

APPRENTISSAGE D'UNE SEQUENCE VISUELLE CHEZ LA
FOURMI *CATAGLYPHIS CURSOR* (HYMENOPTERA :
FORMICIDAE)

Stéphane Chameron¹, Bertrand Schatz², Guy Beugnon¹ & Thomas S.
Collett²

¹Laboratoire Ethologie et Psychologie Animale, UMR-CNRS 5550, Université
P. Sabatier, 31062 Toulouse cedex 4, France, Europe

²Sussex Centre for Neuroscience, School of Biological Sciences, University of Sussex,
Brighton BN1 0QG, UK, Europe

Résumé : La capacité des ouvrières de *Cataglyphis cursor* à mémoriser des repères visuels terrestres le long d'une route donnée est explorée à l'aide d'un labyrinthe. Les fourmis sont entraînées individuellement à traverser un labyrinthe linéaire, constitué de 4 boîtes interconnectées, lors du retour au nid depuis un site alimentaire sucré. Chaque boîte possède une entrée et deux sorties possibles. L'une des sorties est une voie sans issue, alors que l'autre conduit à la boîte suivante. Chaque voie est identifiée par une forme géométrique particulière la surplombant. Les positions relatives de ces formes, et donc des sorties ouvertes et fermées, sont échangées dans chaque boîte entre deux passages successifs d'une même fourmi. Les fourmis se révèlent dans ces conditions capables d'apprendre à traverser le labyrinthe sans avoir recours à une stratégie motrice donnée. Ces fourmis ont non seulement appris à discriminer les repères positifs des négatifs pour chaque boîte, mais elles ont aussi associé, à chaque repère positif, la boîte dans laquelle il est rencontré en situation d'apprentissage. Ainsi quand, par exemple, le repère positif de la boîte 1 (1⁺) est confronté lors de tests au repère positif de la boîte 3 (3⁺), les fourmis préfèrent 1⁺ dans la première boîte, mais choisissent majoritairement 3⁺ en troisième boîte. Nous concluons que les fourmis *Cataglyphis cursor* peuvent discriminer et mémoriser différents repères terrestres, et s'attendre à les rencontrer dans un ordre correct, indépendamment de tout repère externe au labyrinthe, lorsque ceux-ci sont présentés de façon séquentielle lors de l'apprentissage.

Mots-clés : Discrimination de formes, séquences visuelles, apprentissage contextuel, navigation, fourmis, *Cataglyphis cursor*.

Learning of a sequence of visual patterns by the ant *Cataglyphis cursor*
(Hymenoptera: Formicidae)

Abstract: We used a maze to explore the ability of *Cataglyphis cursor* to store multiple visual patterns presented in a fixed sequence. Ants were trained individually to negotiate a linear maze consisting of 4 boxes connected by tunnels and through which an ant travelled from a sucrose feeder back to its nest. Each box had one entrance and two possible exits. One exit led to a blocked tunnel and the other to an open tunnel leading to the entrance of the next box. The open and closed exits in each box were labelled by different solid, black shapes special to that box. Ants learnt to negotiate the maze using the shapes for guidance rather than a fixed motor strategy. Trained ants could not only discriminate positive from negative shapes, but had also learnt which positive shape belonged to which box. For example, when the positive shape appropriate to box 1 (1⁺) was pitted against that appropriate to box 3 (3⁺), ants preferred 1⁺ over 3⁺ in box 1, but chose 3⁺ over 1⁺ in box 3. We conclude that ants can identify individual positive shapes and expect to encounter them in the correct order independently of extra-maze cues.

Keywords: Shape discrimination, visual sequences, context learning, navigation, ants, *Cataglyphis cursor*.

INTRODUCTION

La majorité des hyménoptères suivent des routes familières entre leur nid et des sites alimentaires. Dans de nombreux cas leurs trajets sont guidés par des repères visuels terrestres (Baerends, 1941; Thorpe, 1950; Janzen, 1971; Rosengren, 1971; Heinrich, 1976; Collet et coll., 1992; Wehner, 1992; Thomson et coll., 1997; Wehner et coll., 1996). La complexité, la longueur et la constance de ces routes suggèrent que les insectes pourraient mémoriser plusieurs repères visuels, différant peu les uns des autres, et les utiliser aux endroits appropriés sur la route. S'il est difficile de tester une telle idée sur le terrain, l'utilisation de labyrinthes, au laboratoire, fournit une situation expérimentale contrôlée pour analyser cet aspect de l'apprentissage de routes.

