

HOOFDSTUK 6 BIOLOGIE VAN MIEREN

A.J. van Loon

Veel mensen hebben als kind geknield bij een mierennest gezeten en zich afgevraagd waar die beestjes zo druk mee bezig waren. En nog steeds zijn er maar weinig mensen die dit weten. Waar komen die grote zwermen 'vliegende mieren' vandaan in de zomer? Hoe plant de koningin zich voort? Wat hebben mieren met bladluizen? In dit hoofdstuk komen deze onderwerpen aan bod. Ook wordt er ingegaan op enkele minder opvallende gewoonten van mieren, zoals het houden van slaven en het ontvangen van andere insecten als gasten.

VOORTPLANTING EN ONTWIKKELING

Net als wespen ondergaan mieren in hun ontwikkeling een volledige gedaanteverwisseling (holometabole ontwikkeling). Dat wil zeggen dat de levenscyclus van ei en larve naar imago verloopt via een popstadium. Mieren zijn sociale insecten; ze leven in een gemeenschappelijk nest en de onvolwassen stadia worden verzorgd door de volwassen mieren. Binnen het nest bestaat een onderverdeling in zogenaamde kasten: verschillende vormen van dezelfde soort met eigen fysieke eigenschappen, die ieder een eigen taak hebben binnen het nest. Eén of meer koninginnen zorgen voor de eiproduktie, terwijl werksters (dochters van de koningin) de zorg voor de eieren, larven en poppen (het broed) op zich nemen en het nest van voedsel voorzien. De eileggende koningin van een nest (ook wel moederkoningin genoemd) kan voor insectenbegrippen zeer oud worden: 10 tot 20 jaar is geen uitzondering! Een volwassen nest produceert meestal eens per jaar een nieuwe generatie geslachtelijke dieren, de gevleugelde mannetjes en koninginnen (in het hoofdstuk 'Van solitair naar sociaal' wordt verder ingegaan op socialiteit en het ontstaan ervan).

Bij de paring (vaak tijdens een zogenaamde bruidsvlucht; zie paragraaf 'koloniestichting') slaat een koningin het sperma op in een zaadblaas. Hierna hoeft ze niet meer te paren; ze heeft aan de opgeslagen hoeveelheid sperma voldoende om gedurende de rest van haar leven bevruchte eieren te leggen. Niet alle eieren die de koningin tijdens haar leven legt worden bevrucht. De koningin bepaalt zelf of de eieren met het opgeslagen sperma worden bevrucht of niet. Uit de bevruchte eieren ontwikkelen zich werksters en nieuwe koninginnen (beide zijn diploïd) en uit de onbevruchte eieren ontwikkelen zich mannetjes (deze zijn haploïd). Of een bevrucht ei zich ontwikkelt tot een koningin of een werkster hangt af van allerlei factoren, waaronder de hoeveelheid voedsel die de larven krijgen, de temperatuur en een via feromonen uitgeoefende invloed van de moederkoningin.

De eieren van mieren zijn witachtig en worstvormig. Er zijn drie tot zes, maar meestal vier larvale stadia, die via vervellingen in elkaar overgaan. De duur van de ontwikkeling van ei tot imago is verschillend per soort en is bovendien sterk afhankelijk van de temperatuur. Van de meeste soorten ontwikkelen de eieren die in het voorjaar gelegd zijn zich nog in hetzelfde zomerseizoen (bij *Myrmica*-soorten duurt dit bijvoorbeeld 70 tot 90 dagen). Later in het jaar gelegde eieren overwinteren vaak en de volwassen dieren van die generatie komen pas in het volgende seizoen tevoorschijn. De ontwikkelingsduur is bovendien verschillend voor de verschillende kasten: de ontwikkeling van een koningin duurt langer dan

die van een werkster. Bosmieren (*Formica*-soorten) zijn echter in staat om in hun grote nesten het broed onder constante optimale temperatuur (25-30°C) te houden waardoor de ontwikkeling bij alle kasten veel sneller verloopt (30-45 dagen). In een nest is doorgaans altijd broed van allerlei ontwikkelingsstadia en leeftijden gelijktijdig aanwezig.

De poppen van de subfamilies Formicinae en Ponerinae zijn ingesponnen in een cocon (fig. 1), maar die van Myrmicinae en Dolichoderinae zijn 'naakt' (fig. 2).



Figuur 1

De poppen (in dit geval koninginnenpoppen) van de wegmier *Lasius niger* zitten in een cocon.



Figuur 2

De poppen van de bossteekmier *Myrmica ruginodis* zijn 'naakt': ze zitten niet in een cocon.

Koloniestichting

Een volk wordt gesticht door een bevruchte koningin. Dit gebeurt na de bruidsvlucht, die in een bepaalde, voor elke soort verschillende, periode van het jaar plaatsvindt. De gevleugelde mannetjes en koninginnen vliegen dan massaal uit om te paren. Na de paring daalt de koningin neer, bijt of wrijft haar vleugels af en probeert een geschikt plekje voor een nest te vinden (bijvoorbeeld onder een steen). Ze begint met het leggen van de eerste eieren die ze voorlopig zelf moet verzorgen. Daarbij teert ze in op de vliegspieren en de vetvoorraad en legt ze vaak een groot aantal 'trofische eieren' die als voedsel voor de larven dienen. Via larve- en popstadium ontwikkelen zich uit de bevruchte eieren de eerste werksters die bij de verzorging gaan meehelpen. Op deze manier kan het nest groeien: de (moeder)koningin blijft haar hele leven eieren leggen en steeds meer werksters komen beschikbaar waardoor meer voedsel verzameld kan worden en er nog meer werksters kunnen opgroeien.

Vanaf een gegeven moment, wanneer een volk voldoende 'volwassen' en ontwikkeld is in aantallen werksters (afhankelijk van de soort al gedurende het volgende seizoen of pas na enkele jaren), kunnen zich uit de bevruchte eieren ook

Figuur 3

De bruidsvlucht van de gele weidemier *Lasius flavus*: een gevleugeld vrouwtje (groot) en vele gevleugelde mannetjes (klein), met enkele werksters (geel en vleugeleloos).

