

III ONDERZOEKSRESULTATEN

III.A SYMBIOSE VAN PLANTEN EN MIEREN IN DE NEOTROPEN

Joke van Elven (jvelven@gmail.com).

Oorspronkelijke titel **Ant Plants in the Neotropics**,
 een literatuurstudie in het kader van de cursus Neotropical plant families 9 jul 2004.
 Origineel artikel op te vragen per e-mail aan auteur.
 Vertaald en bewerkt door Ferry van Elven

Inleiding

Toen wetenschappers in het Zuid Amerikaanse oerwoud op onderzoek uitgingen waren ze sterk onder de indruk van de agressieve mieren die leefden op de *Cecropia*, de trompetboom. De mieren leven in de holle stam van deze bomen en beschermen de boom met hun agressief gedrag tegen ongewenste indringers. Dit is wel één van de sprekendste voorbeelden van symbiose van plantensoorten en bepaalde daarin gespecialiseerde mierensoorten. Over deze vorm van symbiose gaat voorliggende verhandeling zonder overigens de pretentie te hebben daarin volledig te zijn.

Er is duidelijk sprake van een geleidelijke overgang van planten die helemaal niets doen om mieren aan te lokken tot een intensieve wederzijds afhankelijke symbiose. Planten hebben baat van de mieren omdat deze herbivore insecten opruimen.

Niet alle mierensoorten die leven of foerageren op planten zijn gespecialiseerde planten-mieren. Sommige soorten doen de plant zelfs schade, zoals de bladsnijdersmier, *Atta*, of mieren die "luizen houden" voor hun suikerhoudende afscheidingsproducten, bekend als honingdauw (Benson 1985).

Vaak echter doen de mieren geen schade aan de planten waar ze op leven, integendeel, zij eten juist de insecten die schade doen aan de plant. De planten stimuleren de mieren dan ook door het produceren van nectar in bepaalde kliertjes die zich bevinden op bladeren of op de stam alwaar de mieren ze kunnen bereiken.

Indien mieren ontbreken dan kan deze nectarvorming echter insecten aantrekken die juist schade berokkenen aan de plant (Bentley 1976).

Bepaalde planten ontwikkelden meer gespecialiseerde samenwerking met mieren; de myrmecofyten oftewel mierenplanten.

Myrmecofyten

Myrmecofyten zijn planten met een wederzijdse afhankelijkheid van mieren, symbiose. Meestal is er een vast verband tussen de plantensoort en de mierensoort.

De plant biedt aan de mieren een onderkomen (myrmecodomie) of biedt hen voedsel (myrmecotrofie) of beide (myrmecoxenie). De meeste planten die de mieren voedsel bieden, bieden deze tevens onderkomen (Jolivet, 1996).

Het voedsel wordt door de myrmecophyten beschikbaar gesteld in de vorm van voedsellichaampjes of extra-florale nectar uit de eerder genoemde kliertjes. Uiteraard kost dit proces energie van de plant waartegenover voordeel moet staan door de aanwezigheid van de gespecialiseerde mieren.

Voordelen voor de plant

Bescherming tegen planteneters (insecten, m.n. rupsen) is een belangrijk element. Daarvoor is het niet noodzakelijk dat het specifieke, agressieve mieren zijn. Planten die speciaal nectar producerende kliertjes hebben floreren het best in gebieden met veel mieren (Bentley 1976).

De echte symbiotisch levende mieren vertonen veelal een zeer agressief gedrag en vallen alles aan dat het op "hun plant of boom" voorzien lijkt te hebben.

Gespecialiseerde mierensoorten verwijderen parasitaire planten van hun gastheerplant. Een derde voordeel betreft de voorziening van voedingsstoffen. De gespecialiseerde mieren leven in zo'n nauwe associatie met hun gastheerplanten dat zij deze voorzien van de zo noodzakelijke nutriënten waaraan de grond in de neotropen vaak zo arm is. Dode mieren, faeces en plantenresten die door de mieren worden aangevoerd bevatten de voor de plant zo noodzakelijke voedingsstoffen. Soms spelen schimmels een rol bij het vrijmaken van deze voedingsstoffen uit het "afval". Sommige mierenplanten beschikken over orgaantjes die het mierenafval verteren en de nutriënten beschikbaar maken voor de plant zelf.

