hervorbringen, wobei sich ein durch eine Reihe verschiedener Umstände bedingtes Gleichgewicht einstellen wird.

Abbildungen der von *Macrotermes bellicosus* in Ostafrika gebauten Hügel werden gezeigt. Diese Termitenart findet sich auf dem afrikanischen Kontinent zwischen 18° nördl. Br. und 26° südl. Br., bis zu einer Höhe von 1 800 m ü. d. M. überall dort, wo entweder tropische Regenwälder oder Sandwüsten sind. Die folgenden Punkte werden behandelt :

1. *Das Verhalten.* — Der Grundplan von *Macrotermes bellicosus* basiert auf einem einzelnen vertikalen, im Querschnitt kreisförmigen Schaft, um dessen unteren Teil die Kammern gruppiert sind, welche die Pilzkuchen und die königliche Zelle enthalten. Dies steht im Gegensatz zum Bauplan der nahe verwandten *Macrotermes natalensis*, wo sich die Kammern in kegelförmiger Anordnung über einem kellerartigen Raum befinden. Dieser « Keller » hat gewöhnlich 5-7 fast horizontale Schächte als Öffnungen nach außen.

2. *Baumaterial.* — Arbeiter der Gattung *Macrotermes* bauen mit ausgesuchten Sandkörnchen aus dem Untergrund, die mit einer dickflüssigen Mischung von Erdteilchen und Speichel einzementiert werden. Die Verwendung eines hart werdenden « Lehms » macht es den Termiten möglich, eine hohe, kirchturmartige Spitzsäule zu bauen, wie es im Falle von *Macrotermes bellicosus* zutrifft. Mangel an passendem Lehm führt zum Bau von kuppelartigen Hügeln, oder gar zu deren völligem Fehlen.

3. *Das Klima.* — *Macrotermes bellicosus* findet sich in einem Bereich von 170 mm bis 1,7 mm jährlicher Niederschlagsmenge. Mäßige Niederschlagsmengen begünstigen den Bau von hohen Hügeln, hohe Niederschlagsziffern dagegen verhindern die Konstruktion kirchturmartiger, hoher Hügelbauten und als Resultat ergeben sich abgerundete, kuppelartige Hügel. Fester Lehm ist widerstandsfähiger gegen Verwitterung als Sand, wobei lange Trockenzeiten das vollständige Erhärten der Bauten ermöglichen. Jahreszeitlich bedingte niedere Temperaturen hemmen den Hügelbau bisweilen dadurch, daß die Termiten unter der Erdoberfläche gehalten werden, während jahreszeitlich bedingte überhöhte Temperaturen augenscheinlich den Umzug der Kolonie in den Hügeluntergrund für die Dauer der Hitzeperiode hervorrufen. Wenn eine hügelbauende Termitenart wie *Macrotermes bellicosus* über einen weiten Bereich von verschiedenartigen Bodentypen und verschiedener klimatischer Verhältnisse in Erscheinung tritt, resultieren verschiedenartige Hügelbautypen. Diese sind Modifikationen eines spezifischen Musters, örtliche Anpassungen, die durchaus nicht grundlegende Änderungen im Verhalten anzeigen müssen.

## DISCUSSION

Dr NOIROU. — Dans les nids de *Bellicositermes natalensis*, y a-t-il réellement communication entre l'intérieur du nid et les grands orifices que vous observez à sa base? Dans les termitières de Côte d'Ivoire, du Niger, du Tchad, de l'Oubangui-Chari que j'ai examinées avec le professeur GRASSÉ,

nous n'avons *jamais* vu de communication directe entre l'habitable du nid et l'air environnant.

Professor P. P. GRASSÉ stated that in all his wide experience of *Bellicositermes* (*Macrotermes*) mounds in West Africa he had never found any evidence of direct communication between the nest system proper (endoécie) and the cellar-like chamber below (exoécie), and inquired if in the opinion of the speaker such existed in East Africa.

Mr. HARRIS in reply said that he considered such direct communication did exist in the mounds of East African *Macrotermes*, though no doubt the passages could be closed by the termites when so desired.

---