

Mieren als nestpredatoren van hommels

Martijn Kos

Inleiding

De inhoud van een hommelnest vormt een aantrekkelijke buit voor mieren. Het bevat zowel suikers in de vorm van opgeslagen honing als eiwitten in de vorm van broed (mieren schijnen zelden stuifmeel te eten). Dit is precies waar foeragerende werksters van veel mierensoorten naar op zoek zijn. Waar mieren voorkomen, zijn ze in alle vegetatietypen en op elk plekje waar je kijkt wel te vinden. Het lijkt dus onoverkomelijk dat een hommelnest vroeg of laat door mieren wordt ontdekt. Mieren vormen dus theoretisch een permanente bedreiging voor een hommelskolonie. De predatiedruk door mieren heeft er voor gezorgd dat andere sociale Hymenoptera zoals plooiwingswespen (Jeanne 1970, West-Eberhard 1989, Smith et al. 2001) angelloze bijen (Lehmborg et al. 2008) of de honingbij (Spangler & Taber 1970) aanpassingen hebben ontwikkeld die speciaal op bescherming van het nest tegen mieren gericht zijn. Het lijkt daarom waarschijnlijk dat mieren ook voor hommels een bedreiging vormen. Toch is er in de literatuur weinig informatie te vinden over mieren als nestpredatoren van hommels. Veel standaardwerken over hommels noemen mieren slechts terloops of in het geheel niet als bedreiging voor hommels (Hoffer 1882, Free & Butler 1959, Alford 1975, Goulson 2010). Ook in de mierenbijbel van Hölldobler & Wilson (1990) is niets over interacties tussen mieren en hommels te vinden. Tijdens een literatuuronderzoek naar het nestgedrag van hommels kwam ik niettemin verschillende keren waarnemingen van interacties tussen mieren en hommels in of bij hommelnesten tegen. Een deel daarvan betreft publicaties die je niet snel met zoeken zou vinden in bijvoorbeeld Web of Science of Google Scholar, omdat de interactie tussen mieren en hommels niet het hoofdonderwerp is, mieren niet in titel, keywords of samenvatting voorkomen of de publicatie simpelweg te obscuur is. Het leek me daarom aardig om hier wat observaties uit de literatuur op een rijtje te zetten. Ik hoopte daarbij met name antwoorden te vinden op de volgende vragen:

1. Wanneer worden nesten aangevallen? Zijn bijvoorbeeld nesten met alleen een koningin (die om te foerageren het broed alleen moet laten) gevoeliger voor nestpredatie dan nesten met werksters?