**Figuur 4**

Paring van de kale bosmier *Formica polyctena* (mannetje boven en koningin onder).



nieuwe (geveugelde) koninginnen ontwikkelen. Dit is voor een belangrijk deel het gevolg van extra voeding in de larvale stadia. Nu ontwikkelen zich ook door de koningin gelegde onbevuchte eieren, waaruit de haploïde gevleugelde mannetjes komen. Nadat vooral de nieuwe koninginnen ook in het volwassen stadium nog flink zijn gevoerd voor de opbouw van een ruime vetvoorraad en de aanmaak van vliegsperen, zijn ze klaar voor de bruidsvlucht. Bij geschikte weersomstandigheden (vaak op rustige en warme zomerdagen, maar de omstandigheden verschillen per soort) maken de werksters de nestopeningen groter zodat de koninginnen (die meestal veel groter zijn dan werksters) en de mannetjes naar buiten kunnen. Ze klimmen in grassprietten en stengels (fig. 3) en vliegen weg waarna meestal hoog in de lucht – of soms op de grond – de paring (fig. 4) plaatsvindt (zie bijvoorbeeld DUELLI ET AL. 1989). Doordat de nesten in een bepaald gebied meestal gelijktijdig klaar zijn voor de bruidsvlucht en het belangrijkste startsein het weer ter plaatse is (BOOMSMMA & LEUSINK 1981), vinden de vluchten lokaal vaak massaal plaats, zodat genetische uitwisseling kan plaatsvinden. Na de paring sterven de mannetjes. De koninginnen dalen neer, waarna de cyclus gesloten is.

Deze voortplantingscyclus is van toepassing bij de strikt monogyne soorten: soorten waarbij één moederkoningin het volk gesticht heeft. Deze legt de eieren en zorgt daarmee voor het voortbestaan van het volk en de jaarlijkse herhaling van de cyclus. Indien zij doodgaat, gaat ook het volk te gronde: de werksters sterven langzaam uit zonder dat er nieuwe generaties bijkomen. Op dit basisstramen zijn allerlei varianten mogelijk, waarvan de belangrijkste kort worden besproken.

Weinig of veel koninginnen: oligo- en polygynie

Sommige soorten hebben verscheidene moederkoninginnen in het nest. Afhankelijk van de soort kan dit aantal variëren

van enkele (oligogynie) tot vele duizenden (polygynie). Oligogyne- of polygyne volken kunnen ontstaan doordat verschillende koninginnen na een bruidsvlucht samen een nieuw nest stichten of doordat in de loop der tijd nieuwe bevruchte koninginnen in bestaande nesten worden opgenomen. In dat laatste geval komt het zelfs voor dat er geen echte bruidsvlucht plaatsvindt, maar dat de jonge koninginnen en mannetjes bovenop het nest paren, waarna een zojuist bevruchte koningin weer in het nest terugkeert.

Oligogyne of polygyne soorten kunnen één nest bewonen (*monodome* volken), of de volken splitsen zich op doordat werksters samen met één of meer koninginnen voor zich zelf gaan beginnen, of er kan sprake zijn van een kolonie van nesten die onderling door mierenstraten zijn verbonden (*polydome* kolonies). De koninginnen zijn daarbij ook verspreid over de verschillende nesten. Een extreem en spectaculair voorbeeld van dit laatste betreft de soort *Formica yesensis*. In Japan is van deze soort een superkolonie gevonden, bestaande uit 306 miljoen werksters en ruim een miljoen koninginnen verdeeld over 45.000 onderling verbonden nesten op een oppervlakte van 2,7 km² (HIGASHI & YAMAUCHI 1979).

In Nederland en België zijn van de kale bosmier *Formica polyctena* grote polydome kolonies bekend (DE BRUYN & MABELIS 1974, MABELIS 1979A, RAIGNIER 1957). Er zijn ook soorten waarbij verschillende bevruchte koninginnen in het nest aanwezig zijn, maar waarvan er slechts één eieren legt. De reproductie-activiteit van de andere koninginnen wordt door de eilegende koningin onderdrukt (*functionele monogynie*). Indien zij doodgaat, kan een andere koningin de taken overnemen en kan het nest behouden blijven.

Sociaal-parasitisme

Van sommige soorten kunnen de koninginnen na de bruidsvlucht niet zelfstandig een nieuw nest stichten maar hebben daarbij de hulp nodig van andere mierensoorten. Daartoe dient de koningin zich te laten adopteren in een nest van een 'hulpsoort' waarvan de werksters het broed van de parasitaire soort gaan verzorgen. Parasitaire soorten maken hiervoor slechts van één of enkele specifieke gastheersoorten gebruik. In sommige gevallen wordt de koningin van die soort gedood door de binnendringster, in andere wordt de binnendringende koningin geadopteerd door de werksters die hun eigen koningin vervolgens verstoten en aan haar lot overlaten. In deze gevallen spreken we van temporair sociaal-parasitisme. De werksters van de gastvrouw sterven langzaam uit en de werksters van de parasitaire soort nemen het nest langzamerhand over. Gedurende een zekere periode kan men de werksters van beide soorten in zo'n nest aantreffen. Daarna kan het nest van de parasitaire soort zich zelfstandig handhaven. Deze strategie is te vinden bij de genera *Lasius* (subgenera *Chthonolasius* en *Dendrolasius*) en *Formica* (subgenera *Raptiformica*, *Coptoformica* en *Formica* s.s.).

Bij permanent sociaal-parasitaire soorten (inquilinisme) brengt de koningin geen of slechts weinig werksters voort maar wel geslachtelijke dieren. Na de adoptie van de koningin van de parasitaire soort blijft de gastvrouw-koningin in leven maar produceert onder invloed van feromonale remming door de parasiet nu alleen nog maar werksters. Voorbeelden hiervan zijn te vinden bij *Anergates* en *Strongy-*



lognathus (hierover is in hoofdstuk 13 bij deze geslachten meer te lezen).

In al deze gevallen moet de binnendringende koningin om te worden geaccepteerd op de een of andere manier het 'geurherkenningsstelsel' van het nest omzeilen. Hierbij spelen bepaalde feromonen en andere stoffen een rol, die de werksters van het binnengedrongen nest beïnvloeden. Soms neemt de koningin een passieve, popachtige houding aan die de agressiviteit van de werksters vermindert. In andere gevallen doodt ze bij de nestingang een werkster. Deze wordt vervolgens uitgebreid met poten en sprietten betast waardoor de geur wordt overgebracht op het eigen lichaam. Ook kan de koningin gebruik maken van een periode dat er minder activiteit plaatsvindt in de nesten, bijvoorbeeld het vroege voorjaar wanneer de temperaturen nog laag zijn. Koninginnen van de wintermier *Lasius* (*Chthonolasius*) *mixtus* overwinteren na de bruidsvlucht vaak eerst en gaan pas in het voorjaar op zoek naar een geschikt nest om binnen te dringen.

