

II ONDERZOEKSRESULTATEN

II.A HET LEVEN VAN EEN DWERG TUSSEN DE REUZEN *FORMICOXENUS NITIDULUS* (NYL 1846)

Rudolf van Hengel, Bilthoven, 2011

Inleiding

F. nitidulus is een klein knoopmirtje van 3 mm lengte. Je ziet haar gemakkelijk over het hoofd. Reden om te onderzoeken hoe dit mirtje optimaal kan worden geïnventariseerd. Vermoedelijk is de soort ondervetegenwoordigd in het EIS-bestand, doordat hij moeilijker dan andere mierensoorten te vinden is, .

En hoe vergaat het deze mirtjes tussen hun gastheren, de bosmieren?

Heel kenmerkend bij *F. nitidulus* is de spitse doorn aan de onderkant van de postpetiolus, die schuin naar voren wijst.

Mayr (1861, Die Europäischen Formiciden, p. 56) vergist zich daar nog in bij de overigens correcte omschrijving van *Stenamamma westwoodi* (thans weten we dat het *S. debile* had moeten zijn). Hij voert daarbij ten onrechte op als synoniemen: *Myrmica nitidula* (Nyl) en *Formicoxenus nitidulus* (Mayr). Ondanks deze vergissing wordt hij wel de auteur van de geslachtsnaam *Formicoxenus* (1855).

De opvallende clypeus ligt hoog en is vrijwel rond. De mier is nagenoeg spiegelglad en ziet er glanzend uit. Vandaar de Nederlandse naam 'glanzende gastmier'. De werksters en mannetjes zijn overwegend roodbruin, de gynen vrijwel zwart.

De kaken van gynen en werksters zijn goed ontwikkeld en sluiten volledig in dichtgeklapte toestand.

De mannetjes hebben geen vleugels, waardoor ze nogal op werksters lijken. Hun kaken sluiten evenwel niet aan, zodat ze op grond van dat kenmerk goed van werksters kunnen worden onderscheiden. Bovendien heeft de sprietzweep van mannetjes 11 leedjes (i.p.v. 10 bij de werksters en gynen) en buigt deze aan het einde opvallend van de kop af.

Ook opvallend voor deze soort is, dat alle overgangsvormen tussen gynen en werksters voorkomen. (Stumper, 1918; Buschinger & Winter, 1976)



Afb. II.1 *F. nitidulus* werkster (foto April Nobile, www.antweb.org, 2007)

Gast in bosmiernesten

De soort leeft in bosmiernesten. Sinds 1960 heb ik onafgebroken bosmiernesten onderzocht, zonder op *F. nitidulus* te letten. Die worden dan ook niet gevonden. Pas in de jaren negentig, toen ik er specifiek op lette, werden deze miertjes waargenomen. Met zorgvuldig waarnemen zijn ze dus sporadisch te vinden. Ze komen echter niet vaak aan de oppervlakte.

Busch (2001) beschrijft dat ze zich niet graag in het zonlicht vertonen, maar wel in de nestingen van de bosmierkoepels te vinden zijn (24 onderzochte nesten in Mecklenburg – Vorpommern).

Bij dit onderzoek in Beerschoten (De Bilt) zijn ze zowel op zonnige dagen, als op bewolkte dagen op de koepels van de bosmieren gevonden (90 onderzochte koepels). Ook zijn ze tot een meter vanaf de koepelrand op bosmierpaden waargenomen.

Mannetjes zijn veel makkelijker te vinden. Op niet te warme (< 20°C), zonnige dagen van juli tot oktober zijn er velen op de koepels van bosmieren te zien. De koepels hoeven dus niet opengemaakt te worden!

Systematisch onderzoek

Veldonderzoek

Vanaf september 2008 tot oktober 2009 is systematisch onderzoek aan *F. nitidulus* verricht in een megakolonie van *F. polycytena*. Deze kolonie II van zo'n 90 nesten ligt in km² vak 538 (143/458) in boswachterij Beerschoten van het Utrechts Landschap te De Bilt (Van Hengel, 2006).

Wekelijks vindt bij optimale condities (droog en zonnig weer) één waarnemingsdag plaats. Tijdens deze dag worden 10 bosmierkoepels gedurende 10 minuten onderzocht. De waargenomen *F. nitidulus* worden tot een maximum van 12 per koepel verzameld. Hierbij worden o.m. tijdstip en meteorologische condities genoteerd.