2. Hoe voorkomen hommels dat mieren het nest binnendringen?

Nesten zonder werksters

Sladen (1912) ziet mieren vooral als een belangrijke bedreiging voor de vroege ontwikkelingsstadia van de kolonie. Mieren zouden het vooral op de eieren hebben voorzien terwijl muizen en spitsmuizen de larven en poppen eten. Voor zover hij heeft kunnen observeren durven mieren evenals andere vijanden die het op het broed hebben voorzien het broed niet te benaderen als de koningin in het nest aanwezig is. Zolang de eerste werksters nog niet uit de pop zijn gekomen zal de koningin het nest echter regelmatig moeten verlaten om te foerageren. Sladen kon in drie gevallen vaststellen dat de koningin het nest voorgoed verliet omdat haar eerste eieren door mieren waren opgegeten. In twee gevallen ging het om de wegmier *Lasius niger* en in een geval om de gewone steekmier *Myrmica rubra*. Beide volgens Sladen ter plekke zeer algemeen. Een interessant gegeven is, dat predatie door de gele weidemier *Lasius flavus*, hoewel ook zeer algemeen, niet kon worden waargenomen. Mogelijk komt dit door de gespecialiseerde relatie met wortelluizen en het uitsluitend ondergronds foerageren van deze soort. Hasselrot (1960) noemt twee kolonies van de aardhommel *B. terrestris* in Zweden die in het laboratorium waren gestart en na het buiten plaatsen ten gronde gingen door een aanval van de wegmier *Lasius niger*. In beide gevallen waren nog geen werksters uitgekomen en bestond de kolonie dus slechts uit de koningin en haar eerste broed. In een jonge kolonie van *B. appositus* in Zuid-Alberta, Canada was de koningin geparasiteerd door de blaaskopvlieg *Physocephala texana* waardoor zij stierf voor het uitkomen van het eerste broed. Hierna kauwde de diefmier *Solenopsis molesta* gaten in de cocons (Hobbs 1960). Hoewel de auteur schrijft dat deze mieren alleen geïnteresseerd leken te zijn in de detritus in de cocons en de poppen niet aanvielen stierven deze allemaal na het verwijderen van de mieren. In een nest van *B. ferridus* was de koningin ook geparasiteerd door *P. texana*, maar zij stierf pas nadat het eerste broed was uitgekomen. Hoewel de kolonie langzaam uitstierf bij gebrek aan nieuwe werksters werd deze niet aangevallen door mieren (Hobbs et al. 1960). Eveneens in Zuid-Alberta kon Hobbs in nestkasten waarnemen dat bij verschillende soorten het eerste broed door mieren werd vernietigd: twee nesten van *B. nevadensis* (Hobbs 1965a), acht nesten van *B. rufocinctus* (Hobbs 1965b) een van *B. californicus* en een van *B. ferridus* (Hobbs 1966). De mierensoorten werden niet genoemd. Volgens Hobbs et al. (1962) werd het eerste broed in de door hun geplaatste ondergrondse nestkasten onder andere geplunderd door *Lasius alienus* (= *Lasius americanus*) en *Myrmica lobicornis fracticornis* (= *Myrmica fracticornis*). Het bedekken van de eieren en



Figuur 1. *Bombus transversalis*, vrouwtje. Een hommelse soort uit het Amazonegebied die het nest succesvol weet te beschermen tegen trekmiere (*Eciton* sp.). Provincia de Sucumbíos, Ecuador 11.vi.2019. Foto: David Torres, www.inaturalist.org/photos/42697222 (CC BY-NC 4.0), cropped from original.

larven met een laag was weerhoudt mieren er kennelijk niet van het broed te roven. Getuige de beschrijving van de aanvallen op *B. nevadensis* 'They tore holes in the wax-pollen canopies covering the broods and removed the eggs and larvae.' (Hobbs 1965a). Net als Sladen (1912) kon Hobbs (1965a) bij *B. nevadensis* vaststellen dat na het roven van eieren en larven door mieren de koningin het nest verliet. Ook Pouvreau (1973) meldt dat bij drie nesten van de akkerhommel *B. pascuorum* de koningin het nest verliet na een invasie door mieren van de genera *Formica* en *Lasius*. Het stadium van ontwikkeling waarin de kolonies verkeerden noemt hij echter niet. Fye en Medler (1954) beschrijven dat wanneer zowel een hommels- als een mierenkolonie hun intrek hadden genomen in een nestkast ieder zijns weegs ging zonder zich met elkaar te bemoeien, hoewel soms werd waargenomen dat mieren stalen uit de honingpot als de koningin afwezig was. Dat laatste suggereert dat ook voor het uitkomen van de eerste werksters mieren en hommels min of meer vreedzaam samenleefden.

Nesten met werksters

Volgens Sladen (1912) vormen mieren geen bedreiging voor het broed als het voldoende beschermd wordt door de hommels. Als ondersteuning voor deze hypothese noemt hij het feit dat zich in een ondergrondse nestkast met een grote kolonie van de steenhommel *Bombus lapidarius* een kolonie van de wegmier introk en totdat ze weer verdwenen een tijd met de hommels samenleefden, zonder deze kwaad te

doen. Ook andere auteurs melden dicht naast elkaar gelegen hommels- en mierennesten. Richards (1946) vond in Slough, Engeland een groot nest van de akkerhommel *B. pascuorum* onder een pol ruwe smele, waarin zich ook een nest van de gewone steekmier *Myrmica rubra* bevond evenals in de aangrenzende graspollen. In Zuid-Alberta, Canada poogde *Formica fusca* (mogelijk is dit een andere *Serviformica* soort) te nestelen in acht nestkasten die voor hommels bedoeld waren. In vier van de nestkasten bevond zich al een hommelsnest, maar er was geen indicatie dat de mieren de hommelsnesten binnendrongen om broed te roven of voorraden te plunderen (Hobbs et al. 1962). Chavarria (1996) vond in Costa Rica een