Slavenhouders

Sommige mierensoorten zijn slavenhouders. De werksters van deze soorten houden strooptochten om werksterpoppen te roven uit de nesten van slaafsoorten; deze poppen komen uit in de nesten van de slavenhouders en de werksters nemen de huishoudelijke taken op zich. Voor de neststichting kan een koningin zelf enige werksterpoppen roven en ergens mee naar toe nemen, of ze kan zich laten adopteren in een bestaand nest van een slaafsoort. Het slavenhouden kan obligaat of facultatief zijn. Obligate slavenhouders, zoals de amazonemier *Polyergus rufescens*, zijn aangewezen op hun slaven en kunnen niet zelfstandig leven. Facultatieve slavenhouders, zoals de bloedrode roofmier *Formica sanguinea*, kunnen ook zelfstandig leven als er geen slaafsoorten in de buurt zijn. Het verschijnsel van slavenhouderij staat bekend

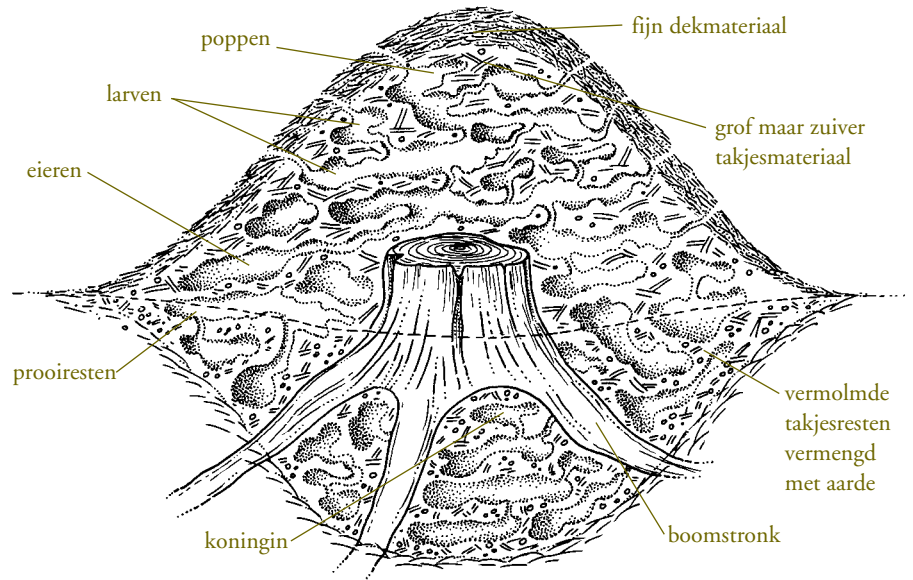


onder de naam dulosis.

Voor een uitgebreid overzicht van het voorkomen van sociaal-parasitisme en slavenhouderij bij mieren wordt verwezen naar Hölldobler & Wilson (1990). Hier wordt ook ingegaan op de verschillende theorieën die zijn geformuleerd over de evolutie van dit gedrag.

NESTEN

Een mierennest bestaat uit gangen en kamers. In de kamers worden de eieren gelegd, de larven grootgebracht en de poppen beschermd (fig. 5). Sommige soorten, bijvoorbeeld in het genus *Leptothorax*, hebben slechts één kamer met één of twee gangetjes in hun nest. In deze kamer leeft de koningin en wordt het broed verzorgd. Andere soorten maken zeer grote nesten met vele kamers. De werksters verdelen de eieren die de koningin legt over de verschillende kamers, en de eieren, larven en poppen kunnen gedurende hun ontwikkeling nog verschillende malen verplaatst worden. Soorten van het genus *Formica* maken doorgaans grote, brede



nestkamers. In figuur 6 is een doorsnede afgebeeld van een nest van de wegmier *Lasius niger*.

Mieren maken hun nesten op allerlei plaatsen en maken gebruik van allerlei verschillende structuren. Kleine soorten, waarvan de kolonies vaak niet erg individuenrijk zijn, zoals soorten uit het genus *Leptothorax* (fig. 7a, b), maken vaak zelf geen nest maar nestelen achter boomschors, in holle sten-



Figuur 5

Nest van de wegmier *Lasius niger* onder een stoep-tegel. De larven (links) zijn gescheiden van de poppen (rechts).

Figuur 6

Doorsnede van een nest van een bosmier.



Figuur 7a

Takje met daarin een nest van de stengelslankmier *Leptothorax albipennis*.



Figuur 7b

Binnenkant van een nest van de stengelslankmier *Leptothorax albipennis* in een takje.

► **Figuur 8a**
Nestheuvels van de gele weidemier *Lasius flavus* in een weiland.

►► **Figuur 8b**
Nestheuvel van de gele weidemier *Lasius flavus*.



gels en takjes, eikels, gallen etc. In rotsachtige terreinen maken veel *Leptothorax*-soorten gebruik van smalle rotsspelen. Een dergelijke nestplaats vormt een vrijwel onneembare vesting als bescherming tegen plunderingen door grotere mierensoorten. De keuze voor dit soort nestplaatsen heeft wel tot gevolg dat sterke temperatuurschommelingen in het nest niet of nauwelijks zijn te dempen. De nesten zijn daarvoor te klein (stengels, eikels) of liggen te sterk in de zon (zonbeschonden rotshellingen). Deze soorten zijn blijkbaar in staat om temperatuurschommelingen van tientallen graden te overleven.

De meeste andere (grotere) soorten bouwen zelf een nest, meestal geheel of gedeeltelijk in de grond, op zodanige wijze dat de schommelingen in omgevingstemperatuur kunnen worden opgevangen. Door een verticale gelaagdheid en compartimentering kunnen de werksters het broed steeds bij de meest optimale temperatuur onderbrengen. Om de zonnewarmte te kunnen invangen maken de meeste soorten in bossen en graslanden graag (een deel van) het nest onder een losse platte steen in het terrein. Ook onder door de mens achtergelaten materialen (stukken donker plastic, planken en dergelijke) wordt vaak genesteld. Vermolmde

boomstronken worden eveneens graag gebruikt, waarbij het losgeknaagde, vermolmde hout warmte vangt. Indien stenen of andere structuren ontbreken, worden vaak heuveltjes van zand opgeworpen die de zonnewarmte absorberen (zoals bij *Myrmica* en *Lasius*). Het broed wordt overdag soms vlak onder de oppervlakte van het zandheuveltje ondergebracht. Het regelmatig opgeworpen zand raakt overigens ook weer gemakkelijk begroeid met grassen en andere planten. Op deze wijze kan een nest in het verloop van de jaren ook verder groeien en een stevige structuur krijgen.

Nestheuvels worden ook gebouwd op plaatsen waar het vochtig is, zoals plaatsen met een hoge grondwaterstand, plaatsen waar het water niet gemakkelijk wordt afgevoerd en plaatsen die met enige regelmaat worden overstroomd (bijvoorbeeld nesten van *Myrmica*-soorten en de gele weidemier *Lasius flavus* in kwelders, fig. 8a, b). De mieren kunnen dan, indien nodig, het broed in een hoger en droger compartiment onderbrengen. Van sommige soorten is bovendien bekend dat ze in een dergelijke nestbult een langdurige winterse overstrooming, soms zelfs met zout of brak water, gemakkelijk kunnen overleven doordat ze zich in de met lucht gevulde ruimtes in de nestbult terugtrekken

► **Figuur 9a**
Nestheuvel van een *Formica*-soort uit het subgenus *Formica* s.s. (rode bosmieren).