Laboratorium onderzoek

De verzamelde mieren worden onderzocht op uiterlijke gebreken: het geheel of gedeeltelijk ontbreken van ledematen of sprieten.

Voorts wordt in kunstnesten de interactie tussen *F. nitidulus* en de waardmier, *F. polycytena*, bestudeerd.

Stellingen

1. *F. nitidulus* is het hele jaar op bosmierkoepels te vinden, zolang de maximumtemperatuur (KNMI) maar boven de 10°C uitkomt. Het aantal werksters en gynen, dat gevonden wordt is echter gering per koepel.(zie diagram II.1)
2. *F. nitidulus* is vooral te vinden bij maximum temperaturen (KNMI) tussen 16° en 28°C.
3. De grootste kans om *F. nitidulus* te vinden is om in het najaar te zoeken, als de mannetjes op de koepels te vinden zijn. (zie diagram II.2)
4. De mannetjes zijn vooral te vinden in de maanden juli t/m september.
5. *F. nitidulus* is vooral 's ochtends, voor het warmste moment van de dag te vinden. (zie diagram II.3)
6. *F. nitidulus* is vooral te vinden op de beschaduwde gedeelten van de zandrand rond een bosmierkoepel.(zie diagram II.4)
7. Men kan geen betrouwbare nihil-waarneming doen. Zelfs als een koepel driemaal bezocht is, zonder dat *F. nitidulus* is aangetroffen, wil dat nog steeds niet zeggen, dat de soort er niet voorkomt.
8. De soort zal ondervertegenwoordigd zijn in het EIS-bestand, omdat zij moeilijker te vinden is dan andere soorten.
9. *F. nitidulus* wordt regelmatig verminkt bij aanvallen door de waardmier: in dit onderzoek *F. polycytena*.
10. *F. nitidulus* bedelt niet bij bosmieren om voedsel.

Bij welke temperatuur kan *F. nitidulus* gevonden worden?

Bewust is gekozen voor de maximum dagtemperatuur (KNMI) als referentie. Iedere waarnemer kan zodoende aan de hand van de weersvoorspelling bekijken of het zin heeft de volgende dag waarnemingen te verrichten.

De aanwezigheid van *F. nitidulus* aan de oppervlakte zal vooral afhangen van de temperatuur aan de oppervlakte van de bosmierkoepel. Het vereist echter veel werk om dit te meten en het is ook niet vooraf te bepalen. Grotendeels is de oppervlakte temperatuur afhankelijk van de meteorologische temperatuur. Immers, de bosmierkoepels zijn zodanig gebouwd, dat zij optimaal gebruik maken van de beschikbare zonnearmte. Al zullen er, bijvoorbeeld door de ontwikkeling van de vegetatie, grote verschillen in opwarming kunnen zijn tussen de verschillende koepels in een gebied.

Toch kan er van een verband worden gesproken tussen de maximum temperatuur (KNMI) op een dag en de kans, dat *F. nitidulus* kan worden gevonden.

In diagram II.1 is te zien bij welke temperaturen *F. nitidulus* nog op bosmierkoepels is waargenomen. De genoteerde temperaturen zijn maximum dagtemperaturen, gemeten door het KNMI, dat een paar kilometer verder gevestigd is. De waarnemingen zijn zowel 's morgens als 's middags gedaan. De meteorologische temperatuur van de waarnemingen is dus doorgaans lager dan de maximum temperatuur. De temperatuur van het koepeloppervlak kan bij zonnig weer evenwel flink hoger zijn.

Het blijkt, dat de mieren vooral worden gevonden bij een maximum dagtemperatuur van 17° – 26°C. Mannetjes worden buiten dat bereik ook nog wel in grotere aantallen gevonden, maar zij zijn niet het hele jaar aanwezig. Werksters kunnen buiten dit bereik echter moeilijk gevonden worden.

De gegevens in diagram II.1 zijn dus niet precies te vergelijken met Seifert (2007), die stelt, dat buiten het temperatuurgebied van 14° tot 36°C van het nestoppervlak *F. nitidulus* niet aan de oppervlakte komt. Uit het diagram blijkt, dat werksters vanaf 17°C maximale dagtemperatuur regelmatig op de nesten te vinden zijn. Dit komt aardig overeen met de bewering van Seifert. Incidenteel kunnen ze vanaf 10°C worden waargenomen.

In welke maanden kan *F. nitidulus* het kansrijkst gevonden worden?