Les fourmis et les abeilles peuvent apprendre à traverser des labyrinthes complexes pour atteindre une source de nourriture (Schneirla, 1929; Weiss, 1953; Zhang et coll., 1996). Les abeilles apprennent alors à distinguer entre des paires de stimuli visuels de différentes catégories (formes et couleurs par exemple), et elles semblent les associer à leur contexte spatial (Collet et coll., 1993; Zhang et coll., 1998). Notre étude porte sur la capacité de la fourmi *Cataglyphis cursor* à apprendre un labyrinthe qui requiert la discrimination de quatre paires de repères visuels, et sur le mode de mémorisation de ces repères.

MATERIEL ET METHODES

Animaux

La fourmi méditerranéenne *Cataglyphis cursor* fourrage individuellement, sans recrutement, sur des distances allant de quelques centimètres à une vingtaine de mètres (Lenoir et coll., 1990). Nous avons récolté une colonie avec reine d'environ 3000 ouvrières dans l'Aude (sud de la France). Cette colonie est ensuite placée dans un nid artificiel assurant obscurité et humidité. La pièce expérimentale est maintenue à 25° C, et illuminée selon une photopériode 12L/12D.

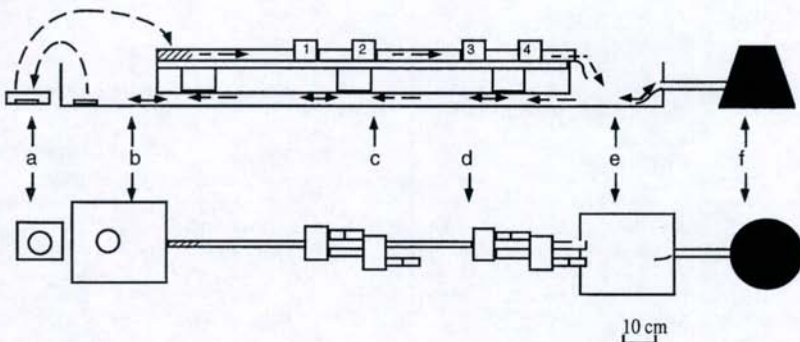


Figure 1. Vue du haut et de côté du dispositif. Les traits pleins indiquent le trafic des fourmis non marquées, les traits hachurés le trajet retour à travers le labyrinthe des fourmis marquées.

Figure 1. Top view and side view of the set-up. Plain lines indicate the traffic of unmarked ants, and dashed ones indicate the paths of marked ants.

Un schéma du dispositif d'apprentissage est présenté figure 1. Le dispositif est réalisé en Perspex transparent. La partie inférieure est un tunnel de 122 cm de long, qui mène les fourmis depuis un vestibule (à la sortie de leur nid) jusqu'à une boîte contenant

un réservoir d'eau sucrée. La partie supérieure constitue le labyrinthe, long lui aussi de 122 cm, à travers lequel les fourmis sont entraînées individuellement à retourner au nid. Il est constitué de 4 boîtes identiques, aux murs recouverts de fluon, et reliées entre elles par des tunnels (Fig. 1a). Chaque boîte possède une entrée et deux sorties, l'une ouverte et l'autre ouverte. Chacune de ces issues est repérée par une forme noire distincte (Fig. 2b).

Les huit formes utilisées sont d'aires égales, et sont imprimées sur papier blanc par imprimante laser. La plus grande dimension (hauteur ou largeur) de chaque forme sous-tend une valeur angulaire comprise entre 14 et 20° depuis l'entrée de la boîte. Des études préliminaires avec un labyrinthe plus simple ont établies que les fourmis ne montrent pas de préférences spontanées pour ces formes (Pastergue-Ruiz et Beugnon, 1994 et données non publiées). Nous désignons les formes repérant les sorties par 1°, 2°, 3° et 4°, et les formes menant aux voies sans issue par 1°, 2°, 3° et 4°. Cette terminologie ne préjuge absolument pas de la façon dont sont traitées les formes menant aux voies bloquées : notre étude ne fournit aucun argument pour savoir si elles revêtent après apprentissage un statut de stimulus négatif ou neutre.