►► **Figuur 9b**
Nestheuvel van een *Formica*-soort uit het subgenus *Formica* s.s.



► **Figuur 9c**
Nest van een *Formica*-soort uit het subgenus *Coptoformica* (satermieren): een vrij klein nestheuveltje met fijn nestmateriaal

►► **Figuur 9d**
Nest van de zwartrugbosmier *Formica pratensis*.



(BOOMSMA & ISAAKS 1982).

De glanzende houtmier *Lasius fuliginosus* maakt in holle boomstammen grote kartonnesten. Daartoe wordt (vermolmd) hout tot pulp geknaagd en vermengd met honingdauw dat ze buiten het nest betrekken van bladluizen. Met dit materiaal worden de neststructuren gebouwd en een daarop groeiende schimmel zorgt voor verdere stevigheid. De boommier *Lasius brunneus* en de gewone reuzenmier *Camponotus ligniperda* knagen meestal hun nesten uit in dood of levend hout.

De meest opvallende en meest bekende nesten worden gemaakt door de 'rode bosmieren' van het subgenus *Formica* (fig. 9a t/m d). Deze nestheuvels, die bij een groot volk soms manshoog kunnen worden, zijn volledig ingericht op een zo perfect mogelijke ventilatie en regulatie van vocht en temperatuur. Het bovengrondse deel is meestal gebouwd rond een oude boomstronk waarin nestkamers worden uitgeknaagd. De koepel zelf is opgebouwd uit dennennaalden, grassprietjes, kleine takjes etc. In de zomer vormt de nestheuvel de warmtecollector; overtollig regenwater kan gemakkelijk van het nest afstromen; en in de winter vormt het een zeer goed isolerende laag die de overwinterende mieren, die dan verblijven in de diepere, ondergrondse delen van het nest, beschermt tegen al te lage temperaturen. Bovendien zijn bosmieren in staat om vroeg in het voorjaar al gebruik te maken van de nog zwakke zonnestraling. Dit doen ze door letterlijk te 'zonnen' (fig. 10). Daartoe verzamelen werksters zich massaal op het nestoppervlak en laten zich door de zon opwarmen. Vervolgens gaan ze naar binnen en geven in het nest de warmte weer af. Dit steeds weer herhaalde proces veroorzaakt in het nest een weliswaar slechts geringe temperatuursverhoging, maar deze is voldoende om een zodanige stofwisselingsactiviteit van micro-organismen op gang te brengen (met het nestmateriaal als voedingssubstraat) dat de daardoor geproduceerde warmte



voldoende is om al vroeg in het jaar de temperatuur in delen van het nest op ongeveer 25°C te krijgen en te houden (COENEN-STASS ET AL. 1980, HORSTMANN 1983). Daardoor kan het broed van bosmieren zich veel sneller ontwikkelen dan bij andere mierensoorten. Bruidsvluchten van bosmieren vinden dan ook al vroeg in het seizoen, vanaf april, plaats.

De op bosmieren lijkende soorten van het subgenus *Coptoformica* (in Nederland de gewone satermier *Formica exsecta* en deuklipsatermier *F. pressilabris*) maken ook koepelnesten, maar deze zijn in de regel veel kleiner en lager en opgebouwd uit veel fijner gefragmenteerd plantenmateriaal.

VOEDSEL

Prooien

Voor de ontwikkeling van de larven is vooral eiwitrijk voedsel nodig. Dit wordt voor het grootste deel geleverd door het naar het nest transporteren van prooidieren (fig. 11). Dit kunnen zowel levende prooien zijn die worden gevangen en gedood (meestal allerlei soorten geleedpotigen, zoals spinnen, insecten en hun larven, maar ook andere ongewervelden zoals slakken), als reeds dode dieren (eveneens ongewervelden, maar ook dode gewervelde dieren) waarvan de resten worden 'gedemonteerd' en naar het nest worden afgevoerd. Kleine prooidieren worden meestal door individuele werksters gevangen en vervoerd, maar grote prooien worden in een gezamenlijke actie van werksters overmeesterd, gedood, gedemonteerd en afgevoerd. Indien bijvoorbeeld een werkster van een bosmier (subgenus *Formica* s.s.) een grote prooi tegenkomt, wordt deze aangevallen, indien mogelijk verwond en besproeid met mierenzuur. Het vluchtige zuur wordt opgemerkt door andere werksters die zich vervolgens snel bij de prooi melden om mee te helpen bij de overmeestering.

In het nest worden de prooien of prooifragmenten doorgaans overgedragen aan andere werksters die het broed verzorgen. Deze brengen de prooien naar de larven of verzamelen ze in speciale nestgedeelten en brengen de larven daar naartoe. De hoeveelheden naar het nest gebrachte prooidieren zijn aanzienlijk. Voor een gemiddeld nest van de kale bosmier *Formica polyctena* is vastgesteld dat de werksters van een terrein van 2700 m² (ca. 52 x 52 meter) ruim zes miljoen prooidieren per jaar verzamelden (HORSTMANN 1974).

Honingdauw

De volwassen dieren hebben minder behoefte aan eiwitrijke, maar des te meer aan energierijke voeding. De levenswijze van mieren, met hun uitgebreide nestbouwactiviteiten en de vaak lange aanvoerwegen van het voedsel voor de larven is energieverwendend. De belangrijkste energiebron die volwassen mieren gebruiken is honingdauw. Dit is een vloeistof die onder andere blad- of wortelluizen (Aphidoidea) en schildluizen (Coccinea) afscheiden uit het darmkanaal als afvalproduct van de plantensappen waarmee zij zich voeden. Vooral bij de schubmieren, waaronder de bosmieren (subgenus *Formica* s.s.) en soorten van het genus *Lasius*, is het houden en 'melken' van deze luizen sterk ontwikkeld. Maar ook een aantal soorten knooppieren (*Myrmica*, *Tetramorium*) maakt gebruik van bladluizen (fig. 12 en 13).

Honingdauw bestaat voor circa 90% van het drooggewicht uit suikers. De rest wordt gevormd door andere belangrijke voedingsstoffen (onder andere eiwitten). Hierdoor kunnen sommige soorten ook voor hun eiwitbehoefte volstaan met



Figuur 10
Zonnende bosmieren
(*Formica* sp.).



Figuur 11
Bloedrode roofmier *Formica sanguinea* met een loopkever, die als voedsel voor de larven naar het nest wordt gesleept.

► **Figuur 12**
Wegmieren *Lasius niger* bij
bladluizen.