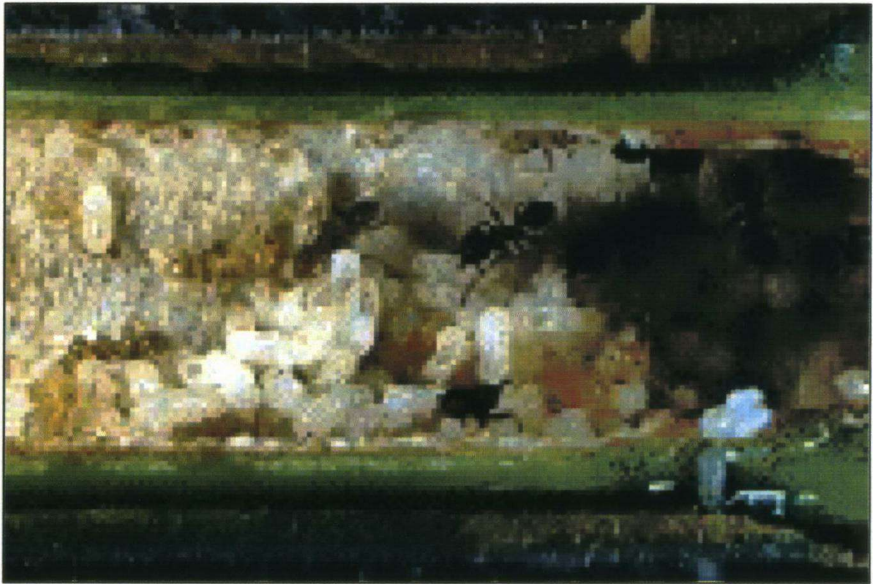
Voordelen voor de mier

Een adequate behuizing (domatia) en tegelijk een voortreffelijke voedselvoorziening vormen de voordelen voor de mieren.

Behuizing

De plant biedt de mieren een onderkomen in de vorm van holle structuren, de primaire domatia. De simpelste domatia zijn niet meer dan een holle stam of structuren met een zachte vulling die door de mieren kunnen worden uitgehold en gekoloniseerd. Van sommige planten is het niet eens duidelijk of de holle structuren worden gevormd door de plant zelf of door de mieren; deze planten worden nooit gevonden zonder mieren, zo nauw is de associatie (Benson 1985)! Deze holle structuren kunnen in de stam zitten maar ook elders in de plant, zoals doorns of een speciaal gevormde bladbasis. Ook in het wortelsysteem kunnen grote structuren voorkomen; deze worden door de mieren uitgehold of met holtes en al door de plant ter beschikking gesteld.

De mieren kunnen ook zelf, met gebruikmaking van structuren van de plant een behuizing maken. Deze secundaire domatia worden van bladstructuren gemaakt (Benson 1985) in de vorm van buideltes.



Afb. III.1 *Atzteca* mieren in een holle *Cecropia* stam



Afb. III.2 voet van *Cecropia* bladsteel met
staafjes glycogeen



Afb. III.3 holle doorn van *Acacia*

Voedsel voor de mieren

Allerlei vormen van voeding hebben zich in de loop van de evolutie ontwikkeld.

De plant voorziet de gastmieren meestal van nectar. Deze extra-florale nectarvorming, die met bestuiving niets te maken heeft, wordt louter door de plant gevormd om mieren aan te trekken en voedsel aan te bieden.

Verschillende voedsellichaampjes kunnen worden onderscheiden. Deze bevatten voor mieren belangrijke voedingsmiddelen als koolhydraten, proteïnen en/of vetten. Het voedsel wordt zodanig aangeboden dat het voor de mieren makkelijk oogstbaar is.

Een secundaire voedselvoorziening door de plant gaat met behulp van bladluizen. Deze nemen plantensap op en scheiden een suikerhoudend product af dat door de mieren wordt opgenomen.

En niet te vergeten, vruchten die door de planten worden geproduceerd.

Voorbeelden van symbiose

Onder de planten zijn er zo'n 500 soorten bekend die in symbiose leven met mieren. Zonder te proberen uitputtend te zijn wordt hier een aantal van de karakteristieke samenwerkingsvormen nader beschreven.

Cecropia (Cecropiaceae)

De al eerder genoemde *Cecropia* zijn wel heel treffend voor de samenwerking en vallen vooral op door de agressiviteit van de mieren die "hun boom" ten koste van alles verdedigen. Andere insecten worden opgegeten of verjaagd of van de planten verwijderd. De *Cecropia*, oftewel trompetboom leeft in symbiose met de zeer agressieve *Azteca*-mierensoorten (zie afb. III.1).

