

## Ameisenpflanzen – Überleben durch Teamwork

# Pflanzen mit Bodyguards

ANDREA T. MÜLLER | AXEL MITHÖFER

*Myrmekophytische Pflanzen bieten den mit ihnen vergesellschafteten Ameisen Wohnraum und/oder Nahrung. Im Gegenzug schützen die Ameisen ihre Wirte effizient vor Angreifern. Ob sich die Pflanzen in dieser Symbiose völlig auf den Schutz durch die Ameisen verlassen und ihre Verteidigungsmechanismen verloren haben oder sich noch selber verteidigen können, ist Gegenstand laufender Studien.*

Pflanzen können als ortsgebundene Organismen ihren Feinden nicht ausweichen. Um sich dennoch gegen Angriffe durch pathogene Mikroben oder Fraßfeinde zu verteidigen, haben sie im Laufe ihrer Evolution eine Reihe sehr erfolgreicher, zum Teil subtiler Abwehrmechanismen entwickelt. Diese reichen von rein physikalischen Barrieren wie Dornen, Stacheln oder Haaren bis zur chemischen Verteidigung. Pflanzen können durchgehend (*konstitutiv*) oder bei Bedarf (*induzierbar*) zahllose (>200.000) chemische Verbindungen produzieren, die unmittelbar gegen die angreifenden ► Herbivoren (hauptsächlich pflanzenfressende Arthropoden wie Insekten und Milben) gerichtet sind. Bei dieser direkten Verteidigung nutzt die

Pflanze sogenannte sekundäre oder spezialisierte Verbindungen aus unterschiedlichsten chemischen Klassen, unter anderem Alkaloide, Terpene, Phenylpropanoide, Peptide und Proteine. Solche spezialisierten Verbindungen sind für die Insekten oft toxisch, verdauungshemmend, entwicklungshemmend oder wirken abschreckend. Besonders raffiniert sind jedoch indirekte Verteidigungsstrategien. Die indirekte Verteidigung schützt die Pflanze, indem sie andere Organismen als Verteidiger anlockt. Dazu synthetisieren die befallenen Pflanzen unter anderem flüchtige Verbindungen (VOCs, *volatile organic compounds*) die sie an die Umgebung abgeben. Diese Duftstoffe locken spezifisch räuberische oder parasitische Feinde der Herbivoren an, die gezielt zu der befallenen Pflanze kommen und die dort fressenden Organismen dezimieren [1, 2]. Neben flüchtigen Stoffen, die von den Pflanzen als „Hilferuf“ ausgestoßen werden, produzieren manche Pflanzen bei Fraßschäden auch extrafloralen Nektar (EFN). Dies lockt Ameisen zu den Pflanzen, die sich nicht nur vom EFN ernähren, sondern auch die Herbivoren attackieren, denen sie begegnen [3, 4].

### Ameisenpflanzen: Working for Bed & Breakfast

Sehr häufig arbeiten Pflanzen mit Ameisen zusammen, um ihre Angreifer zu bekämpfen. Während viele Pflanzen nur bei Bedarf nach zusätzlicher Hilfe gegen Aggressoren

*Die mit einem grünen Pfeil markierten Begriffe werden im Glossar auf Seite 82 erklärt.*



**ABB. 1** *Bed and Breakfast*: Myrmekophytische Pflanzen bieten Ameisen ein geschütztes Nest: hohle Strukturen, auch Domatien genannt, zum Beispiel am Blattstiel von *Hirtella physophora* (a) oder im Stamm von *Duroia hirsuta* (b). Außerdem produzieren viele Ameisenpflanzen, wie etwa *Vachellia chiapensis* (c) und *V. collinsii* (d), Nahrung für ihre Bewohner: entweder extrafloralen Nektar (c, gelbe Pfeile) und/oder Futterkörper (c, d, weiße Pfeile). Fotos: a) und b) Dr. Pierre-Jean Malé, c) und d) A. T. Müller.

suchen (fakultative Interaktion), leben andere dauerhaft mit den Ameisen zusammen. Solche Pflanzen werden als ► Myrmekophyten oder Ameisenpflanzen bezeichnet. Darunter finden sich Arten der Gattungen *Acacia*, *Cecropia*,