►► **Figuur 13**
Een gewone steekmier *Myrmica
rubra* heeft een druppel ho-
ningdauw bemachtigd van de
bladluizen.



► **Figuur 14**
Een 'mierenstraatje' van de
glanzende houtmier *Lasius
fuliginosus*.



►► **Figuur 15**
Voedseloverdracht ('trofallaxis')
tussen werksters van de zwarte
zaadmier *Tetramorium caespitum*.



honingdauw als voedselbron. Dit geldt in het bijzonder voor de ondergronds levende gele weidemier *Lasius flavus*, die vrijwel uitsluitend leeft van de honingdauw van wortelluizen. Deze worden gehouden op de wortels van grassen die op en in de nesten of nestheuvels groeien. Slechts af en toe wordt een wortelluis geconsumeerd (PONTIN 1958, 1978).

De blad- en wortelluizen zuigen met hun monddelen hun voedsel direct uit de sapstromen in de stengels, bladeren of wortels van hun voedselplant. Omdat ze daarmee een overmaat aan vocht en suikers binnenkrijgen, wordt het overschot weer uitgescheiden als honingdauw. Een opvallend aspect hierbij is dat er duidelijk sprake is van communicatie tussen de luizen en de mieren. Sommige bladluizen die 'gemolken' willen worden, maken bepaalde bewegingen met achterlijf of poten. Andere scheiden eerst een klein lokdruppeltje uit dat aan de anaalopening blijft hangen, om daarmee een werkster naderbij te lokken, waarna de mier het vocht begint op te nemen en de bladluis een gestage stroom op gang brengt. Ook komt het voor dat een werkster de bladluis tot afgifte van honingdauw stimuleert door deze te 'betrommelen' met de sprieten.

Het voordeel dat de luizen bij deze relatie hebben, is dat de mieren ze beschermen tegen predatoren (zoals lieveheersbeestjes en de larven daarvan) en parasieten (bijvoorbeeld parasitaire wespen). Bovendien zorgen de mieren ervoor dat de luizen niet letterlijk verkleefd raken door de grote hoeveelheid geproduceerde honingdauw of dat de plant niet zelf overdekt raakt met suikers waardoor huidmondjes verstopt kunnen raken en allerlei voor de plant schadelijke schimmels tot ontwikkeling kunnen komen.

In het veld is het foerageren op bladluizen goed waar te nemen. Hoewel de luizen vaak hoog in de kroonlaag van bomen en struiken worden gehouden, zijn de lange, schijnbaar oneindige kolonnes mieren op de stammen en op de grond goed te volgen (fig. 14). De omhoog lopende werksters zien

er 'normaal' uit, maar de weer naar beneden lopende werksters hebben een opvallend gezwollen achterlijf (volgezogen met honingdauw) en zijn op weg naar het nest. Eenmaal terug in het nest wordt de honingdauw via direct contact met de monddelen overgedragen op andere, niet-foeragerende werksters. Via dit systeem van onderlinge uitwisseling ('trofallaxis' of 'sociale maag' genoemd) kan vloeibaar voedsel snel over alle leden van het nest (ook de larven) worden verdeeld (fig. 15).

De hoeveelheden geconsumeerde honingdauw kunnen aanzienlijk zijn. Een groot bosmierennest kan per jaar wel tot 500 kg honingdauw (ongeveer 100 kg drooggewicht) verbruiken (ZOEBELEIN 1956).

Plantensappen en nectar

Sommige mierensoorten zijn in staat om stukken schors en bast van bomen af te scheuren waarna ze vanuit de ontstane wond de plantensappen opklikken. Ook foeragerende mieren vaak op nectar van bloemen of op sappige vruchten, zoals bramen en bessen. In verhouding tot de hoeveelheid geconsumeerde honingdauw is de betekenis van deze voedselbronnen in de meeste gevallen zeer gering. Voor sommige kleine soorten, die door andere (grotere) mieren actief worden buitengesloten van de in een gebied aanwezige honingdauwbronnen, kan het echter soms een belangrijke aanvullende voedselbron zijn (SEIFERT 1996).

RELATIES MET ANDERE DIEREN

Relaties tussen mieren onderling

Behalve de al eerder bij de koloniestichting van sociaal-parasitaire soorten besproken relaties, bestaan er nog andere meer of minder sterke associaties tussen verschillende mierensoorten. Deze kunnen variëren van nesten die (soms toevallig) vlak tegen elkaar aanliggen (plesiobiose), via kleine soorten waarvan de nestgangen uitkomen op die van een andere



(vaak grotere) soort en deze via die gangen beroven van voedsel en/of broed (diefmieren), tot soorten die hun eigen nesten maken binnen de nesten van andere soorten ('samen-gestelde nesten' of xenobiose). In al deze gevallen is er geen sprake van daadwerkelijk gemengde kolonies zoals bij de echte sociaal-parasieten, en zijn bijvoorbeeld de broedkamers nog steeds gescheiden. Overigens wordt deze ontwikkeling van plesiobiose naar xenobiose meestal beschouwd als één van de evolutielijnen waarlangs het permanent sociaal-parasitisme (inquilinisme) zich heeft ontwikkeld (HÖLDOBLER & WILSON 1990).

Een Nederlands voorbeeld van plesiobiose, de losse associaties, is *Leptothorax acervorum*, die soms zeer dicht bij de nesten van bijvoorbeeld de gewone reuzenmier *Camponotus ligniperda* of bosmieren (*Formica*) nestelt en dan soms tussen de *Camponotus*- of bosmierwerksters loopt. De veel kleinere *Leptothorax*-werksters ontwijken de veel grotere *Camponotus*- en bosmierwerksters door gebruik te maken van nauwe spleten of door zich bewegingsloos tegen de bodem te drukken als een *Camponotus*- of bosmierwerkster nadert.

De diefmier *Solenopsis fugax* is een voorbeeld van de tweede, wat verder voortgeschreden associatie, waarbij bovendien sprake is van kleptoparasitisme. De zeer kleine werksters maken smalle gangen die uitkomen op de nestgangen van de grote buurman, in Europa dikwijls bosmieren (subgenus *Formica* s.s.). In deze gangen kunnen ze zich gemakkelijk terugtrekken, onbereikbaar voor de grote bosmierwerksters. Verkenner-werksters van de diefmier sporen een broedkamer van de bosmier op en via een uitgelegd geurspoor worden grote aantallen werksters gerekruteerd om de eieren en larven van de bosmier te doden, stuk te bijten en leeg te zuigen. Door het afscheiden van zeer effectieve alkaloiden worden de bosmieren op een afstand gehouden (SEIFERT 1996).