Cecropia heeft een karakteristieke holle stam die bestaat uit segmenten, voorzien van een dun septum. De plant groeit door deze efficiënte vorm bijzonder snel en is vanwege dit aspect een bekende pioniersplant in het tropisch woud.

Een *Azteca* koningin zoekt toegang tot een nog niet bezette *Cecropia* plant en knaagt zich door de wand van de stam (Benson 1991). Dit gebeurt op een specifieke, dunne plek, de prostoma. Deze bevindt zich aan het uiteinde van elk segment van de stam.

De holle stam biedt nestruimte aan de mier. Deze actie van de koningin is heel specifiek voor de *Azteca* in die zin dat slechts een zeer klein aantal mierensoorten het toegangsgaatje altijd op deze specifieke plek knagen.

In de stam begint de koningin haar volk met het leggen van eieren. De kolonie kent slechts 1 koningin. Naarmate de kolonie groeit nemen de werksters de taken van de koningin over en knagen gaten in de septa waarmee het nest eenvoudig vergroot wordt.

De *Cecropia* voedt "zijn" mieren; aan de voet van de petiole (bladsteel) zitten kleine staafjes die bestaan uit glycogeen (Benson 1985). Deze lichaampjes-van-Müller worden door de mieren gegeten; zij laten gemakkelijk los (Jolivet 1996) en kunnen eenvoudig geoogst worden door de *Azteca* mieren. (zie afb. III.2)

De *Cecropia* kent daarnaast ook de Bead bodies, bestaande uit gezwollen, gemodificeerde plantenharen die van nature een mengsel van olie en proteïnen bevatten en die als voeding voor de mieren dienen.

Zij lijken op insecteneieren en worden geproduceerd om mieren aan te trekken die eieren van insecten eten (Benson 1985). *Cecropia* doet dat natuurlijk voor zijn *Azteca*'s.

De *Cecropia* kan zonder zijn mieren in de vrije natuur niet overleven!

***Acacia* (Fabaceae)**

De holle doornen van de *Acacia* bieden onderdak aan de mierensoorten die met de *Acacia* in symbiose leven. (zie afb. III.3; p. 6)

Deze mieren houden niet alleen de plant vrij van ongedierte maar ook van klimplanten en zelfs van planten die te dicht in de buurt staan.

Op de *Acacia* komt extra-florale nectar afscheiding voor in combinatie met lichaampjes van Belti. Dit zijn eigenlijk gemodificeerde bladertoppen die eiwit substantie bevatten; zij worden geoogst door mieren van het genus *Pseudomyrmex*. Deze leven in de vergrootte doornen van de acaciaplant.

Piper cenocladium

Deze plant leeft in symbiose met *Pheidole bicornis*. Hier doet het grappige fenomeen zich voor dat de mier zelf heel specifiek de vorming van voedsel kan stimuleren bij de plant. Deze produceert de zgn. Piper lichaampjes op het oppervlak van de randen van de petiole. Deze lichaampjes bestaan eigenlijk uit een gespecialiseerde cel die rijk is aan voedingsmiddelen (koolhydraten, proteïnen en vetdruppeltjes). Deze worden uitsluitend geproduceerd indien de *Pheidole bicornis* op de plant woont (Jolivet 1996).

***Duroia* (Rubiaceae)**

Een heel bizarre ervaring kun je hebben in het tropisch oerwoud (eigen waarneming Joke van Elven) waar je op de bodem van het woud cirkels ziet waarbinnen niets groeit. De plaatselijke bevolking noemt dit cirkels van de duivel omdat ze er zo onnatuurlijk uitzien. Er groeit meestal een *Duroia hirsuta* in het midden van deze cirkel in symbiose met mieren van het genus *Azteca*, *Myrmelachista* of *Allomerus*. Deze mieren verwijderden iedere verdere plant of zaailing die binnen deze cirkel probeert te dringen. De mieren leven in zwellingen van de plantenstengel. Deze bevinden zich net onder de inzet van de bladeren. Ondanks hun zo opzienbarende effect zijn het maar kleine miertjes.

