

ECOSYSTEEMEFFECTEN VAN SCHIMMELKWEKENDE TERMIETEN ¹

Thomas W. Kuyper

Sectie Bodemkwaliteit, Postbus 8005, 6700 EC Wageningen

Kuyper, Th.W. 2004. Ecosystem impacts of fungus-growing termites. *Coolia* 47(2): 52-55.

Before the advent of human agriculture, two groups of insects evolved the ability to grow fungi for food, viz. the attine ants with a group of lepiotoid fungi and a group of termites with fungi of the genus *Termitomyces*. Fungus-growing termites have been known as ecosystem engineers. Recent investigations have shown the ability of termites and their fungi to affect soil characteristics, and fluxes of nitrogen and carbon. In an African savanna, mushroom-growing termites appropriate around 25% of the part of above-ground production that is not consumed by fire. Most (around 90%) of the carbon dioxide that evolves from the termite mounds is produced by the fungus.

De uitvinding van de landbouw heeft in de geschiedenis van de mensheid een zeer belangrijke rol gespeeld. Antropologen gaan er van uit dat de uitvinding van de landbouw, zo'n 10.000 jaar geleden, de beschaving zoals we die nu kennen en de gigantische bevolkingsgroei (van minder dan 5 miljoen naar meer dan 6 miljard mensen) mogelijk heeft gemaakt. Vanuit die visie is landbouw dus zowel een recente als een typisch menselijke uitvinding.

Voor een mycoloog is niets minder waar. Landbouw, en met name de teelt van eetbare paddestoelen, is veel eerder uitgevonden door insecten. Het kweken van schimmels door termieten en mieren is vermoedelijk zo'n 50-60 miljoen jaar oud. Ook voor beide insectengroepen heeft landbouw het mogelijk gemaakt nieuwe nissen te bezetten. De landbouw heeft ook het ontstaan van zeer grote, langlevende en dichtbevolkte kolonies mogelijk gemaakt. Het is opmerkelijk dat schimmelteelt tweemaal onafhankelijk van elkaar is uitgevonden. In Afrika ontstond de domesticatie van paddestoelen door termieten, in tropisch Amerika de domesticatie door (bladsnijder)mieren. In deze bijdrage wil ik recent ecologisch onderzoek aan termieten en hun schimmels bespreken. In een toekomstige bijdrage zal ik het evolutionair-ecologische onderzoek aan schimmelteelt door bladsnijdermieren en hun schimmels bespreken.

Termieten en *Termitomyces*

Bij de termieten is er één onderfamilie (Macrotermitinae) die in symbiose met schimmels leeft. De symbiose is obligaat en deze termietensoorten kunnen zonder schimmels niet overleven. Deze termieten kweken soorten van het geslacht *Termitomyces*. Dit genus behoort tot de Agaricales en de nauwste verwanten zijn soorten van de geslachten *Lyophyllum* en *Tephrocye*. De Wortelende grauwkop (*T. rancida*) is evolutionair gezien de nauwste verwant van *Termitomyces* (Aanen *et al.*, 2002). Alle soorten *Termitomyces* leven in symbiose met termieten. Ook voor de schimmels is de symbiose obligaat. De termieten die het nauwst verwant zijn aan de schimmelkwekende termieten zijn soorten die leven van organisch materiaal (bladeren, hout). Deels beschikken deze verwante soorten over enzymen die betrokken zijn bij de afbraak van organisch materiaal, deels leven ze in symbiose

¹ Deel 6 in de serie over recent ecologisch onderzoek aan paddestoelen.

met bacteriën en protozoën die voor de afbraak verantwoordelijk zijn. De overgang naar een symbiose waar de vertering buiten het termietenlijf plaatsvindt (in plaats van een symbiose in een termiet), is wellicht niet zo groot. Sommige schimmelkwekende termieten verzamelen vooral gras en gebruiken dat als voedsel in hun schimmelkamers, terwijl andere soorten vooral hout verzamelen. Dit verschil zou een gevolg kunnen zijn van de eisen die de *Termitomyces*-soorten aan hun substraat stellen en daardoor zou dit kunnen leiden tot een verschillende rol die verschillende schimmelsoorten voor verschillende termietensoorten hebben. Over het voordeel dat termieten ontlenen aan *Termitomyces* zijn drie verschillende hypothesen opgesteld. Sommige auteurs gaan er van uit dat de schimmels als voedsel dienen voor de termieten doordat schimmels een veel lagere koolstof:stikstof-verhouding hebben (en dus veel stikstofrijker en eiwitrijker zijn) dan het plantaardige substraat. Andere auteurs gaan er van uit dat de schimmels gekweekt worden voor hun bijdrage aan het geschikt maken van bladeren en hout, maar dat het voedsel van termieten voor een belangrijk deel nog steeds uit plantaardig materiaal bestaat. Schimmels kunnen bijdragen aan de kwaliteit van het plantaardige voedsel door bij voorkeur lignine af te breken. Daardoor wordt het substraat celluloserijker en beter verteerbaar, zonder dat het stikstofgehalte toeneemt. Tot slot kunnen termieten schimmels eten om de enzymen van de schimmel te verwerven. Samen met de eigen enzymen van de termiet zijn deze schimmel-enzymen verantwoordelijk voor de afbraak van het plantaardige materiaal. Uiteraard sluiten deze hypothesen elkaar niet uit.