Het bekendste voorbeeld van xenobiose is de glanzende gastmier *Formicoxenus nitidulus*, die zijn nestjes bouwt binnen

de nesten van vooral bosmieren (BOER ET AL. 1995). Hoewel de werksters ook zelf foerageren, verkrijgen ze hun voedsel voor een belangrijk deel van de bosmierwerksters door directe uitwisseling via de monddelen (trofallaxis, fig. 15).

Mierengasten

Eén van de opvallende aspecten van mierennesten is de frequente aanwezigheid van zogenaamde mierengasten of myrmecofielen. Ze kunnen worden beschouwd als commensalen (zie het hoofdstuk 'De biologie van wespen'). Deze dieren profiteren van het voedselaanbod binnen het mierenest en meestal ook van de bescherming ervan. Om dit voor elkaar te krijgen te midden van de tegenover 'vreemdelingen' doorgaans zo agressieve mieren, beschikken ze over mechanische, visuele of chemische methoden om met de mieren te communiceren, ontmaskering als vreemdeling te voorkomen of agressie te verminderen.

Een groot aantal insectensoorten uit uiteenlopende ordes (vaak kevers, zie bijvoorbeeld RECLAIRE 1926) is bekend als mierengast, maar ook allerlei andere geleedpotigen zijn in mierennesten gevonden. Bekende voorbeelden zijn onder meer de kortschildkever *Lomechusa strumosa* (Staphylinidae) bij *Formica sanguinea*, de glanskever *Amphotis marginata* (Nitidulidae) bij *Lasius fuliginosus*, de mierenzakkever *Clytra quadripunctata* (Chrysomelidae) bij bosmieren (*Formica* s.s.), diverse soorten spiegelkevers (Histeridae) (VALLENDUUK 1987), zweefvlieg-larven van *Microdon*-soorten (Syrphidae; fig. 16), de volwassen exemplaren van de vlieg *Metopina formicomendicula* (Phoridae) bij *Solenopsis fugax* (HÖLDOBLER 1928), larven van diverse soorten blauwtjes (vlinders, Lycaenidae) bij onder andere *Myrmica*-soorten (ELFFERICH 1963, 1966, 1989, FIEDLER 1991A, B, 1998; zie kader Vlinders en mieren), de knotskevers *Claviger testaceus* en *C. longicornis* (Pselaphidae) en de sprietpootmijt *Antennophorus pubescens* (Acari) bij *Lasius flavus*, de mierenkrekel *Myrmecophilus acervorum* (Orthoptera, Myrmecophilidae) bij diverse soorten (echter niet in Nederland; KLEUKERS ET AL. 1997), de mierenpissebed *Platyarthrus hoffmannseggii* (Crustacea, Isopoda; fig. 17) bij diverse soorten (BERG 1995). Ook tangwespen (Dryinidae) van het genus *Gonatopus* hebben een relatie met mieren (zie het kader 'Tangwespen en hun relaties met mieren' in hoofdstuk 13).

In Nederland is aan het einde van de 19e en het begin van de 20e eeuw veel onderzoek naar mierengasten gedaan door pater E. Wasmann (WASMANN 1898, 1899, 1915; zie ook de bibliografieën van Wasmann in SCHMITZ 1932 en STRUYKER BOUDIER 1989). Hij wordt nog steeds beschouwd als de grondlegger van het moderne onderzoek aan de relaties tussen mieren en mierengasten (HÖLDOBLER & WILSON 1990).

Voor een uitgebreid overzicht van relaties tussen mieren en andere arthropoden wordt verwezen naar Hölldobler & Wilson (1990). Zie hiervoor ook Seifert (1996).

Natuurlijke vijanden

Andere mieren

De belangrijkste natuurlijke vijanden van mieren en hun nesten zijn ongetwijfeld andere mieren (SEIFERT 1996). Door de territoriale levenswijze is de competitie om de beschikbare ruimte en voedselbronnen groot en zijn territoriale gevechten, zowel inter- als intraspecifiek, de belangrijkste doodsoorzaak voor de individuele werksters. Naburige bosmieren nesten kunnen in het voorjaar, wanneer het voedsel



Figuur 16

Larve van de zweefvlieg *Microdon analis* als gast in een nest van een *Lasius*-soort.



Figuur 17

Mierenpissenbed *Platyarthrus hoffmannseggii*.

Irma Wynhoff &
Nico Elfferich

VLINDERS EN MIEREN

Mieren zijn een geduchte vijand van vlinders: zij kunnen zelfs volwassen rupsen van grote vlindersoorten met z'n allen overmeesteren, doden en als voedsel naar hun nest verslepen. De blauwtjes (*Lycaenidae*, familie van vuurvlinders, kleine pages, echte blauwtjes en sleutelbloemvlinder) hebben iets op dit probleem gevonden. Zij zijn een bijzondere relatie met mieren aangegaan, en wel op zo'n manier dat ze niet gedood, maar beschermd worden. De rupsen en poppen van vrijwel alle blauwtjes laten zich door werksters van verschillende mierensoorten verzorgen en beschermen (FIEDLER 1991, 1998). De rupsen van het heideblauwtje *Plebeius argus*

enkele kleine pages hebben geen honingklieer.

3. Tentakels. Er zijn twee tentakelorganen die zich bevinden aan weerszijden van het achtste achterlijfssegment. Ze lijken op kegeltjes met een borsteltje erop. Normaal zijn ze teruggetrokken en niet zichtbaar. Komt er een mier in de buurt, dan worden ze uitgestulpt en weer teruggetrokken. Bij sommige vlindersoorten zijn de tentakels vrijwel permanent in beweging, bij anderen slechts zelden. Hun functie is nog niet helemaal opgehelderd. Bijna alle echte blauwtjes hebben tentakels, bij de vuurvlinders, de kleine pages en de mierenblauwtjes ontbreken ze.

► **Figuur 18**
Rups van het gentiaanblauwtje *Maculinea alcon*, omgeven door werksters van de steekmier *Myrmica ruginodis* (in kweekopstelling).



►► **Figuur 19**
Een mier van het genus *Lasius* bij een rups van een blauwtje (niet inheemse soort).



of het bleek blauwtje *Polyommatus coridon* zijn vaak omgeven door *Formica*-werksters, die over het rupsje heen lopen, het met de voelsprietten betrommelen en likken (fig. 18). In tegenstelling tot andere rupsen blijven de blauwtjesrupsen rustig bewegen. Zij vertonen geen plotselinge bewegingen die de mieren agressief zouden kunnen maken. Ook wat betreft hun lichaamsbouw zijn de blauwtjesrupsen afwijkend van andere vlinderrupsen. Ze hebben een dikke huid die in brede wallen over het lichaam plooit. De kop kan in een soort capuchon worden teruggetrokken. Die dikke huid beschermt ze wel voor mierenbeten, maar niet voor de beten van bijvoorbeeld loopkevers en ook niet voor de legboor van sluipwespen (SCHWEIZERISCHER BUND FÜR NATURSCHUTZ 1987). In die dikke huid bevinden zich enkele speciale organen, die belangrijk zijn voor het samenspel tussen rups en mier (ELFFERICH 1989). Alleen blauwtjesrupsen hebben deze organen, ze ontbreken bij rupsen van andere dagvlinders.