nest van *B. pullatus* dat werd bevolkt door 500 hommels en waarvan een deel met verlaten oude cellen werd ingenomen door een schimmeltuim van de bladsnijdersmier *Acromyrmex octospinosus*. Hoewel beide soorten hun nest agressief verdedigen, is het gezien het geheel uit schimmels bestaande dieet van de bladsnijdersmieren misschien niet zo verwonderlijk dat hommels en mieren in dit geval zo dicht naast elkaar nestelden. Aanvallen van trekmiere *Eciton* sp. op nesten van *B. transversalis* (Fig. 1) in het Amazonegebied van Peru konden door de hommels worden afgeslagen. (Cameron et al. 1999, Ramírez & Cameron 2003). Toch zijn er ook berichten over hommelsnesten met werksters die met succes werden aangevallen door mieren. Volgens Plath (1934), die in de V.S. werkte, dringen de meer agressieve soorten hommelsnesten binnen om honing te stelen: 'During the summer of 1921 ants molested my colonies so frequently that I was obliged to resort to birdlime to keep them out, for bumblebees are unable to combat these thieves.' Het gaat hier waarschijnlijk om kolonies met werksters aangezien het in de zomer was. De mierensoort(en) worden niet genoemd. Mogelijk gaat het om de Argentijnse mier *Linepithema humile* -een invasieve exoot in Noord-Amerika- gezien een andere waarneming van Plath (1934): een door hem opgegraven nest van *Bombus occidentalis* met meer dan 80 werksters werd kort na het overplaatsen in een nestkast vernietigd door Argentijnse mieren. Hobbs et al. (1960) beschrijven hoe in Zuid-Alberta, Canada in juli 1955 twee hommelsnesten (soort niet genoemd)

werden geplunderd en vernietigd door de mier *Pogonomyrmex occidentalis occidentalis*. Dit gebeurde nadat gestreepte stinkdieren *Mephitis mephitis* zonder succes hadden geprobeerd om de nestkasten te openen. De mieren waren waarschijnlijk aangetrokken door de honing die door de activiteiten van de stinkdieren uit de voorraadcellen was gelopen (Hobbs 1960). Nadat de nestkasten aan palen of bomen werden vastgebonden zodat de stinkdieren ze niet meer konden bewegen werden ook geen aanvallen van *P. occidentalis occidentalis* meer waargenomen. Pouvreau (1973) kon in Frankrijk de plundering waarnemen van de honingvoorraden van een volk van de akkerhommel *B. pascuorum* door werksters van de wegmier *Lasius niger*. In het zuidoosten van Peru werd een nest van *B. transversalis* geopend om de broedcellen te fotograferen. Voorafgaande aan het openen van het nest werd een groot deel van de hommels verzameld. Binnen tien minuten na het openen drongen mieren van een onbekende soort het nest binnen en begonnen met het stelen van de honingvoorraden. Dezelfde kolonie was het eerder nog gelukt om een aanval van trekmiere *Eciton* sp. te weerstaan (Cameron et al. 1999). In het Amazonegebied van Brazilië werd een kolonie van *B. transversalis* met succes aangevallen door de trekmier *Eciton hamatum*. Voorafgaande aan de aanval was een deel van de hommels werksters (112 exemplaren) gevangen voor onderzoeksdoeleinden. Toen het nest de volgende ochtend werd opengemaakt bleek zich daarin een ziedende massa trekmiere te bevinden die een groot deel van het broed en de raat hadden vernietigd (Ramírez & Cameron 2003).