*Duroia*, *Piper*, *Tococa* und *Macaranga*. Im Gegensatz zu Pflanzen, die nur gelegentlich mit Ameisen interagieren, bieten Myrmekophyten den Ameisen auch Behausungen. Dabei handelt es sich um spezielle hohle Strukturen (hohle Dornen, Stängel, Blattaschen und Knollen – sogenannte ► Domatien), um Ameisen dauerhaft aufzunehmen und ihnen geschützte Nistplätze zu bieten (Abbildung 1a, b). Viele Ameisenpflanzen bieten den Ameisen darüber hinaus eine permanente Nahrungsquelle, entweder EFN wie viele *Acacia*-Arten oder Futterkörper (FB) wie *Cecropia*- oder *Macaranga*-Arten [3, 5] (Abbildung 1c, d). Manchmal erfolgt die Nährstoffversorgung auch indirekt: Ameisen pflegen oft Phloem-saugende Schildläuse und ernähren sich von dem Honigtau, den diese ausscheiden. Myrmekophyten haben sich wiederholt entwickelt, so dass bis heute mehr als 600 Arten von Gefäßpflanzen aus 50 Pflanzenfamilien beschrieben wurden, die in den tropischen Zonen der Welt vorkommen [6]. In ähnlicher Weise haben sich die sogenannten Pflanzenameisen an das Nisten in Pflanzen angepasst, wobei bisher Arten aus über 40 Gattungen aus fünf verschiedenen Unterfamilien der Formicidae identifiziert wurden [7].

## IN KÜRZE

- Die in den Tropen vorkommenden **Ameisenpflanzen leben in mutualistischen Symbiosen mit Ameisen** zusammen. Die Pflanzen liefern Nistplätze und Nahrung, die Ameisen dafür einen sehr effizienten Schutz gegen (Fraß-)feinde.
- Ameisenfreie Myrmekophyten werden schnell von Herbivoren attackiert und haben kaum eine Überlebenschance. Dies führte zu der Hypothese, dass Ameisenpflanzen keine eigene Verteidigung mehr haben und **einzig auf die Ameisen angewiesen sind**.
- Feldstudien haben diese These widerlegt und gezeigt, dass zumindest in der Ameisenpflanze *Tococa quadrialata* typische **pflanzliche, Jasmonat-vermittelte Verteidigungsmechanismen** wie Duftstoffe und abwehrrelevante Gene oder Metaboliten durch Herbivorenfraß induziert werden.
- Ameisenpflanzen können zusätzlich noch **von durch die Ameisen eingetragenen Stickstoffverbindungen profitieren**, die in ihren Stoffwechsel eingebaut werden. Dies verbessert generell die Fitness von besiedelten im Vergleich zu unbesiedelten Ameisenpflanzen.



**ABB. 2 Ameisen als induzierbare Verteidigung: *Azteca cf. tonduzi*-Ameisen machen kurzen Prozess mit allen Tieren, die sich auf ein *Tococa quadrialata*-Blatt verirren wie hier ein Regenwurm. Binnen Minuten finden sich immer mehr Ameisen auf dem Blatt ein, um den Wurm aufzufressen.** Foto: Dr. Karsten Zunk.

Während die Vorteile für die Pflanzenameisen (Nahrung und Unterschlupf) bei all diesen Interaktionen recht einheitlich sind, können die Vorteile für myrmekophytische Pflanzen je nach geografischem Standort, Jahreszeit, kolonisierender Ameisenart und Pflanzenart variieren. Dennoch bietet die Ameisenkolonisation im Allgemeinen Schutz für ihren Wirt. Dabei kann es sich um die Verringerung der Belastung durch Krankheitserreger [8], die Beseitigung konkurrierender Pflanzen [9] oder vor allem um die Abwehr von Fraßfeinden – Säugetiere wie Insekten – handeln, darunter Elefanten, Giraffen und Antilopen sowie Käfer, Raupen und Blattschneiderameisen. Da dieser Austausch – Ressourcen gegen Schutz – für beide Partner von Vorteil ist, wird diese Symbiose als ► Mutualismus bezeichnet. Darüber hinaus können Ameisen weitere Fitnessvorteile wie zusätzliche Nährstoffe bieten. Diese durch Ameisen vermittelte Versorgung der Pflanze wird als Myrmekotrophie bezeichnet. Dies ist allerdings vor allem für Aufsitzerpflanzen bekannt, bei denen Schutz vor Fraßfeinden eine untergeordnete Rolle spielt.