Termietenheuvels (termitaria) zijn een zeer opvallende karakteristiek in het Afrikaanse savanne-landschap. Deze structuren worden door schimmelkwekende termieten geproduceerd. In de termitaria (en ook in ondergrondse structuren) wordt *Termitomyces* door termieten gekweekt. Het vervaardigen van deze termietenheuvels leidt tot opvallende veranderingen in bodemeigenschappen. Niet voor niets worden termieten als bodembouwers of ecosysteem-ingenieurs beschouwd. In de termietenheuvels is bijvoorbeeld het kleigehalte veel hoger. Konaté en medewerkers (1999) lieten zien dat het kleigehalte van de grond in een savanna in Ivoorkust 8% bedroeg, maar in de termietenheuvels was dat driemaal zo hoog, tot zo'n 23%. Het zandgehalte in de omringende bodem was daarentegen veel hoger dan in de termitaria. Deze veranderingen in kleigehalte zijn voor een belangrijk deel het gevolg van het feit dat termieten de klei uit de diepere bodemlagen naar boven transporteren. Niet alleen zijn termietenheuvels veel kleirijker dan de omgeving, maar ook treden er chemische veranderingen (verwerking) van de kleideeltjes op. Die veranderingen kunnen het gevolg zijn van het consumeren van de grond door termieten (en dus verwerking door de termieten zelf), maar het valt niet uit te sluiten dat ook *Termitomyces* daarbij een rol speelt (Jouquet *et al.*, 2002). Immers, het vermogen van symbiotische schimmels om bij te dragen tot bodemverwerking is wijd verbreid en komt voor bij ectomycorrhizaschimmels en bij schimmels van korstmossen.

Koolstofkringloop

Termieten en schimmels samen hebben een grote invloed op het functioneren van savanne-ecosystemen, met name waar het de koolstofkringloop betreft. Het is daarbij niet altijd goed mogelijk om de rol van schimmel en termiet te scheiden, maar gezien de symbiose tussen beide is dat wellicht ook niet erg zinvol. Voor een savanne in Ivoorkust hebben Konaté en medewerkers (2003) een schatting gemaakt van de koolstofkringloop en de rol van termie-

ten en hun schimmels in die kringloop. In die savanne komt een aantal soorten termieten voor, maar twee soorten, *Odontotermes pauperans* en *Ancistrotermes cavithorax*, vormen samen zo'n 70% van de totale termietenbiomassa. Ook de andere belangrijke termieten in deze savanne zijn schimmelkwekers. In het onderzoek werden de soorten *Termitomyces* niet op naam gebracht. Uit onderzoek van Aanen *et al.* (2002) bleek overigens dat er enige specificiteit tussen termieten en schimmels is, dat wil zeggen dat op het genusniveau van termieten er meestal sprake is van associatie met één of enkele nauwverwante schimmels. Het is dus waarschijnlijk dat in de nesten van beide termieten verschillende soorten *Termitomyces* voorkomen.

Allereerst bepaalden de onderzoekers de dichtheden van schimmelkamers per vierkante meter. Samen met schattingen van aantal (mannelijke en vrouwelijke) werkers per schimmelkamer (150 voor *Odontotermes*, 110 voor *Acanthotermes*) aangevuld met schattingen voor de aantallen (mannelijke en vrouwelijke) soldaten (minder dan 10% van de aantallen werkers), leverde dat op dat in die savanne per hectare 1.500.000 termieten van *Ancistrotermes* en 2.000.000 termieten van *Odontotermes* voorkwamen. Het drooggewicht van die termieten bedroeg zo'n 0,3 resp. 0,5 milligram. Daarnaast bepaalden ze de koolzuurproductie per termiet. De grootste termiet bleek meer koolzuur te produceren wanneer dat uitgedrukt werd op gewichtsbasis. Dat is verrassend want normaal geldt dat kleinere dieren op gewichtsbasis meer eten en meer verademen (koolzuur produceren) dan grotere dieren. (Om die reden eten muizen relatief meer dan olifanten.) Het verschil tussen de termieten wordt verklaard door hun dieet.