In diagram II.2 is te zien hoe de verdeling per maand is van aan de oppervlakte komende gastmieren. Van december tot en met februari zijn ze niet aan de oppervlakte te verwachten. Daarna zijn werksters het gehele jaar en mannetjes in het najaar tot en met november te vinden aan de oppervlakte.

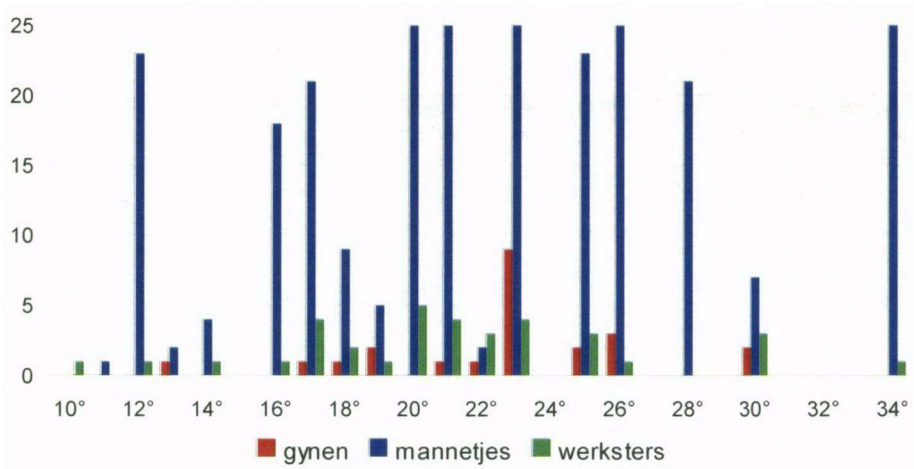


Diagram II.1 Gemiddeld aantal mieren per waarnemingsdag (y) bij bepaalde maximum temperatuur te De Bilt (x)

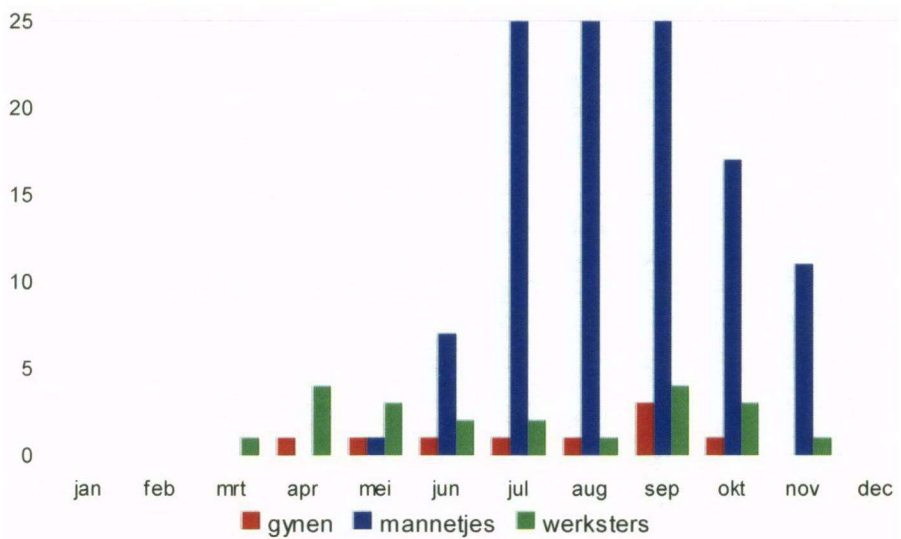


Diagram II.2 Gemiddeld aantal mieren (y) per waarnemingsdag (x)

Het diagram geeft het gemiddelde aantal mieren aan, dat tijdens een waarnemingsdag op de koepels is aangetroffen. Alleen voor mannetjes is een maximum van 25 aangehouden, omdat anders de schaal ongunstig zou uitvallen voor de waarnemingen van kleine aantallen. De werkelijke waarden voor de mannetjes in juli, augustus en september zijn respectievelijk 34, 29 en 46.

Koepels waarop geen enkele mier is aangetroffen zijn niet meegeteld (mogelijk komt daar geen *F. nitidulus* voor). Verder worden per koepel maximaal 5 mieren verzameld, behalve als er mannetjes worden aangetroffen. In dat geval worden er maximaal 12 verzameld. Door aselect te verzamelen, wordt de onderlinge verhouding van het aantal gynen, mannetjes en werksters op de koepelóók in de tabel weergegeven.