### Verteidigungsstrategien von Ameisenpflanzen

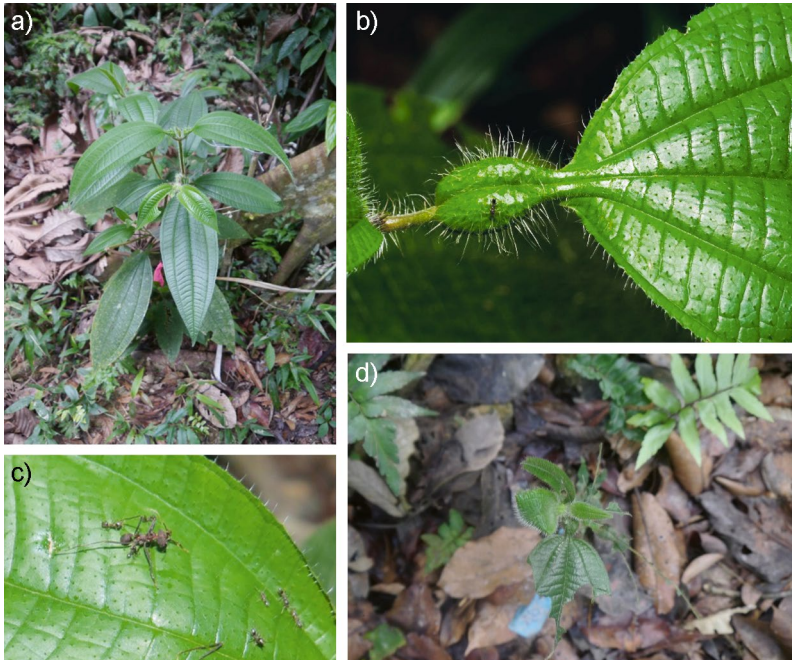
Die Verteidigung von Myrmekophyten wurde in den letzten Jahrzehnten eingehend untersucht, wobei der Schwerpunkt auf Kosten und Nutzen im Zusammenhang mit Ameisen lag. Seit dem ersten Bericht von D. H. Janzen im Jahr 1966 [10] wurde mehrfach für verschiedene Ameisenpflanzenarten gezeigt, dass unbesiedelte Myrmekophyten enorm unter Herbivorie leiden [10, 11]. Dies bedeutet, dass die indirekte Verteidigung durch die Ameisen die wichtigste Strategie der Myrmekophyten ist. In Übereinstimmung mit dieser Hypothese stellte Janzen [10] das Fehlen von Bitterstoffen (hier cyanogene Glykoside) in Ameisen-Akazien im Vergleich zu nicht-myrmekophyti-

schen Akazien fest und stellte daher die These auf, dass Myrmekophyten nicht länger in direkte Abwehrmechanismen wie die Bildung spezialisierter Verbindungen investieren, da der Ameisen-vermittelte Schutz schon sehr effizient ist. Dieser Hypothese liegt die Annahme zugrunde, dass alle Verteidigungsmaßnahmen für die Pflanze kostspielig sind und daher eine räumliche und zeitliche Überschneidung der Verteidigungsstrategien vermieden werden sollte.

Viele Studien haben seither versucht, den vermuteten Kompromiss zwischen indirekter Abwehr durch Ameisen und direkter pflanzeigener physikalischer oder chemischer Abwehr zu bestätigen – mit unterschiedlichen Ergebnissen. So wurde beispielsweise in unbesiedeltem *Piper cenocladum* ein höherer Gehalt an Amiden gefunden, eine geringere Chitinaseaktivität in myrmekophytischen *Macaranga*- und *Acacia*-Arten sowie eine höhere Blattzähigkeit und Dichte an Pflanzenhaaren (Trichomen) in ameisenfreien *Tococa guianensis*-Pflanzen [12, 13]. Andererseits konnte beim Vergleich mehrerer myrmekophytischer und nicht-myrmekophytischer *Piper*-, *Macaranga*- oder *Acacia*-Arten keine negative Korrelation zwischen Ameisenbesiedlung und chemischer Abwehr festgestellt werden [14]. Die Frage, ob es einen Kompromiss gibt oder nicht, ist also immer noch umstritten.

### Ameisenpflanzen und Herbivorie

Interessanterweise wurde die Herbivorie als Einflussparameter in den meisten Studien nicht berücksichtigt. Dementsprechend gibt es nicht viele Informationen über die Regulierung und Induktion von Abwehr in Ameisenpflanzen als Reaktion auf Fraßfeinde oder die Anwesenheit oder Abwesenheit von Ameisen. Erste Studien von M. Heil und Mitarbeitern zur Regulierung der indirekten Verteidi-



**ABB. 3** Die myrmekophytische Pflanze *Tococa quadrialata*. a) *Tococa*-Pflanzen sind kleine Büsche, die oft in Gruppen an lichten Stellen im Regenwald wachsen. b) Sie bilden Blattdomatien, in welchen sie verschiedene Ameisenspezies wie z. B. *Azteca cf. tonduzi* beherbergen können. c) Ameisen gegen Ameisen: Blattschneiderameisen gehören zu den größten Gefahren für die Pflanzen, gegen die *Azteca*-Ameisen ihre Pflanze verteidigen müssen. d) Ohne Ameisen haben die Pflanzen kaum eine Überlebenschance, da sie durch Herbivoren ständig ihre Blätter verlieren. Im Vergleich zu mit Ameisen besiedelten Pflanzen bleiben sie winzig klein. Fotos: A. T. Müller.