1. Zeefwratjes. Alle rupsen en vrijwel alle poppen van Lycaenidae hebben deze orgaantjes, en de meeste hebben er veel. Ze zijn over het hele lichaam verdeeld. De meeste liggen in de buurt van de ademhalingsopeningen (stigmata) en op de rug van het zevende en achtste achterlijfssegment. Onder sterke vergroting zien deze poriën eruit als kleine zeefjes. Zij dienen voor de uitscheiding van feromonen.

2. Honingklieer. De honingklieer ligt op de rugzijde van het zevende abdominaalsegment van de rups en produceert een suikerhoudend secretieproduct, dat lijkt op de honingdauw van bladluizen. De mieren zijn er verzot op. De werksters stimuleren de rups om dit product aan te maken door deze te betrommelen met de voelsprietten of door zachtjes te bijten. Het wordt in kleine druppels afgescheiden en door de mieren opgezogen. De vuurvlinders en

De meeste blauwtjesrupsen leven vrij op de voedselplanten, waar ze in contact kunnen komen met de rondsnuffelende mieren. Mieren van de genera *Lasius* (fig. 19), *Formica*, *Myrmica*, *Camponotus*, *Tapinoma* en *Tetramorium* vertonen belangstelling, maar de intensiteit en de duur van het contact kunnen verschillen. Dit lijkt afhankelijk te zijn van de bovengenoemde organen. Rupsen met alleen zeefwratjes worden vluchtig bezocht. Ze houden zich stil, en nadat de mier enkele keren over de rups is gelopen, verdwijnt ze weer en zet de rups zijn maaltijd voort. Is er ook een honingklieer aanwezig, dan verschijnt hier na enkele minuten een druppeltje op, dat de mier oplikt. Daarna verlaat de mier het rupsje, maar hij komt vaak weer terug om nog meer druppeltjes te halen. Het meest intensieve contact ontstaat als er ook tentakels aanwezig zijn. Zij worden uitgestulpt als er bezoek langs komt. Het lijkt dan of de mier opgewonden raakt. Hij begint geagiteerd rond de rups te rennen en lijkt wel in de uitgestoken tentakels te willen bijten. De rups trekt ze echter steeds bliksemsnel weer in. Vervolgens produceert het rupsje het secretieproduct met de honingklieer, en de mier likt dit op. Door steeds weer de tentakels uit te stulpen en druppeltjes te produceren, blijft de mier heel lang bij de rups hangen. Vaak komen er naar verloop van tijd steeds meer mieren bij, zodat de rups door een hele colonne omgeven kan zijn. Volgroeide rupsen kruipen graag in de gangen van mierennesten, waar ze dan verpoppen. Ook de poppen hebben zeefwratjes en krijgen mieren op bezoek (FIEDLER 1988).

De meest verbazingwekkende en intensieve relatie met mieren hebben de mierenblauwtjes (*Maculinea*). Dit zijn obligate parasieten van mieren van het genus *Myrmica*. De vrouwtjes zetten de eitjes af op specifieke waardplanten.

Na ongeveer een week komen de eitjes uit en de rupsen leven gedurende hun eerste drie stadia als vegetariër op de waardplant. Ze ontwikkelen zich zeer snel, maar groeien amper. Nadat ze na drie tot vier weken hun vierde stadium en een lengte van twee tot drie millimeter hebben bereikt, verlaten ze de waardplant en laten zich door *Myrmica*-werksters meenemen naar het mierennest. Daar leven ze van mierenbroed en door de werksters binnengebracht voedsel. Bij de adoptie zijn feromonen van belang, maar ook een specifiek gedrag, waarbij de rups het gedrag van mierenbroed nabootst. Vervolgens blijft de rups zeker tien maanden in het mierennest. Hij overwintert en verpopt er. Uiteindelijk kruipt de vlinder er met nog opgevouwen vleugels uit en spoedt zich weg van de mieren, want als vlinder wordt hij niet meer door feromonen onherkenbaar gemaakt. Op een veilig plekje boven in de vegetatie worden de vleugels uitgerekt.

Bij het pimpernelblauwtje *M. teleius*, het donker pimpernelblauwtje *M. nausithous* en het tijmblauwtje *M. arion* nemen de rupsen niet al te veel risico om als indringer te worden herkend. Ze houden zich schuil in de gangen en onderneemen af en toe een rooftocht naar de broedkamers. Hier kunnen ze ongehinderd en vaak omgeven door de werksters enkele mierenlarven verschalken, om zich dan weer te verstoppen. Het gentiaanblauwtje *M.alcon* (fig. 20) en het berggentiaanblauwtje *M. rebeli* hebben zich zo perfect aan het communicatiesysteem van de mieren aangepast, dat ze tussen de larven van de mieren kunnen blijven zitten. Ze laten zich voortdurend likken en verzorgen door de werksters. Ook laten ze zich met binnengebracht voedsel voeren en ze verschalken maar weinig mierenbroed (THOMAS & ELMES 1998). Op een enkele gespecialiseerde parasiet na, die de rupsen ook in de mierennesten weet te vinden, verbrengegen ze een veilige jeugd bij hun gastvrouwen. Iedere *Maculinea*-soort heeft zich aangepast aan een specifieke *Myrmica*-soort (zie tabel 1), waarbij wel regionale verschillen kunnen optreden (THOMAS ET AL. 1989). Mierenblauwtjes genieten alleen bescherming van de specifieke gastmierensoorten. Als een



Figuur 20
Gentiaanblauwtje
Maculinea alcon.

Formica- of een *Lasius*-werkster een *Maculinea*-rups vindt, doodt ze deze en brengt hem als voedsel naar het nest. Voor de rupsen en poppen van de Lycaenidae zijn er risico's verbonden aan het samenleven met mieren. Er is altijd een kans dat de bescherming door feromonen, gedrag en productie van secretie wordt doorbroken en ze alsnog worden gedood en opgegeten. Niet altijd loopt het goed af als mieren en rupsen elkaar tegenkomen. Tevens vragen de productie van het suikerhoudende secretieproduct en de feromonen energie, die de rups niet kan besteden aan zijn eigen ontwikkeling. Daar staat tegenover dat de kans op predatie door mieren sterk vermindert en er een relatief veilige omgeving voor de rups en pop wordt gerealiseerd.

Tabel 1

Gastmierspecificiteit van de rupsen van mierenblauwtjes van het genus *Maculinea*.