Kwantitatieve gegevens

Aangezien de meeste gegevens over mieren en hommelnesten opportunistisch zijn verzameld en er vaak bescherming tegen mieren is toegepast, zeggen de percentages van door mieren aangevallen nesten in de meeste studies weinig over natuurlijke omstandigheden. Er zijn echter een paar studies waar dit niet of slechts in beperkte mate voor geldt. Frison (1926) kon in de omgeving van Urbana, Illinois geen aanvallen van mieren waarnemen in 17 door hem buiten geplaatste ondergrondse nestkasten die door hommels-koninginnen werden betrokken. Fye & Medler (1954) meldden voor 59 kolonies in nestkasten dat in slechts één geval het nest door de hommels werd verlaten als gevolg van mieren. Dit

hoewel mieren werden aangetroffen in 27 % van alle uitgezette nestkasten. Zij zeggen dat uit ‘enkele’ experimenten bleek dat de mieren waren te bestrijden door een band van het (tegenwoordig verboden!) insecticide dieldrin rond de bodem van de nestkast aan te brengen. Het is niet duidelijk hoe vaak ze deze methode toepasten. Goulson et al. (2018) verzamelden gegevens over het lot van 908 hommelnesten. Er was bewijs voor de gedeeltelijke of gehele verwoesting van honderd nesten. In vier gevallen werd dit toegeschreven aan mieren. Hierbij moet wel de kanttekening geplaatst worden dat het bewijs hiervoor was dat er veel mieren in het nest werden aangetroffen na het ten onder gaan van de kolonie. Mogelijk zijn de mieren pas gekomen na vernietiging of verzwakking van de kolonie door andere oorzaken. De mierensoort en het stadium van ontwikkeling waarin de kolonies zich bevonden worden niet genoemd.

Verdedigingsgedrag

Er zijn maar zeer weinig studies waarin beschreven wordt hoe hommels precies omgaan met mieren die het nest proberen binnen te dringen of daarin worden aangetroffen. Flemming (1926) groef een nest van de donkere tuinhommel *B. subterraneus* uit en plaatste het thuis in een nestkast. Met het hommelnest waren ook zaadmieren *Tetramorium* spec. (‘Rasenameise’) mee gekomen die in de grond boven het hommelnest nestelenden. Hij beschrijft kleurrijk hoe vervolgens een ‘verbitterde strijd’ van de hommels tegen de zaadmieren ontbrandt, waarbij de mieren worden ‘stukgebeten, bijna fijngekauwd’. Een tamelijk spectaculair voorbeeld van de verdediging tegen mieren betreft een aanval van de trekmier *Eciton rapax*



Figuur 2. *Eciton rapax*, werksters. Een trekmiersoort uit het Amazonegebied waarvan een aanval op een nest van de hommels *Bombus transversalis* door de hommels kon worden afgeslagen. Provincia de Tambopata, Peru 13.vi.2017. Foto: Bernd Dietrich, www.inaturalist.org/photos/97470492 (CC BY-NC 4.0).

(Fig. 2) op een nest van *B. transversalis* in het Amazonegebied van Peru (Ramírez & Cameron 2003). De aanval door de trekmierekolonie van ca. 3 m breed en 8 m lang kon door de hommels worden afgeslagen. Deels door de ondoordringbare afdekking van het nest en deels waarschijnlijk door het (niet waargenomen) verdedigingsgedrag van de werksters. Bij het bereiken van het nest verzamelden zo'n zestig mieren zich op de top van het nest en begonnen koortsachtig te bewegen over de bedekking van het nest. Het lukte ze echter niet om hier doorheen te komen. Een groepje van vijftien trekmiere verzamelde zich voor de ingang van het nest. Een paar gingen de toegangstunnel in, maar geen van hen slaagde er in het broed te bereiken. Andere mieren achtervolgden in- en uitvliegende werksters. Enkele van de hommels werden door de mieren met hun kaken gegrepen maar konden ontsnappen, sommigen door de mieren te bijten.

Discussie

Hoewel dit literatuuroverzicht eerder meer vragen oproept dan beantwoordt, is het wel duidelijk dat veel mierensoorten wanneer ze de kans krijgen het broed en de honingvoorraden in het hommelnest zullen roven. Een antwoord op de vragen hoe vaak mieren er in slagen hommelnesten te plunderen en hoe hommels met mieren in of bij het nest omgaan is veel moeilijker te geven. Een probleem bij het onderzoeken van nestpredatie door mieren is namelijk dat het moeilijk is te zien wat er zich in het hommelnest afspeelt. Om die reden zijn de meeste waarnemingen gedaan onder min of meer onnatuurlijke omstandigheden in nestkasten die ook nog geregeld geopend werden om de hommels te observeren. Dit zou mieren kunnen aantrekken of het nest zo kunnen verstoren dat het kwetsbaarder wordt voor aanvallen.