**ABB. 4** Ein Teufelsgarten (*devil's garden*). Dieser „Teufelsgarten“ besteht aus myrmekophytischen *Duroia*-Pflanzen und ihren Beschützern, *Myrmelachista*-Ameisen, und wurde in der Region Loreto im Nordosten von Peru gefunden. Foto: Dr. Pierre-Jean Malé.

gung von Myrmekophyten zeigten, dass die Nachahmung der Herbivorie durch Besprühen mit ► Jasmonaten, der für die induzierte Abwehr von Herbivoren wichtigsten Gruppe an Phytohormonen [3, 4], die EFN-Produktion in

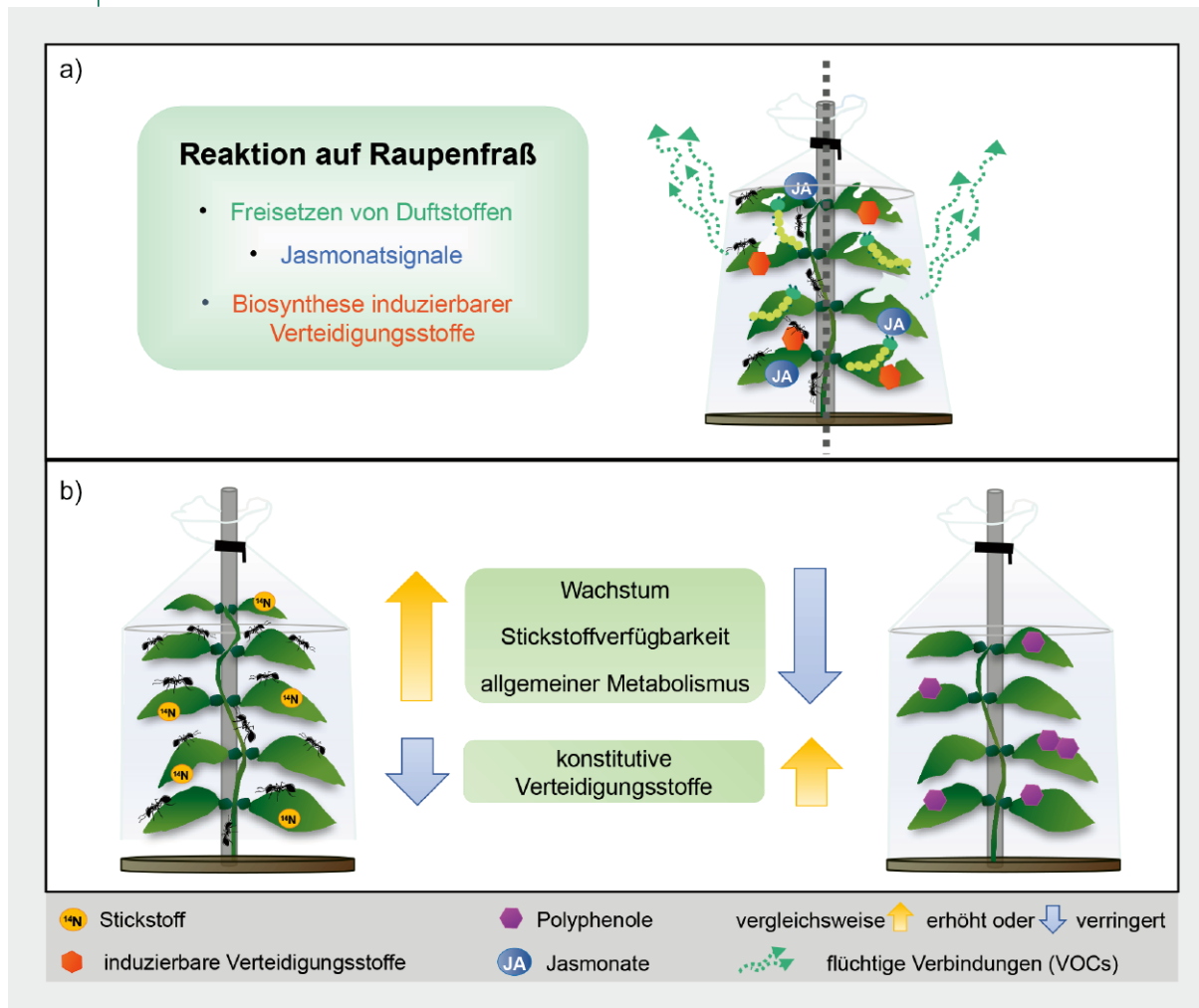
myrmekophytischen Akazien nicht steigern konnte, während die EFN-Produktion in nicht-myrmekophytischen Akazien zunahm [15]. In die gleiche Richtung geht eine Studie, die zeigte, dass von Ameisen besiedelte Akazien im Gegensatz zu nicht-myrmekophytischen Akazien weder Jasmonat-Signale und die daraus resultierende EFN-Induktion an entfernte Blätter weitergeben, noch VOCs als Signale für Pflanzen aussenden [16]. Diese Daten deuten darauf hin, dass Ameisenpflanzen möglicherweise eine reduzierte induzierbare Pflanzenabwehr oder/und eine gestörte Signalübertragung durch Jasmonate aufweisen.