Koninginnen zijn van april tot en met oktober verzameld.

Gevleugelde koninginnen zijn alleen aangetroffen in de periode van 28 mei tot en met 18 september, wanneer de 'bruidsvlucht' plaats vindt. Dit komt overeen met Seifert (2007) en geldt waarschijnlijk voor het gematigd maritiem klimaat in zijn geheel.

De koninginnen produceren een lokferomoon via de gifblaas van de angel (Buschinger 1976 en 1968, overgenomen door Seifert 2007 en Busch 2001) De afwijkende passage in Boer (2010) berust op een drukfout en wordt gecorrigeerd.

De waargenomen vleugellose koninginnen betreffen duidelijk echte wijfjes, die gevleugeld zijn geweest (Zie Stumper, 1918).

In het diagram is overduidelijk te zien dat mannetjes het meest worden waargenomen. Van juli tot en met september zijn er veel meer mannetjes waargenomen dan is aangegeven. Er is een maximum van 25 (betekent 25 of meer) voor de mannetjes aangehouden. Hierdoor zijn de kleine aantallen gynen en werksters ook nog duidelijk zichtbaar.

Om de aanwezigheid van *F. nitidulus* vast te stellen kan men dus het beste van juli tot en met september (eventueel oktober) onderzoek doen.

Op welk tijdstip van de dag laat *F. nitidulus* zich het meest zien?

Oorspronkelijk vond het onderzoek vooral 's middags plaats. Na verloop van tijd verbaasde het, dat op een aantal grote, oude nesten van de *F. polycytena* megakolonie II nog geen *F. nitidulus* was gevonden. Vervolgens werd ook 's morgens waargenomen en werden de waarnemingstijdstippen genoteerd.

Het resultaat in diagram II.3 toont duidelijk dat 's morgens de kans het grootst is om *F. nitidulus* aan te treffen.

Op welke plaatsen van een koepel kan het best worden gezocht?

De miertjes zijn heel klein en bewegen razendsnel over het nest. Tussen alle denne-naalden van het nest vinden ze ook voortdurend beschutting en vallen ze weinig op. Gebleken is, dat zij zeer regelmatig over de zandrand lopen, die doorgaans een wat oudere bosmierkoepel omgeeft. Hier zijn ze ook makkelijk te verzamelen.

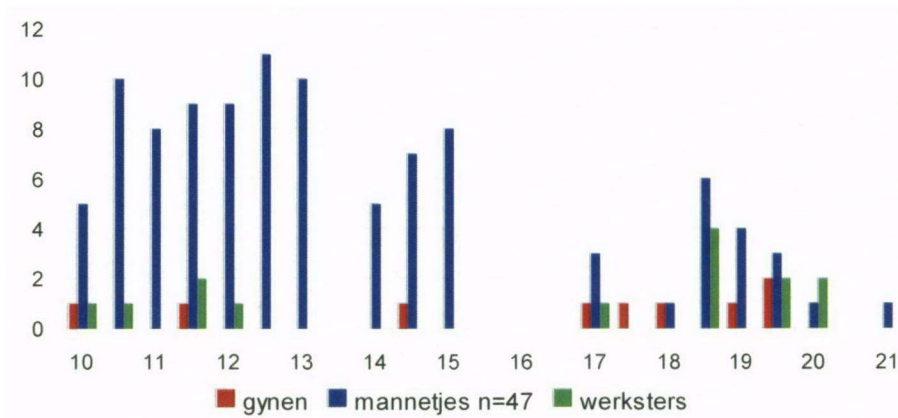


Diagram II.3 Gemiddeld aantal mieren (y) per tijdstip (x)