Daarnaast gaat het steeds om toevallige waarnemingen tijdens studies die niet als doel hadden nestpredatie door mieren te onderzoeken. De hommelskolonies werden daarom ook vaak actief door de onderzoekers beschermd tegen mieren (Sladen 1912, Hasselrot 1960, Hobbs et al. 1962 en waarschijnlijk ook in Hobbs et al. 1960, Hobbs 1965a,b, 1966). De hypothese van Sladen (1912) dat mieren geen bedreiging vormen als er voldoende werksters in het nest aanwezig zijn is daarom op basis van de beschikbare gegevens moeilijk te testen.

Het lijkt echter wel zeer aannemelijk dat de kolonie in het werksterloze stadium meer kwetsbaar is voor aanvallen van mieren, aangezien de koningin het broed regelmatig alleen moet laten om te foerageren. Daarbij is het opvallend dat Sladen (1912) verschillende aanvallen op kolonies in het werksterloze stadium noemt, maar niet op kolonies met werksters. Dit laatste zou hem als zeer nauwkeurig waarnemer zeker opgevallen zijn. Wel kon hij observeren dat een

kolonie van de wegmier zijn intrek nam in een ondergrondse nestkast met een grote kolonie van de steenhommel *B. lapidarius* en een tijd met de hommels samenleefde zonder deze kwaad te doen. Het floeren van hommelskolonies in de directe nabijheid van mierennesten (Sladen 1912, Richards 1946, Fye & Medler 1954, Hobbs et al. 1962) is een sterke aanwijzing dat kolonies met werksters mieren buiten het nest weten te houden. Dit betrof ook deels mierensoorten waarvan bekend is dat ze in andere gevallen nesten aanvielen en broed of honingvoorraden roofden zoals de wegmier *L. niger* (Sladen 1912, Hasselrot 1960, Pouvreau 1973) en de gewone steekmier *M. rubra* (Sladen 1912).

Ook de beschikbare kwantitatieve gegevens duiden er op dat mieren slechts zelden een probleem lijken te vormen voor kolonies die het stadium zonder werksters voorbij zijn (Frison 1926, Fye & Medler 1954, Goulson et al. 2018). Wat opvalt aan de beschrijvingen van succesvolle aanvallen van mieren op hommelskolonies met werksters is dat de aanvallen vrijwel allemaal kort na significante verstoringen plaatsvonden. Het omduwen van nestkasten door stinkdieren (Hobbs et al. 1960), het uitgraven en verplaatsen van de kolonie naar een nestkast binnenshuis (Plath 1934), het wegvangen van een deel van de hommels (Cameron et al. 1999, Ramírez & Cameron 2003) of het openen van het nest onder natuurlijke omstandigheden (niet in nestkast) door onderzoekers (Cameron et al. 1999). Het lijkt er dus op dat hommelskolonies die het stadium zonder werksters zijn gepasseerd in afwezigheid van verstoringen tamelijk goed in staat zijn om mieren buiten de deur te houden. Hoe de hommels dit precies klaarspelen is niet duidelijk.

Over andere sociale Hymenoptera weten we wat dit betreft meer. Van veel sociale plooiwingswespen is bekend dat ze een afweermiddel tegen mieren aanbrengen op de neststeel (Jeanne 1970, Post & Jeanne 1981, Smith et al. 2001). Ramírez & Cameron (2003) hypothesiseerden dat de hommels *B. transversalis* mogelijk een chemisch afweermiddel tegen trekmiere gebruikt. Dit zou dan door de hommels worden afgescheiden en aangebracht in de toegangstunnel en mogelijk op andere plaatsen rond het nest. Post & Jeanne (1981) vonden in Wisconsin bij *Polistes fuscatus* dat de effectiviteit van het afweermiddel groter was bij kleine mieren dan bij grote mieren. Daarom lijkt het minder waarschijnlijk dat de zeer grote trekmiere door een vergelijkbare stof ervan zouden zijn weerhouden het nest van *B. transversalis* binnen te dringen zoals Ramírez & Cameron (2003) suggereerden. Maar dat sluit natuurlijk niet uit dat deze of andere hommelssoorten chemische afweermiddelen gebruiken tegen kleinere mierensoorten. Sommige neotropische sociale plooiwingswespen kiezen er voor om te nestelen naast kolonies van cecropiamieren