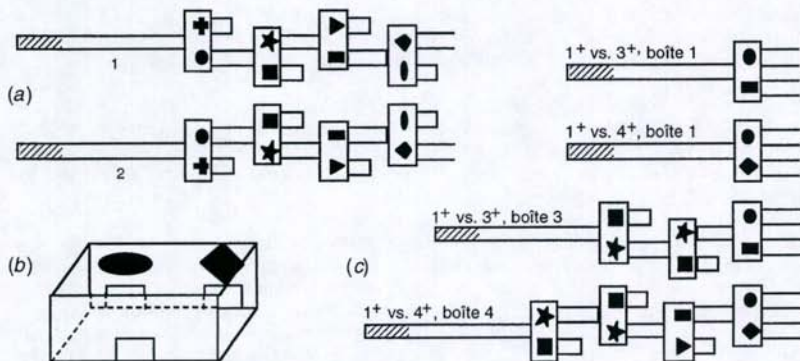


Figure 2. (a) Arrangement des repères visuels pour les deux conditions d'apprentissage (1 et 2). (b) Schéma d'une boîte (longueur: 9 cm, largeur: 6 cm et hauteur: 4 cm) montrant les repères visuels de la quatrième boîte. (c) Arrangement des repères visuels pour les tests confrontant 1° vs. 3° et 1° vs. 4°. La boîte de test est toujours située dans la pièce expérimentale à l'endroit de la quatrième boîte dans les conditions d'apprentissage.

Figure 2. (a) Arrangement of visual patterns for the two training conditions (1 and 2). (b) Diagram of a box (length: 9 cm, width: 6 cm and height: 4 cm) showing the visual patterns belonging to the fourth box (c) Arrangement of visual patterns in tests confronting 1° vs. 3° and 1° vs. 4°. The test box was always located in the normal training position of the fourth box in the experimental room.

Deux indices directionnels forts sont fournis dans la pièce expérimentale : une grande feuille de carton noir sur un côté du labyrinthe, et une lampe de 150 Watt alignée selon l'axe nid-tunnel.

Phase d'apprentissage

Le nid est connecté au tunnel une semaine avant l'expérience pour habituer les ouvrières à exploiter la source sucrée. Une fois par semaine, des criquets sont fournis dans le vestibule. Durant l'expérience, l'accès au site sucré est restreint à la période d'observation quotidienne, de 8h30 à 16h30, qui couvre la phase d'activité maximale observée sur le terrain. L'expérience s'est déroulée sur 50 jours consécutifs, du 23 février

au 13 avril 1998, et 15 jours consécutifs du 1 au 15 juillet - totalisant 520 heures d'observation.

Après la semaine de familiarisation au dispositif, des ouvrières sont prélevées au site sucré et marquées individuellement par des tâches colorées sur le thorax ou l'abdomen. Une fois marquée, une ouvrière ne rentre plus au nid que par la partie supérieure du dispositif - le labyrinthe. Pour cela le site sucré est inspecté fréquemment, et toutes les fourmis marquées y sont prélevées et déposées dans une boîte d'attente contenant un réservoir d'eau sucré similaire. Après une période d'attente (de 5 minutes à 1 heure), ces fourmis sont déposées individuellement dans le labyrinthe et leur trajet retour enregistré. En moyenne, chaque fourmi marquée réalise de 3 à 10 trajets quotidiens.

Nous avons élaboré des critères d'élimination pour les fourmis au temps de trajet trop important. Les fourmis sont retirées du labyrinthe si elles n'entrent pas dans la première boîte en 10 minutes, si elles n'atteignent pas la sortie en 30 minutes, ou si elles s'immobilisent plus de 5 minutes. Elles sont alors déposées dans le vestibule. Si une même fourmi échoue sur deux trajets consécutifs, elle est alors placée en boîte d'attente jusqu'à la fin de la période d'observation, puis déposée au vestibule. Si elle échoue à nouveau lors du trajet suivant, elle n'est plus prise en compte dans l'expérience.