Andererseits werden auch die Ameisen selbst als induzierbarer biotischer Schutz von Myrmekophyten betrachtet. Mutualistische Ameisen patrouillieren in der Regel kontinuierlich auf den Blättern, doch beim Auftreten von Pflanzenfressern oder Pflanzenschäden vervielfacht sich die Zahl der Ameisen am Ort der Gefahr rasch – in der Regel innerhalb von 10 Minuten (Abbildung 2). Dies führt letztlich dazu, dass die Bedrohung schnell beseitigt wird. H. L. Vasconcelos [17] beobachtete beispielsweise, dass alle lebenden Termiten und 92,5 Prozent der Hemipteren-(Schnabelkerfen-)eier, die auf *Maieta guianensis*-Pflanzen platziert wurden, von Ameisen der Art *Pheidole minutula* gefunden und angegriffen wurden, bis sie entweder von der Pflanze sprangen oder an Ameisenlarven verfüttert wurden. In ähnlicher Weise agierten Ameisen der Art *Crematogaster borneensis*, die 96,6 Prozent der Versuchsraupen innerhalb einer Stunde entweder vom Blatt trieben oder töteten [18].

Da die Geschwindigkeit und Effizienz der Ameisen beim Auffinden und Beseitigen von Herbivoren so hoch sind, ist es für myrmekophytische Pflanzen möglicherweise gar nicht notwendig, auf einen entsprechenden Angriff mittels Aktivierung der Jasmonat-Signalkaskade und nachgeschalteten chemischen Abwehrmaßnahmen zu reagieren. Die Frage, die sich logischerweise stellt, ist: Verlassen sich Myrmekophyten gänzlich auf ihre Ameisen-Bodyguards oder existiert ein Plan B, das heißt, gibt es Verteidigungsmechanismen als „schlafende Reserve“, wenn keine Ameisenverteidiger zur Verfügung stehen?

### **Tococa, eine myrmekophytische Modell-Pflanze**

Unseres Wissens nach wurden bisher abgesehen von den eben erwähnten Jasmonat-Experimenten [3, 4, 15, 16] keine Studien über die Regulierung der Abwehrkräfte auf molekularer Ebene bei Ameisenpflanzen durchgeführt. Daher war bislang nur wenig über induzierte VOCs, die chemische Verteidigung oder über die Rolle von induzierten Phytohormonen – insbesondere Jasmonate – bei der Reaktion von Myrmekophyten auf Herbivorie bekannt. In einer mehrjährigen Studie im Tambopata Nationalpark in Peru wurden diese Fragen an Pflanzen der Art *Tococa quadrialata* untersucht (Abbildung 3) [19]. *Tococa* ist eine Gattung von schnell wachsenden Sträuchern und

ABB. 5 | DIE WECHSELBEZIEHUNG ZWISCHEN *T. QUADRIALATA* UND *AZTECA CF. TONDUZI*

Die Abbildung fasst die Forschungsergebnisse an *Tococa quadrialata* zusammen. In einer kürzlich veröffentlichten Studie [19] wurde der Stoffwechsel von *T. quadrialata*-Pflanzen mittels Transkriptom- und Metabolomanalysen untersucht. Um die Auswirkungen der Besiedlung durch *Azteca cf. tonduzi*-Ameisen auf den Stoffwechsel und das Wachstum zu studieren, wurden junge *T. quadrialata*-Pflanzen in zwei Gruppen geteilt: von Ameisen besiedelte und ameisenfreie Pflanzen. In letzterer Gruppe wurden die Ameisen durch mehrfaches Spülen der Domatien mit Wasser von den Pflanzen entfernt. Anschließend wurden Netze um die Pflanzen angebracht, um eine Wiederbesiedlung und unkontrollierten Fraßschaden zu verhindern. Um gleiche Lichtbedingungen zu erreichen, wurden auch die von Ameisen besiedelten Pflanzen mit Netzen bedeckt, wobei diese zum Boden hin offen gehalten wurden (siehe b). a) Es wurden kontrollierte Fraßexperimente durchgeführt und die Reaktion von ameisenfreien und von mit Ameisen besiedelten Pflanzen auf Blattschäden auf Transkriptions- und Metabolitenebene studiert. Die Ergebnisse der Untersuchung sind graphisch vereinfacht dargestellt. b) Die physiologischen Unterschiede zwischen *T. quadrialata*-Pflanzen mit und ohne Ameisen sind schematisch dargestellt.

kleinen Bäumen aus der Familie der Melastomataceae. Sie ist in der gesamten Neotropis verbreitet und dafür bekannt, dass die meisten Arten (Blatt-)domatien produzieren und mit mutualistischen Ameisen zusammenleben [11]. Je nach Standort werden verschiedene Gattungen (*Azteca*, *Allomerus*, *Crematogaster*, *Pheidole*, *Myrmelachista*) gefunden, deren Arten die *Tococa*-Pflanzen besiedeln und effizient gegen Herbivoren verteidigen [11, 19]. In Verbindung mit *Myrmelachista*-Ameisen können *Tococa*-Pflanzen in Monokulturen im Regenwald wachsen – ein Phänomen, das als „Teufelsgarten“ bezeichnet wird