Azteca sp. omdat die bescherming tegen trekmiere bieden. Deze wespensoorten verwijderen de feromoonsporen van de cecropiamieren die ze dichtbij het nest vinden zodat de mieren als het ware omgeleid worden (West-Eberhard 1989). Deze methode zou door hommels rond het nest toegepast kunnen worden.

Ook zonder chemische afweer kunnen sociale Hymenoptera mieren buiten het nest houden. Actieve verdediging speelde naast chemische afweer onder experimentele omstandigheden een belangrijke rol als primaire verdedigingslinie bij de sociale plooiwleugelwesp *Polistes fuscatus*. Alle mieren die de raat bereikten werden binnen 3 minuten van het nest gegooid (Post & Jeanne 1981). Naast bijten reageerden angelloze bijen van het genus *Trigona* uit Borneo op mieren met het deponeren van een druppeltje van een kleverige substantie, waarschijnlijk hars, op de mier (Lehmberg et al. 2008). Spangler & Taber (1970) namen waar dat honingbijen die mieren tegenkwamen op het landingsplatform van de bijenkast hun achterste naar de mieren toe keerden en krachtig met hun vleugels vibreerden terwijl ze tegelijkertijd regelmatig met de achterpoten naar achteren traptten waardoor de mieren vaak van het landingsplatform werden verwijderd.

De enige waarneming van actieve verdediging bij hommels betreft de eerder genoemde waarneming van Flemming (1926). Mieren die bij het uitgraven toevallig in het hommelnest terecht zijn gekomen lijken in eerste instantie weinig met natuurlijke omstandigheden te maken te hebben. Toch zegt deze observatie misschien wel iets over hoe hommels in het algemeen met in de nestgang of het nest aangetroffen mieren omgaan. Aangezien een hommelnest zich meestal in of op de grond bevindt, is het voor hommels niet mogelijk om binnengedrongen mieren te verwijderen door ze er af te gooien of te blazen zoals sociale plooiwleugelwespen of honingbijen dit doen. Hooguit bij van nature in boomholten nestelende soorten zoals de boomhommel zou dergelijk gedrag effectief kunnen zijn. Het lijkt daarom aannemelijk dat hommels mieren in nestopening, tunnel of nest door geur waarnemen en vervolgens doodbijten zoals Flemming (1926) dit waarnam bij de donkere tuinhommel.

Verkennermieren van massaal recruterende soorten zoals de wegmier zijn gevaarlijk als ze na bezoeken van het hommelnest hun eigen nest weten te bereiken en daar nestgenoten rekruteren. Mogelijk ook gevaarlijker voor hommels dan voor andere sociale Hymenoptera. Bij plooiwleugelwespen is het nest alleen over een smalle steel te bereiken, die met een afweermiddel tegen mieren bedekt was (Smith et al. 2001). Angelloze bijen bouwen ware forten, die alleen toegankelijk zijn via een door de bijen gebouwde nauwe toegangsbuis waarbij hars wordt gebruikt om mieren af te schrikken

(Leonhardt & Blüthgen 2009) en waarbinnen het broed met een extra beschermingslaag omringd wordt (Michener 2007). Bij honingbijen hangen de raten in de met mierenwerende propolis bedekte nestholte en worden door een zeer groot aantal werksters beschermd (Duangphakdee et al. 2009, Peeters et al. 2012). Gezien het feit dat deze sociale Hymenoptera daarnaast ook nog gedrag vertonen om mieren uit het nest te houden lijkt het waarschijnlijk dat ook hommels over aanpassingen beschikken om de kolonie tegen mieren te beschermen.