***Myrmecodia* (Rubiaceae)**

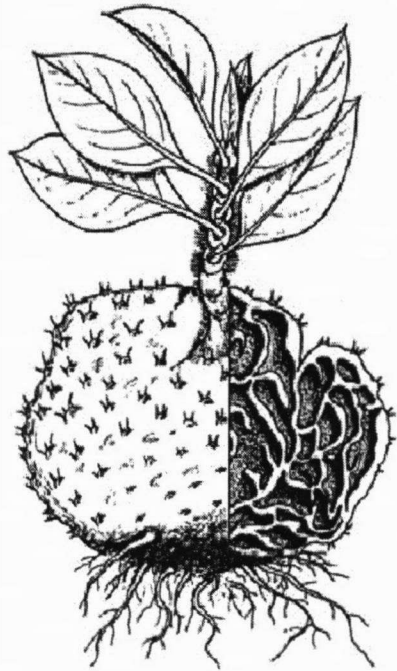
Myrmecodia hebben zich gespecialiseerd in het gebruik van de mieren in de voorziening van nutriënten. Enerzijds verschaffen zij de mieren domatia in de vorm van uitgebreide knollen met daarin allerlei holten uitgespaard. In deze holten nestelt *Iridomyrmex*.

Het grote hypocotyl met zijn holten en gangen blijft groeien gedurende het leven van de plant.

Hiervoor beschikt de plant over een ingenieus systeem waarbij in samenhang met de voortplantingscyclus van de plant buizen worden gevormd die voor een deel verkurken en daarmee gangen en kamers vormen (Jebb 1991).

De mieren bevolken de knol zodra de eerste holten zijn gevormd (Jolivet 1996). (zie afb. III.4) De aanpassing gaat verder; in de knol worden verschillende soorten holten gevormd die gebruikt worden voor het broed resp. het afvoeren van afval.

De mieren stoppen hun excreties, afval en rommel in deze holten waarin zich kliertjes van de plant bevinden die ervoor zorgdragen dat alles wordt verteerd en de nutriënten ter beschikking komen van de plant. De plant produceert beide soorten holten in een vaste verhouding zodat de groei van de mierenkolonie gelijke tred houdt met de groei van de plant.



Afb. III.4 mierennest in *Myrmecodia* knol

Mierentuinen

Een heel subtiele vorm van samengaan van mier en plant zijn de mierentuinen. De nesten worden gemaakt van karton-achtig materiaal door de mieren tussen de wortels van specifieke epiphyten soorten.

De plant biedt steun aan het nest middels de wortelstructuren. Verschillende soorten fungi en epiphyten groeien in deze nesten. De mieren krijgen hun voedsel via planten die op de nesten groeien in de vorm van vruchtenpulp, extra-florale en florale nectar. De plant ontvangt nutriënten via het afval van het mierennest (Jolivet 1996). Mierentuinen komen dan ook vooral voor in gebieden met arme gronden.

Codonanthe crassifolia is sterk aangepast aan het leven in mierentuinen met *Crematogaster longispina*. Hij groeit daarbinnen aanzienlijk beter dan erbuiten. Deze planten produceren vruchten met vlezige pulp en zaden met speciale voorziening voor de mieren om te eten. Daarnaast florale en extra-florale nectar waarbij de mieren zorgdragen voor de bestuiving. De zaden komen tot ontwikkeling in het mierennest en groeien door de voedingsstoffen van de afvalstoffen van het nest.

Nawoord

In dit rapport wordt slechts een gering aantal voorbeelden gegeven van mier-plant interacties. Er zijn aanzienlijk meer families en genera die myrmycophilie vertonen en binnen deze genera is weer sprake van een veelheid aan gespecialiseerde interacties.

Ook is er nog veel te ontdekken aan myrmycophyten. Naar ik hoop heeft dit stukje u een idee gegeven over de variatie, diversiteit en complexiteit van myrmycophyten en hoe belangrijk mieren zijn voor myrmycophytische, neotropische planten.

Literatuur

Benson, W.W. (1985) Amazon ant-plants. In *Amazonia* (G.T.Prance and T.E.Lovejoy) pp 239-266. Pergamon Press.

Bentley, B.L. (1976) Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology* 57, 815-820.

Jebb, M. (1991) Cavity structure and function in the tuberous Rubiaceae. In *Ant-plant Interactions* (C.R.Huxley and D.F.Cutler) pp 374-389. Oxford University Press