(Abbildung 4) [20, 21]. Die Ameisen greifen jede Nicht-Wirtspflanze an und injizieren Ameisensäure in die Schösslinge, was zu Blattnekrosen führt. Auf diese Weise entstehen große Flächen mit einer oder zwei Arten von Ameisenpflanzen (*Tococa*, *Clidemia* und/oder *Duroia*), die von einer einzigen *Myrmelachista*-Kolonie in dem ansonsten artenreichen Wald besiedelt werden [21]. Diese Interaktion ist auf *Myrmelachista*-Ameisen beschränkt und wurde bei anderen Ameisengattungen nicht beobachtet. Während die Rolle der Ameisen bei der Abwehr von *Tococa* gegen Pflanzenfresser von verschiedenen Forscher-

## GLOSSAR

**Domatien:** Oftmals hohle Pflanzenteile, die symbiotischen Insekten Wohnraum und/oder Nistplätze bieten. Im Fall von *Tococa quadrialata* ist dies ein vergrößerter Blattstiel.

**(Ellagi)tannine:** Gruppe bioaktiver sekundärer Pflanzenstoffe; unter anderem in einigen Nüssen und Samen zu finden. Sie gehören zur Klasse der hydrolysierbaren Tannine innerhalb der Polyphenole.

**Herbivoren:** Pflanzenfresser, d. h. Tiere (z. B. Arthropoden wie Insekten aber auch Säugetiere), die sich ausschließlich von Pflanzen ernähren.

**Jasmonate:** Klasse von Fettsäure-abgeleiteten Phytohormonen. Jasmonate sind in der Regulation von pflanzlichen Abwehrreaktionen auf (a)biotischen Stress involviert, zum Beispiel bei Verwundung oder gegen Herbivore.

**Mutualismus:** Form einer Symbiose (Wechselbeziehung) zwischen zwei artfremden Organismen zu beiderseitigem Vorteil.

**Myrmekophyten:** Ameisenpflanzen; Pflanzen, die eine Symbiose mit Ameisen eingehen.

**Myrmekotrophie:** Wechselbeziehung zwischen Ameisen und Pflanzen, bei der die Pflanze den Ameisen Nistraum bietet und die Ameisen der Pflanze Nährstoffe zur Verfügung stellen.

**Neotropis:** Tropen in Nord-, Mittel- und Südamerika

gruppen bereits untersucht wurde, wurde den pflanzlichen Abwehrmechanismen und den spezialisierten Stoffwechselprodukten von *Tococa* im Allgemeinen sehr wenig Aufmerksamkeit geschenkt. Allein hohe Mengen an hydrolysierbaren Tanninen (2,6 % des Trockengewichts und typisch für Melastomataceae) waren bekannt; mögliche chemische Pflanzenabwehrstoffe, ihre Biosynthese, Regulierung und Wirkungsweise allerdings noch nicht.

Mit einer Kombination aus molekularbiologischen und chemisch-analytischen Methoden konnte jetzt gezeigt werden, dass *Tococa*-Pflanzen sich nicht vollständig auf den von ihren Ameisensymbionten bereitgestellten Schutz verlassen. Im Falle von Herbivorenbefall können sie eine eigene Verteidigung aktivieren. Durch eine Kombination aus Transkriptomsequenzierung (RNA-Seq), Duftstoffsammlung und (un-)gerichteter Analyse der Blattmetaboliten mittels Massenspektrometrie konnten in *T. quadrialata* induzierbare, Jasmonat-vermittelte Abwehrreaktionen, einschließlich der Hochregulierung von Signal- und Abwehrgenen und die Emission von VOCs nachgewiesen werden (siehe Abbildung 5a, [19]). Dies geschah interessanterweise unabhängig vom Besiedlungsstatus durch Ameisen.

Ein Vergleich von Metaboliten und Genexpression von *T. quadrialata*-Pflanzen, die von der Ameise *Azteca cf. tonduzi* besiedelt waren, mit solchen, bei denen die Ameisen ein beziehungsweise zweieinhalb Jahre zuvor entfernt worden waren, zeigte weiterhin, dass die Anwesenheit der Ameisen selbst unter Ausschluss von Fraßfeinden starke Effekte auf den Metabolismus der Ameisenpflanzen hat. Wie in Abbildung 5b dargestellt, erhöhen die Ameisen den Stickstoffgehalt der Pflanzen, vermutlich durch ihren Abfall und ihre Ausscheidungen (► Myrmekotrophie). Dies fördert wiederum den allgemeinen Stoff-