Het is bijna onmogelijk om onder natuurlijke omstandigheden gerichte observaties aan nestpredatie door mieren bij hommels te doen. Hommelnesten zijn erg moeilijk te vinden en het is nog moeilijker nesten te vinden die door mieren worden aangevallen. Zonder verstoring is het ook niet mogelijk om te zien wat zich in de toegangstunnel en het nest afspeelt. Mogelijk is er onder natuurlijke omstandigheden ook bijna nooit iets te zien omdat de afweer tegen mieren normaal gesproken goed functioneert. Experimenten in het veld en met name in het laboratorium bieden daarom de beste kansen om te onderzoeken hoe hommels zich beschermen tegen nestpredatie door mieren.

Summary

The honey and brood in a bumblebee nest make attractive loot for most ants. Considering the omnipresence of ants they therefore theoretically form a permanent threat to bumblebee colonies. Other social Hymenoptera are known to have evolved adaptations to protect their colonies against ant attacks. It seems therefore likely that ants also pose a significant threat to bumblebee colonies. However, most standard works about bumblebees provide very little information on ants as nest predators if at all. Therefore the literature was searched for more data. The aim was to find information on (1) when colonies are most likely to be attacked and (2) how bumblebees prevent ants from entering the nest. Only a small number of studies describing predation of bumblebee nests by ants were found. The available information suggests that nest predation by ants is most likely during the phase when workers have not yet emerged or after disturbance of the nest. Observations of bumblebee and ant colonies coexisting at close proximity suggest that bumblebee colonies with workers normally are able to protect themselves against ants. However, which mechanisms are used by bumblebees to protect their colonies remains unknown. Lab experiments offer the best chances to learn more about how bumblebees defend their colonies against ants.