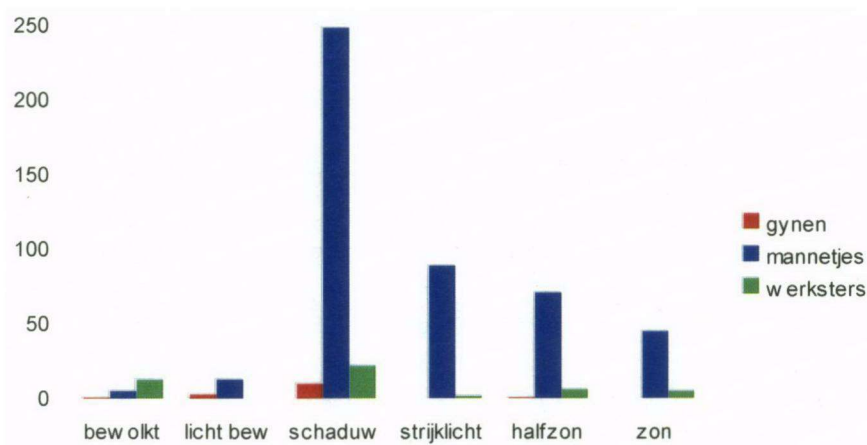


Diagram II.4 Totaal aantal mieren (y) in zon cq schaduw aangetroffen

De aandacht kan dus in eerste instantie naar de zandrand uitgaan. Worden hier echter geen gastmieren gevonden, dan is het uiteraard noodzakelijk de hele koepel te inspecteren.

De koepels zullen vaak zowel schaduwplekken als zonnige gedeelten vertonen. Met halfzonnig wordt bedoeld, dat er geen felle zon op het nest staat, maar dat het zonlicht enigszins versluierd is, ofwel door takken, danwel door sluierbewolking.

Zoals diagram II.4 laat zien, is de kans om *F. nitidulus* te vinden het grootst op de beschaduwde gedeelten van de koepel.

Een bijzondere dag is 20 aug 2009. De maximum temperatuur is 34°C (KNMI). Vier van de tien bezochte koepels zijn bezaaid met *F. nitidulus* mannetjes. Nooit eerder werden er zulke grote concentraties waargenomen. Deze hoge temperatuur is kennelijk aantrekkelijk voor de miertjes. Ze zijn echter voor het overgrote deel (75%) te vinden op het schaduwgedeelte van het nest.

Nest 538AB (diameter 180 cm) werd twee keer bezocht. Om 10.20 uur lag het nest in de schaduw en was bezaaid met mannetjes. Om 13.50 uur lag het nest in de volle zon. Geen enkele *F. nitidulus* kon meer worden gevonden. *F. polyctena* was nog wel overal op het nest aanwezig.

Verspreiding over de 90 koepels van *F. polyctena* megakolonie II

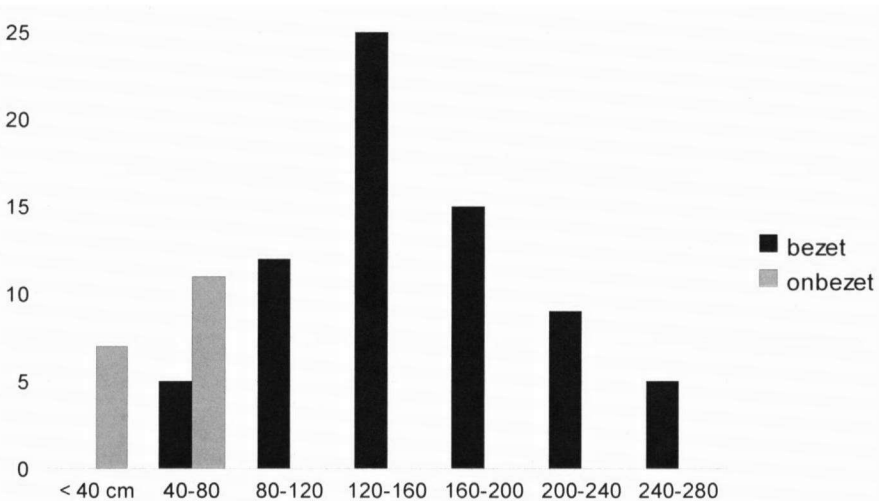


Diagram II.5 Aantal *F. polyctena* nesten bezet door *F. nitidulus* (y) per nestdiameter (x)

Het is hard werken om *F. nitidulus* te vinden op de koepels. Naarmate meer ervaring wordt opgedaan, worden ook meer bezette koepels aangetroffen. Na een jaar onderzoek, moest op de MWG bijeenkomst in maart 2009 nog gemeld worden, dat *F. nitidulus* op slechts 36 van de 75 koepels van de *F. polycytena* megakolonie II is aangetroffen. Eind 2009 blijken 81 van de 89 koepels bezet.

Uit diagram II.5 blijkt, dat *F. nitidulus* alle koepels met een diameter van 80 cm of meer heeft weten te bevolken. Dit zijn dus de oudere nesten. Alleen bij de kleinere en dus jongere nesten is hij weinig aangetroffen. Die heeft hij mogelijk nog niet weten te vinden (of ze zijn niet interessant genoeg).