wechsel und das Wachstum der besiedelten Ameisenpflanzen [19]. Umgekehrt wuchsen ameisenfreie *T. quadrialata*-Pflanzen langsamer und akkumulierten im Vergleich zu Besiedelten mehr ► Ellagitannine, eine wichtige Klasse von konstitutiven Abwehrstoffen. Zusammengefasst bedeutet das: Unbesiedelten *Tococa*-Pflanzen fehlt nicht nur eine wichtige Verteidigungsstrategie (die Symbionten), wodurch sie mehr Fraßschäden zu verkraften haben und mehr in die Verteidigung (sowohl konstitutiv als auch induzierbar) investieren müssen um zu überleben, sondern sie haben auch weniger Ressourcen zur Verfügung (Blattstickstoff, Zucker, Aminosäuren und andere Metabolite). Während *T. quadrialata* in der Lage sein könnte, den von den Ameisen gewährten Schutz zum Teil auszugleichen, hat die Pflanze keine Möglichkeit, die geringere Stickstoffversorgung zu kompensieren. Alles in allem erklärt dies die drastischen Fitnessunterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten *Tococa*-Pflanzen in An- und Abwesenheit von Herbivoren.

Die Studie zeigt auf, wie hier mutualistische Ameisen gleichzeitig durch ihre Ernährungsweise und den durch sie vermittelten Schutz vor Herbivoren die Verfügbarkeit und Verteilung von Ressourcen innerhalb der Pflanze verändern und so den gesamten Stoffwechsel der Myrmekophyten positiv beeinflussen können. Dies verdeutlicht die hohe Komplexität der Symbiosen zwischen Ameisen und Ameisenpflanzen.

### Zusammenfassung

*Mutualistische Ameisen-Pflanzen-Wechselbeziehungen mit Myrmekophyten sind in den tropischen Regionen der Welt zu finden. Sie basieren immer auf der Bereitstellung von Nistplätzen (Domatien) durch die Pflanze und können mit zusätzlicher Bereitstellung von Nahrung einhergehen (extrafloraler Nektar und/oder Futterkörper). Im Gegenzug dafür verteidigen die Ameisen die Pflanze gegen andere Organismen, insbesondere Herbivore. Zusätzlich profitieren manche Ameisenpflanzen – wie etwa Tococa – bei Ameisenbesiedlung von einem erhöhten Gehalt an Stickstoff, der durch die Ameisen eingebracht wird. Somit können zusätzlich zur Verminderung von Fraßschäden zumindest manche Ameisenspezies den allgemeinen Stoffwechsel und das Wachstum der Ameisenpflanzen positiv beeinflussen. Kommt es trotz der Anwesenheit oder wegen des Fehlens der schützenden Ameisen dennoch zu Fraßschäden, können Myrmekophyten typische pflanzliche Abwehrreaktionen wie etwa die Freisetzung von flüchtigen organischen Verbindungen (VOCs) aktivieren.*

### Summary

#### **Myrmecophytes: Plants protected by bodyguards**

*Mutualistic ant-plant-interactions with myrmecophytes are found in tropical regions of the world. They are always based on the provision of nesting sites (domatia) by the plant and may be accompanied by the additional provision*

of food (extrafloral nectar and/or food bodies). In return, the ants defend the plant against other organisms, especially herbivores. In addition, some ant plants – such as *Tococa* – benefit from an increased level of nitrogen introduced by the ants, when they are colonized by ants. Thus, in addition to reducing feeding damage, at least some of the ant species can positively influence the general metabolism and growth of ant plants. If feeding damage occurs despite the presence or because of the absence of protective ants, myrmecophytes can activate typical plant defence reactions such as the release of volatile organic compounds (VOCs).

### Schlagworte:

Ameisenpflanzen, Herbivorie, pflanzliche Verteidigung, Symbiose, *Tococa*

### Danksagung:

Eigene hier eingebrachte Studien in Peru erforderten einiges an Logistik und Unterstützung. Wir danken dem Team des *Explorer's Inn* für die Unterbringung, insbesondere während der Pandemie, Eric G. Cosio, Norma Salinas, Alex Nina, Rudi Saul, Fabian Limonchi und Eliana Esparza, Alfredo Ibañez (PUCP, Lima) für die Hilfe bei der Organisation der Feldarbeit, für Laborraum und Ausrüstung, Daniel Veit und Saskia Gablenz (MPI-CÖ) für technische Ausstattung, AIDER für die Unterstützung bei den Genehmigungen, SERNANP und SERFOR für die Genehmigung der Feldarbeiten. Die Forschung wurde von der Max-Planck-Gesellschaft und durch Stipendien der Friedrich-Schiller-Universität Jena im Rahmen der *International Max Planck Research Schools* (IMPRS) und des Deutschen Akademischen Austauschdienstes (DAAD) finanziert.