<i>Maculinea</i> soort	<i>Myrmica</i> -soort	type relatie
Tijmblauwtje ¹ <i>M. arion</i>	<i>M. sabuleti</i> , <i>M. scabrinodis</i>	predatoir
Pimpernelblauwtje ² <i>M. teleius</i>	<i>M. scabrinodis</i> , <i>M. rubra</i> , <i>M. ruginodis</i> (<i>M. sabuleti</i>)	predatoir
Donker pimpernelblauwtje ³ <i>M. nausithous</i>	<i>M. rubra</i> , <i>M. scabrinodis</i>	predatoir
Gentiaanblauwtje ⁴ <i>M. alcon</i>	<i>M. ruginodis</i> , <i>M. scabrinodis</i> , <i>M. rubra</i>	koekoek
Berggentiaanblauwtje ⁵ <i>M. rebeli</i>	<i>M. schencki</i> , <i>M. sabuleti</i> , <i>M. scabrinodis</i>	koekoek

¹ Bij de onderzochte Engelse populaties is de overleving in nesten van *M. scabrinodis* vijf keer lager dan bij de hoofdgastheerssoort *M. sabuleti*. De situatie in Nederland is onbekend: het tijmblauwtje is uit ons land verdwenen.

² Hoofdgastheer is *M. scabrinodis*, de overleving bij *M. sabuleti* is onzeker.

³ Slechts een populatie in Spanje overleeft met *M. scabrinodis* als enige gastheerssoort, het overgrote merendeel parasiteert op *M. rubra*.

⁴ In Nederland hoofdzakelijk *M. ruginodis* met als nevgastheer *M. scabrinodis*.

⁵ Het berggentiaanblauwtje komt niet in Nederland voor.

nog schaars is, ware oorlogen uitvechten waarbij duizenden werksters sneuvelen. Het blijkt hier te gaan om wederzijdse predatie: de slachtoffers dienen als voedsel.

In een periode dat de prooidichtheid in het veld extreem laag is en een mierenvolk gebrek heeft aan eiwitrijk voedsel, kunnen soortgenoten van andere nesten worden aangevallen. Meestal blijft het bij schermutselingen tussen kleine groepjes mieren van beide volken, maar bij warm weer kan een grensconflict escaleren tot een oorlog waarbij duizenden slachtoffers vallen. De slachtoffers worden naar de oorlogvoerende nesten geslept, alwaar ze worden leeggegeten. Zolang er nog weinig prooien buitgemaakt kunnen worden en beide oorlogvoerende partijen over voldoende strijd-mieren beschikken, zal de oorlog aanhouden, maar als een der partijen sterk is verzwakt, is de oorlog snel afgelopen: het nest zal dan na korte tijd worden overmeesterd en leeggeroofd (MABELIS 1979B). In het najaar, wanneer bosmieren volken voldoende eiwitrijk voedsel tot hun beschikking hebben, kunnen mieren van volken die eerder in het jaar

Figuur 21

Tijdens een massale bruidsvlucht van *Lasius niger* verzamelen zich grote groepen kokmeeuwen in de lucht die zich te goed doen aan de vette koninginnen. Schiermonnikoog, juli 1979.



nog oorlog voerden, weer in hetzelfde gebied foerageren zonder dat ze elkaar aanvallen. In deze periode worden soms zelfs soortgenoten van een ander nest in het bosmieren-nest opgenomen. Territoriaal gedrag van bosmieren is dus seizoensgebonden. Een verband tussen predatie en agressief gedrag is aangetoond voor de kale bosmier *Formica polyctena*, maar nog niet bekend van andere soorten.

Spinnen en insecten

De meeste kleine ongewervelde dieren, zelfs als het predatoren zijn, maken zich snel uit de voeten als ze mieren tegenkomen. Er zijn echter enkele spinnensoorten (Araneae) die zich op de mierenjacht hebben gespecialiseerd, zoals bijvoorbeeld galgspinnen (*Diplocephala*) en mierenjagers (*Zodariion*) (SEIFERT 1996, ROBERTS 1998). Er zijn zelfs spinnen die het uiterlijk van mieren nabootsen en er ook op jagen, zoals *Myrmarachne formicaria*, *Synageles venator* (beide Salticidae) en de mierendief *Callilepis nocturna* (Gnaphosidae).

Andere bekende mierenjagers zijn de mierenleeuwen (Neuroptera, Myrmeleonidae). De larven van deze in volwassen stadium enigszins aan libellen herinnerende insecten zitten vlak onder het zand onderin een zelfgegraven trechtervormige vangkuil. Met hun grote kaken vangen ze allerlei spinnen en insecten (waaronder een groot aandeel mieren) die in de vangtrechter glijden en door het losse zand niet meer naar boven kunnen kruipen.

Gewervelde dieren

Mieren worden gegeten door allerlei soorten gewervelde dieren, zoals kikkers, padden, slangen, hagedissen, zoogdieren en vogels. Alleen vogels kunnen soms aanzienlijke hoeveelheden mieren eten. Bekende voorbeelden zijn groene specht *Picus viridis*, die vooral op bosmieren maar ook op *Lasius*-soorten predeert, zwarte specht *Dryocopus martius* en draaihals *Jynx torquilla*. De fysieke schade die wilde zwijnen *Sus scrofa* en spechten aan nestheuvels van bosmieren aanrichten is soms eveneens aanzienlijk. Ook fazanten *Phasianus colchicus* en andere hoenderachtigen krabben soms mierennesten open op zoek naar poppen. Desondanks wordt de uitsterfkans van bosmiervolken doorgaans nauwelijks door predatie verhoogd (DE BRUYN ET AL. 1972, DE BRUYN & MABELIS 1974, ELTON 1975).

Wellicht minder bekend is het foerageren op vliegende mieren tijdens bruidsvluchten door vogelsoorten die doorgaans niet bekend staan als typische insectenjagers, zoals spreeuw *Sturnus vulgaris* en vooral meeuwen (met name kokmeeuw *Larus ridibundus*). Omdat de uitvliegende koninginnen van bijvoorbeeld *Lasius*-soorten zeer vetrijk zijn, vormen ze een aantrekkelijke tijdelijke voedselbron voor deze vogels. Het op een zomerdag geluidloos in een grote groep rondvliegen van meeuwen, die soms vreemde capriolen maken, vormt een signaal dat er een bruidsvlucht gaande is (fig. 21).

Parasieten

Er zijn talrijke inwendig levende parasieten (endoparasieten) van mieren bekend, waaronder draadwormen (Nematoda), zuigwormen (Trematoda) en lintwormen (Cestoda), alsmede de larven van allerlei parasitaire wespen (Aculeata Parasitica) (HÖLDOBLER & WILSON 1990).