Omdat kennelijk geen enkele koepel is overgeslagen, ligt het voor de hand aan te nemen dat zij zich oriënterend op de geursporen van de waardmieren lopend kunnen verspreiden. Dit is reeds door verschillende onderzoekers gemeld: Forel (1886) – geciteerd in Donisthorpe (1927) –, Stäger (1925), Elgert & Rosengren (1977), Busch (2001). Busch nam zelfs een complete verhuizing met broed en al waar.

Verder is opvallend, dat geen *F. nitidulus* kon worden aangetoond in de *F. polycytena* megakolonie I, 500 m ten westen van kolonie II gelegen.

Hetzelfde geldt voor *F. rufa* en *F. pratensis* nesten in de buurt. *F. nitidulus* kon zelfs niet worden aangetoond in een *F. pratensis* nest binnen 30 m afstand van twee *F. polycytena* nesten met gastmieren. Tot op heden is hij slechts in één *F. rufa* nest aangetoond, dat op de grens van megakolonie II ligt.

Aangezien ze binnen megakolonie II overal te vinden zijn en daarbuiten in hetzelfde geografische gebied niet, lijkt de stelling eens te meer gerechtvaardigd, dat ze gebruik maken van de geursporen van *F. polycytena* om zich te verspreiden.

Er dient echter meer onderzoek gedaan te worden naar de nesten in de omgeving van megakolonie II.

Landelijke verspreiding

Het probleem met koepels waarop *F. nitidulus* niet is aangetroffen, is dat niet met zekerheid gezegd kan worden, dat ze ook werkelijk niet in de koepel aanwezig zijn. Een nihil-waarneming kan feitelijk niet worden gegeven.

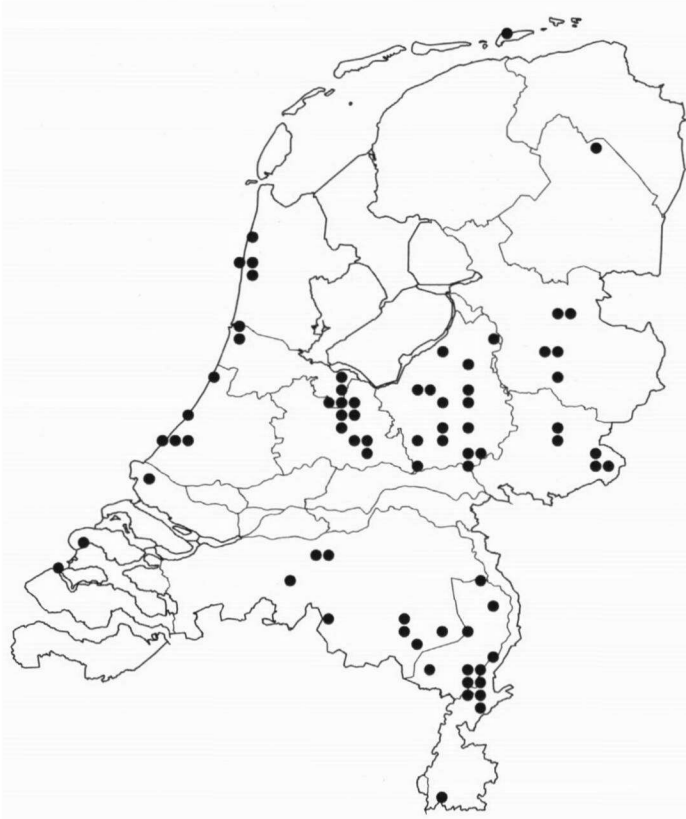
Ter illustratie moge dienen, dat 7 koepels met een gemiddelde diameter van 180 cm, slechts één keer een positief resultaat gaven uit 6 bemonsteringen.

Er zou dus een fout gemaakt zijn, als op basis van de 5 negatieve waarnemingen geconcludeerd was, dat *F. nitidulus* niet in de koepel huisde.

Eén bemonstering is dus zeer vaak onvoldoende om de soort aan te tonen. Zeker, als deze bemonstering niet in juli, augustus of september is uitgevoerd. En ook als de bemonstering 's middags is uitgevoerd.

T.o.v. andere miersoorten is *F. nitidulus* dus veel moeilijker te vinden. De soort zal derhalve ondervertegenwoordigd zijn in het EIS-bestand.