Literatuur

- Alford, D.V., 1975. Bumblebees. - Davis-Poynter, London, xii, 352 p.
- Cameron, S.A., J. Whitfield, M. Cohen & N. Thorp, 1999. Novel use of walking trails by the Amazonian bumble bee, *Bombus transversalis* (Hymenoptera: Apidae). - In: G.W. Byers, R.H. Hagen & R.W. Brooks (eds.), Entomological Contributions in Memory of Byron A. Alexander, University of Kansas Natural History Museum Special Publication 24: 187–193.
- Chavarria, G., 1994. First neotropical mutualistic associations in bumblebee nests (Hymenoptera: Apidae). - *Psyche: A Journal of Entomology* 101 (1-2): 113–118.
- Duangphakdee, O., N. Koeniger, S. Deowanish, H. R. Hepburn & S. Wongsiri, 2009. Ant repellent resins of honeybees and stingless bees. - *Insectes Sociaux* 56: 333.
- Flemming, S. 1926. Ein auffallender Nestbefund bei Hummeln. - *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere* 52: 395–406.
- Free, J.B. & C.G. Butler, 1959. Bumblebees. - Collins, London, xiv, 208 p.
- Frison, T.H., 1926. Experiments in attracting queen bumblebees to artificial domiciles. - *Journal of Economic Entomology* 19: 149–155.
- Fye, R.E. & J.T. Medler, 1954. Field domiciles for bumblebees. - *Journal of Economic Entomology* 47: 672–676.
- Goulson, D., 2010. Bumblebees : behaviour, ecology, and conservation, 2nd ed. - Oxford University Press, Oxford, x, 317 p.
- Goulson, D., S. O'Connor & K.J. Park, 2018. Causes of colony mortality in bumblebees. - *Animal Conservation* 21: 45–53.
- Hasselrot, T.B., 1960. Studies on Swedish bumblebees (genus *Bombus* Latr.); their domestication and biology. - Entomologiska sällskapet, Lund, xvii, 192 p.
- Hobbs, G.A., J.F. Virostek & W.O. Nummi, 1960. Establishment of *Bombus* spp. (Hymenoptera: Apidae) in artificial domiciles in Southern Alberta. - *The Canadian Entomologist* 92: 868–872.
- Hobbs, G.A., W.O. Nummi & J.F. Virostek, 1962. Managing colonies of bumble bees (Hymenoptera: Apidae) for pollination purposes. - *The Canadian Entomologist* 94: 1121–1132.
- Hobbs, G.A., 1965. Ecology of Species of *Bombus* Latr. (Hymenoptera: Apidae) in Southern Alberta. II. Subgenus *Bombus* Robt. - *The Canadian Entomologist* 97: 120–128.
- Hobbs, G.A., 1965. Ecology of Species of *Bombus* Latr. (Hymenoptera: Apidae) in Southern Alberta. III. Subgenus *Cullumanobombus* Vogt. - *The Canadian Entomologist* 97: 1293–1302.
- Hobbs, G.A., 1966. Ecology of Species of *Bombus* Latr. (Hymenoptera: Apidae) in Southern Alberta. IV. Subgenus *Fervidobombus* Skorikov. - *The Canadian Entomologist* 98: 33–39.
- Hoffer, E., 1882. Die Hummeln Steiermarks: Lebensgeschichte und Beschreibung derselben. I. Hälfte. - Leuschner & Lubensky, Graz, [2], 92 p.
- Hoffer, E., 1883. Die Hummeln Steiermarks: Lebensgeschichte und Beschreibung derselben. II. Hälfte. - Leuschner & Lubensky, Graz, 98 p.
- Hölldobler, B. & E.O. Wilson, 1990. The ants. - Belknap (Harvard University Press), Cambridge, Mass, xix, 732 p.
- Jeanne, R.L., 1970. Chemical defense of brood by a social wasp. - *Science* 168: 1465–1466.
- Lehmberg, L., K. Dworschak & N. Blüthgen, 2008. Defensive behavior and chemical deterrence against ants in the stingless bee genus *Trigona* (Apidae, Meliponini). - *Journal of Apicultural Research* 47: 17–21.
- Leonhardt, S.D. & N. Blüthgen, 2009. A sticky affair: resin collection by Bornean stingless bees. - *Biotropica* 41: 730–736.
- Michener, C.D., 2007. The bees of the world. - Johns Hopkins University Press, xvi, 953 p.
- Peeters, T.M.J., H. Nieuwenhuijsen, J. Smit, F. van der Meer, I.P. Raemakers, W.R.B. Heitmans, C. van Achterberg, M. Kwak, A.J. Loonstra, J. de Rond, M. Roos & M. Reemer, 2012. De Nederlandse bijen (Hymenoptera: Apidae s.l.). *Natuur van Nederland* 11. - Naturalis Biodiversity Center & European Invertebrate Survey, Leiden, 544 p.
- Plath, O.E., 1934. Bumblebees and their ways. - Macmillan Co., New York, xvi, 201 p.
- Post, D.C. & R.L. Jeanne, 1981. Colony defense against ants by *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae) - *Wisconsin Journal of the Kansas Entomological Society* 54: 599–615.
- Pouvreau, A., 1973. Les ennemis des bourdons. I. Etude d'une zoocénose: le nid de bourdons. - *Apidologie* 4: 103–148.
- Ramírez, S. & S.A. Cameron, 2003. Army ant attacks by *Eciton hamatum* and *E. rapax* (Hymenoptera: Formicidae) on nests of the Amazonian bumble bee, *Bombus transversalis* (Hymenoptera: Apidae). - *Journal of the Kansas Entomological Society* 76: 533–535.
- Richards, O.W., 1946. Observations on *Bombus agrorum* (Fabr.) (Hymen. Bombidae). - *Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series A, General Entomology* 21: 66–71.
- Sladen, F.W.L., 1912. The humble-bee, its life-history and how to domesticate it. - Macmillan and Co., Limited, London, xiii, 283 p.
- Smith, A.R., S. O'Donnell & R.L. Jeanne, 2001. Correlated evolution of colony defence and social structure: A comparative analysis in eusocial wasps (Hymenoptera: Vespidae). - *Evolutionary Ecology Research* 3(3): 331–344.
- Spangler, H.G. & S. Taber, 1970. Defensive behavior of honey bees toward ants. - *Psyche* 77: 184–189.
- West-Eberhard, M.J., 1989. Scent-trail diversion, a novel defense against ants by tropical social wasps. - *Biotropica* 21: 280–281.