### Literatur

- [1] A. Mithöfer, W. Boland (2012). Plant defense against herbivores: Chemical aspects, *Annu. Rev. Plant Biol.* 63, 431–450.
- [2] A. Mithöfer, M. Schuman (2014). Düfte zum Überleben: Subtile Verteidigungsstrategien in Pflanzen, *Biol. Unserer Zeit* 44, 26–32.
- [3] B. L. Bentley (1977). Extrafloral nectaries and protection by pug-nacious bodyguards. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 8, 407–427.
- [4] M. Heil (2015). Extrafloral nectar at the plant-insect interface: a spotlight on chemical ecology, phenotypic plasticity, and food webs. *Annu. Rev. Entomol.* 60, 213–232.
- [5] M. González-Teuber, M. Heil (2015). Comparative anatomy and physiology of myrmecophytes: ecological and evolutionary perspectives. *Res. Rep. Biodivers. Stud.* 4, 21–32.
- [6] G. Chomicki, S. S. Renner (2015). Phylogenetics and molecular clocks reveal the repeated evolution of ant-plants after the late Miocene in Africa and the early Miocene in Australasia and the Neotropics. *New Phytol.* 207, 411–424.
- [7] D. McKey, D. W. Davidson (1993). Ant-plant symbioses in Africa and the Neotropics - history, biogeography and diversity. In P. Goldblatt, ed, *Biological relationships between Africa and South America*. Yale University Press, USA, pp 568–606.
- [8] M. González-Teuber et al. (2014). Mutualistic ants as an indirect defence against leaf pathogens. *New Phytol.* 202 640–650.
- [9] S. S. Renner, R. E. Ricklefs (1998). Herbicidal activity of domatia-inhabiting ants in patches of *Tococa guianensis* and *Clidemia heterophylla*. *Biotropica* 30, 324–327.
- [10] D. H. Janzen (1966). Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20, 249–275.
- [11] F. A. Michelangeli (2003). Ant protection against herbivory in three species of *Tococa* (Melastomataceae) occupying different environments. *Biotropica* 35, 181–188.
- [12] M. Heil, D. McKey (2003). Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 425–553.
- [13] S. C. Moraes, H. L. Vasconcelos (2009). Long-term persistence of a Neotropical ant-plant population in the absence of obligate plant-ants. *Ecology* 90, 2375–2383.
- [14] M. Heil et al. (2002). Reduced chemical defence in ant-plants? A critical re-evaluation of a widely accepted hypothesis. *Oikos* 99, 457–468.
- [15] M. Heil et al. (2004). Evolutionary change from induced to constitutive expression of an indirect plant resistance. *Nature* 430, 205–208.
- [16] O. F. Hernandez-Zepeda et al. (2018). Reduced responsiveness to volatile signals creates a modular reward provisioning in an obligate food-for-protection mutualism. *Front. Plant Sci.* 9, 1076.
- [17] H. L. Vasconcelos (1991). Mutualism between *Maieta guianensis* Aubl., a myrmecophytic melastome, and one of its ant inhabitants: Ant protection against insect herbivores. *Oecologia* 87, 4.
- [18] B. Fiala et al. (1989). Studies of a South East Asian ant-plant association: Protection of *Macaranga* trees by *Crematogaster borneensis*. *Oecologia* 79, 463–470.
- [19] A. T. Müller et al. (2022). Combined -omics framework reveals how ant symbionts benefit the Neotropical ant-plant *Tococa quadrialata* at different levels. *iScience* 25, 105261.
- [20] W. Morawetz et al. (1992) Tree killing by herbicide producing ants for the establishment of pure *Tococa occidentalis* populations in the Peruvian Amazon. *Biodivers. Conserv.* 1, 19–33.
- [21] M. E. Frederickson et al. (2005) Ecology: 'Devil's gardens' bedevilled by ants. *Nature* 437, 495–496.

### Verfasst von:



Andrea T. Müller, Jahrgang 1992, studierte Biochemie bzw. Chemische Biologie an der Friedrich-Schiller-Universität Jena und ist aktuell Doktorandin am Max-Planck-Institut für chemische Ökologie, in der Arbeitsgruppe „Plant Defense Physiology“. Ihre Forschung konzentriert sich auf pflanzliche Naturstoffe, deren Biosynthese, Regulierung und Funktion in der Pflanze.



Axel Mithöfer, Jahrgang 1961, studierte Biologie an der Universität in Osnabrück und promovierte 1992 in der Pflanzenphysiologie der Ruhr-Universität Bochum. 1999 erfolgte die Habilitation in Botanik an der Ludwig-Maximilians-Universität München. Nach einem Aufenthalt im Jahr 2000 am Institut National de la Recherche Agronomique in Toulouse, Frankreich, kehrte er für weitere zwei Jahre nach München zurück. 2003 wechselte er an das Max-Planck-Institut für chemische Ökologie in Jena, um dort die Arbeitsgruppe „Plant Defense Physiology“ zu leiten. Gleichzeitig ist er Privatdozent an der Friedrich-Schiller-Universität Jena. Seine Forschungsgebiete sind die Wechselwirkungen von Pflanzen mit anderen Organismen.

### Korrespondenz

Priv.-Doz. Dr. Axel Mithöfer  
Max-Planck-Institut für chemische Ökologie  
Hans-Knöll-Str. 8  
07745 Jena  
Email: amithoef@ice.mpg.de