Landelijk valt op, dat de soort overal waar bosmieren te vinden zijn voorkomt, met uitzondering van Drenthe. Misschien moet daar nog eens goed gezocht worden.



Afb. II.2 Verspreiding van *F. nitidulus* in Nederland (EIS 2009)

Acceptatiestrategie van *F. nitidulus*

Veel sociaal parasieten proberen hun waardsoort te misleiden, door diens geur aan te nemen of door nabootsing (mimicry). Daardoor zijn zij tevens gebonden aan één specifieke waardsoort.

Martin (2007) ontdekte, dat de strategie van *F. nitidulus* gebaseerd is op 'vies smaken'. De gastmier wordt wel aangegrepen door de waardmieren, maar vanwege zijn vieze smaak meteen weer losgelaten.

Door vies te smaken is het *F. nitidulus* mogelijk bij uiteenlopende soorten in te trekken. Door meerdere auteurs wordt hij genoemd als gast van *Formica* s.st., *Raptiformica*, *Coptoformica*, maar ook bij *Leptothorax* en *Tetramorium*, zij het soms alleen waargenomen in kunstmatige laboratorium opstellingen (Busch 2001). *F. nitidulus* is dus een generalist, in tegenstelling tot de andere soorten in het genus *Formicoxenus*, die specialist zijn en slechts bij één soort sociaal parasiet zijn.

Martin ontdekte, dat het chitinepantser van *F. nitidulus* chemicaliën bevat, die een afstotende werking hebben op de waardmieren. Om dit te onderzoeken maakte hij een extract van het chitinepantser en bracht dat aan op fruitvliegjes. Vervolgens bleek, dat 80% van deze behandelde fruitvliegjes ongedeerd werden losgelaten door bijtende mieren, terwijl dit slechts voor 15% het geval was bij niet-behandelde vliegjes.

Voedselscenes?

In kunstnesten (2008 en 2009) bleek mij ook, dat *F. polyclena* werksters vaak bijtbewegingen maken, maar *F. nitidulus* onmiddellijk loslaten, als ze er een gevangen hebben. Wel raken de bosmieren voortdurend opgewonden en geagiteerd als een *F. nitidulus* mier in de buurt komt. Dit is ook op film vastgelegd door Van Brakel (2009).

Het is daarom moeilijk voor te stellen, dat het tot rustige voedseluitruil komt tussen deze twee, ondanks aanwijzingen daarvoor in de literatuur. Ik heb het nooit kunnen waarnemen, noch in kunstnesten, noch op een nestkoepel in het veld. Bernard (1968) is de enige auteur, die ook geen interactie met de waardmier ziet. Hij veronderstelt, dat ze meesnoepen van prooi, die de waardmieren binnenbrengen.

Nader onderzoek lijkt gewenst.

Het leven van een gastmier in een bosmiernest gaat niet over rozen!

	gynen	mannelijks	werksters
totaal aantal	31	726	92
afgebeten ledematen	7	78	31
percentage afgebeten ledematen	23%	11%	34%

Tabel II.1 Overzicht van afgebeten ledematen bij *F. nitidulus*



Afb. II.3 Geagiteerde *F. polyctena* met opengesperde kaken, rechts *F. nitidulus*
(kunstnest van de schrijver)



Afb. II.4 *F. nitidulus* speelt met vuur door op *F. polyctena* te klimmen!
(C. van Brakel, 2009. Beide afbeeldingen uit film geknipt)

Met het onderzoek van Martin in gedachte, lijkt *F. nitidulus* een onbezorgd leventje te leiden in bosmiernesten. Net als allerlei kevers en vele andere diertjes profiteert hij van de bescherming en voedselgaring door de bosmieren.

Er is echter een ernstige bedreiging aanwezig in de bosmiernesten. Na twee jaar onderzoek constateer ik, dat bij vele gastmieren ledematen ontbraken, met name bij de werksters. Nevenstaande tabel II.1 geeft aan hoe ernstig de situatie is.

Volgens het onderzoek van Martin zou het onwaarschijnlijk zijn, dat de bosmieren de oorzaak zijn.

Veldwaarnemingen van bosmieren, die een gastmier vasthielden heb ik niet gedaan. Vaak raakten ze wel opgewonden en agressief van een *F. nitidulus* in de buurt. Maar deze was altijd handig genoeg en wist door zich even stil te houden en dan snel verder te lopen steeds weer aan de kaken van de bosmieren te ontkomen. Meermalen liepen de bosmieren ook gewoon over hen heen, of langs hen, zonder enige notitie te nemen. In kunstnesten nam ik hetzelfde waar.