Hyodo en medewerkers (2003) hebben onderzoek gedaan naar het dieet van termieten in Azië. Daartoe hebben ze zowel de schimmelkamers onderzocht als de termieten zelf. Helaas werden de soorten *Termitomyces* niet op naam gebracht. De schimmels die door het termietengeslacht *Macrotermes* werden gekweekt, waren efficiënte lignine-afbrekers, maar schimmels die door andere termieten (waaronder *Ancistrotermes* en *Odontotermes*) werden geteeld, waren dit niet. Een analyse van de chemische samenstelling van de termieten met behulp van stabiele koolstofisotopen toonde aan dat soorten van *Macrotermes* vooral van plantaardig materiaal leven, en de soorten van de twee andere geslachten vooral van schimmelmateriaal. Volgens Konaté en medewerkers (2003) blijkt in de Afrikaanse savanne het dieet van *Ancistrotermes* voor een groter deel uit schimmels te bestaan dan dat van *Odontotermes*. Deze soort eet schimmels en plantaardig materiaal dat verteerd wordt door enzymen van de schimmels (die ze door schimmelconsumptie binnen krijgen) en hun eigen enzymen. Dat dieet is toch wat minder voedzaam en daardoor eten deze termieten relatief meer dan de echte schimmelelers.

De totale koolzuurproductie van zo'n termietenkolonie wordt overigens maar voor een klein deel door de koolzuurproductie van de termieten bepaald – de schimmel is een veel belangrijkere bron van koolzuurgas. De bijdrage van de termieten was zo'n 7-8%, zodat *Termitomyces* (en andere schimmels op de oude schimmelkamers) meer dan 90% van de koolzuurproductie voor zijn rekening nam. Op basis van de talrijkheid van termieten berekenden de auteurs dat er per hectare per jaar zo'n 270 kg koolstof verademd werd. Doordat de beide soorten zo'n 70% van de termietenbiomassa omvatten, is dus de totale koolzuurproductie zo'n 400 kg koolstof per hectare per jaar. Termieten verzamelen jaarlijks zo'n 650 kilo koolstof – de rest eindigt in de biomassa van de termieten en in de structuren van de termietennesten.

De betekenis van deze cijfers moeten we zien in het licht van de jaarlijkse bovengrondse productie (bladeren van bomen en grassen) in deze savanne. Die bedraagt zo'n 5500 kg koolstof per hectare per jaar. In de savanne is vuur een zeer belangrijke ecologische factor en vuur consumeert gemiddeld zo'n 60%. Dat betekent dat termieten zich meer dan een kwart (27%) van de overblijvende bovengrondse productie toeëigenen ten behoeve van hun schimmelteelt (650/2200 kg) waarvan zo'n 60% weer ogenblikkelijk wordt verademd. Daarmee is de lokale invloed van termieten vergelijkbaar met die van de mens, waarvan een recente schatting is dat hij zich zo'n 32% van de fotosynthese toeëigent (Rojstaczer *et al.*, 2001).

Dat hele systeem van efficiënte afbraak en verademing van koolstof dient voor een groot deel één belangrijk doel: het verlagen van de koolstof-stikstof-verhouding (het relatief stikstofrijker maken van het substraat) ten behoeve van die termieten. Dat stikstofrijke substraat is overigens niet alleen voor de termieten van belang. Termitaria zijn rijk aan voor de plant opneembaar stikstof en de vegetatie op deze termitaria is meestal ook veel groener (stikstofrijker) dan de vegetatie in de omringende delen. Ook kunnen deze termitaria beter water vasthouden zodat de vegetatie daar langer groen blijft. De dichtheid van boompjes is op termitaria vaak zo'n 2-3 maal zo hoog als op de omringende bodem. Sommige plantensoorten worden vrijwel uitsluitend op de termitaria waargenomen (Konaté *et al.*, 1999). En na het verlaten van de termitaria door de termieten, kan het materiaal daarvan verzameld worden, worden fijngemalen en uiteindelijk door de mens als stikstofmeststof gebruikt in zijn landbouwgebieden, die door de activiteit van de termieten juist verschaald zijn.

Literatuur

- Aanen, D.K., Eggleton, P., Rouland-Lefèvre, C., Guldborg-Frøsløv, T., Rosendahl, S. & Boomsma, J.J. 2002. The evolution of fungus-growing termites and their mutualistic symbionts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 99: 14887-14892.
- Hyodo, F., Tayasu, I., Inoue, T., Azuma, J.-I., Kudo, T. & Abe, T. 2003. Differential role of symbiotic fungi in lignin degradation and food provision for fungus-growing termites (Macrotermitinae, Isoptera). *Functional Ecology* 17: 186-193.
- Jouquet, P., Mamou, L., Lepage, M. & Velde, B. 2002. Effect of termites on clay minerals in tropical soils: fungus-growing termites as weathering agents. *European Journal of Soil Science* 53: 521-527.
- Konaté, S., Le Roux, X., Tessier, D. & M. Lepage 1999. Influence of large termitaria on soil characteristics, soil water regime, and tree leaf shedding pattern in a West African savanna. *Plant and Soil* 206: 47-60.
- Konaté, S., X. Le Roux, B. Verdier & Lepage, M. 2003. Effect of underground fungus-growing termites on carbon dioxide emission at the point- and landscape-scales in an African savanna. *Functional Ecology* 17: 305-314.
- Rojstaczer, S., Sterling, S.M. & Moore, N.J. 2001. Human appropriation of photosynthesis products. *Science* 294: 2549-2552.