Enige jaren terug was het mij wel opgevallen in een kunstnest met een jonge *F. rufa* kolonie en *F. fusca* slaven, dat de laatste fel achter *F. nitidulus* aanjoegen en met succes.

Als de bosmieren niet de schuldigen zijn, die ledematen afbijten, wie dan wel?

Er kunnen meerdere kolonies *F. nitidulus* in één koepel zitten. Voeren deze onderling strijd? Dan zouden gevangene werksters van verschillende koepels en dus van verschillende kolonies ook vijandig tegen elkaar moeten zijn. Vaak heb ik in kunstnesten *F. nitidulus* werksters van verschillende bosmierkoepels bij elkaar gedaan. Nooit is enige schermutseling waargenomen.

Ook de verschillende kortschildkevertjes heb ik in een kunstnest toegevoegd. Deze hadden echter geen enkel contact met de gastmieren.

De enige conclusie die overblijft is, dat toch de bosmieren de schuldigen moeten zijn. Ze raken geagiteerd door *F. nitidulus* in hun omgeving. Met rukkerige bewegingen draaien ze zich om en sperren hun kaken. Incidenteel kunnen ze een gastmier even vastpakken. Kennelijk is dat genoeg om een ledemaat te laten afsterven.

Het is logisch, dat werksters drie keer zo vaak ledematen verliezen als mannetjes. De mannetjes leven hooguit acht maanden als imago, terwijl de werksters jaren oud kunnen worden. Deze zullen dus ook veel meer contacten met de bosmierwerksters in hun leven hebben. (Het aantal verzamelde gynen, 31, is te gering om enige significante waarde aan het percentage mismaakte exemplaren toe te kennen)

Literatuur

- Boer, P.** (2010) Mieren van de Benelux [47-48]
- Mabelis, A.A.** (2007): Moeten mieren worden beschermd? *Ecologie en Ontwikkeling* **15**, 73: 54-58; ook verschenen in FF **8**(1)2007: 8-15
- Martin, S.J., Jenner, E.A., Drijfhout, F.P.** (2007): Chemical deterrent enables a socially parasitic ant to invade multiple hosts. *Proc. R. Soc. B* **274**, 1626: 2717-2722
- Seifert, B.** (2007): Die Ameisen Mittel- und Nordeuropas [230-231]
- Van Hengel, G.R.** (2006): Bosmierenesten in Beerschoten, De Bilt; trendanalyse 1983-2003. *Forum Formicidarum* **6**(2)2005: 8-12
- Busch, T.** (2001): Verbreitung der Gastameise *Formicoxenus nitidulus* (Nyl.) in Mecklenburg-Vorpommern (Nordostdeutschland) sowie bemerkenswerte Beobachtungen. *Ameisenschutz aktuell* **15**, 3: 69-86
- Elgert*, B. & Rosengren, R.** (1977): The guest ant *Formicoxenus nitidulus* follows the sent trail of its woodant host. *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica* **53**:35-38
- Buschinger*, A. & Winter, U.** (1976): Funktionelle Monogynie bei der Gastameise *Formicoxenus nitidulus* Nyl. *Insectes soc.* **23**, 4: 549-558
- Buschinger, A.** (1976): Giftdrüsensekret als Sexualpheromon bei der Gastameise *Formicoxenus nitidulus* (Nyl). *Insectes soc.* **23**,3: 215-226
- Bernard, F.** (1968): Les Fourmis d'Europe occidentale et septentrionale [225]
- Buschinger, A.** (1968): Zur Verbreitung und Lebensweise des tribus Lepto thoracini in Nordbayern. [138-143]
- Donisthorpe*, H.St.J.K.** (1927): British ants, their life-history and classification. 2. Edition, G. Routledge and Sons, London, 436 pp
- Stäger*, R.** (1925): Das Leben der Gastameise (*Formicoxenus nitidulus* Nyl.) in neuer Beleuchtung. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **3**, 2: 452-476
- Stumper*, R.** (1918): *Formicoxenus nitidulus* Nyl. Beitrag. *Biol. Zentralbl.* **38**: 160-179
- Mayr, G.L.** (1861): Die Europäischen Formiciden, [55-56]

* Deze referenties zijn ontleend aan Busch (2001)