11 des 56 fourmis marquées ont été éliminées de cette façon. Sur ces 11 fourmis, 8 sont mortes le lendemain de leur élimination. Les 3 autres sont mortes dans les 4 jours suivants. Parmi les 10 autres fourmis marquées mortes durant l'expérience, 3 avaient échoué une fois, et 3 deux fois. Il semble donc que la majorité des fourmis éliminées du labyrinthe le furent pour des problèmes de santé.

Pour éviter que les fourmis ne développent une préférence motrice dans chaque boîte, les positions relatives des repères positifs et négatifs sont inversées entre les deux conditions expérimentales (Fig. 2a) qui sont successivement présentées d'un trajet à l'autre à chaque fourmi. Cette procédure donne aux fourmis la possibilité de traverser le labyrinthe en n'apprenant que la première paire de repères, en boîte 1, puis en alternant d'un côté à l'autre le choix des issues dans chaque boîte. Des tests ont montré que les fourmis n'adoptent pas cette stratégie.

Les fourmis du genre *Cataglyphis* n'utilisent pas de pistes chimiques (Harkness, 1977), et ne réalisent des dépôts olfactifs qu'à proximité immédiate du nid (Mayade et coll., 1993). Néanmoins, nous avons souhaité exclure toute possibilité pour les fourmis de traverser le labyrinthe à l'aide d'indices olfactifs. Par conséquent, nous avons fait en sorte que les deux sorties de chaque boîte et les tunnels soient utilisés de façon égale, de telle façon que les indices olfactifs potentiels soient répartis de manière homogène dans le labyrinthe. Quand un tunnel est ouvert, l'autre est bloqué par une porte coulissante à 5 cm de la sortie (Fig. 1a). Lors de l'essai suivant, le tunnel précédemment ouvert est fermé et associé à la forme négative, le tunnel précédemment fermé est ouvert et associé à la forme positive.

Notre critère d'apprentissage consiste à réaliser deux trajets successifs sans erreur, c'est à dire sans jamais s'engager dans un tunnel bloqué. Une fois ce critère atteint, la fourmi subit un test où elle rencontre un arrangement inhabituel de formes. Après chaque test, la procédure d'apprentissage reprend jusqu'à ce que la fourmi atteigne à nouveau le critère et subisse un autre test. Chaque fourmi effectue un maximum de deux essais pour chaque catégorie de tests.

Tests

La principale question posée par les tests est de savoir si les fourmis associent les formes à leur boîte respective. En termes expérimentaux, les fourmis préfèrent-elles 1⁺ à 3⁺ en boîte 1, et 3⁺ à 1⁺ en boîte 3. Similairement, 1⁺ est-il préféré à 4⁺ en boîte 1, et 4⁺ à 1⁺ en boîte 4?

Pour contrer l'influence des indices extra-labyrinthiques lors des tests, les quatre catégories de tests sont conduites à la position de la quatrième boîte du labyrinthe, avec les deux issues ouvertes. Quand cette boîte joue le rôle de la boîte 1, les boîtes 1 à 3 sont retirées, et le long tunnel connecté directement à celle-ci (Fig. 2c). Quand elle représente la boîte 3, seule une des boîtes intermédiaires est retirée.

Nous avons évité que les fourmis ne rencontrent l'une des formes testées (1⁺, 2⁺, ou 4⁺) avant d'arriver dans la boîte test, au cas où cela ait une incidence sur les choix ultérieurs. Par conséquent, nous avons utilisé lors des tests en boîte 3 et 4 la configuration 2⁺ vs. 2⁻ à la fois en boîtes 1 et 2 (Fig. 2c).

Enfin, nous devons nous assurer que les choix des fourmis ne sont pas influencés par l'alternance motrice droite-gauche rencontrée durant la phase d'apprentissage. Aussi, pour les tests en première boîte, 1⁺ est certaines fois du même côté que lors du trajet précédent, et certaines fois sur le côté opposé. De façon similaire, pour la moitié des tests en boîtes 3 et 4, 3⁺ et 4⁺ étaient du même côté que le stimulus positif de la boîte précédente, et pour l'autre moitié ils étaient à la position inverse. Nous appelons un test où le stimulus positif est à la position prévue par la procédure d'apprentissage un test *normal*, et les autres tests des tests *inversés*. Les choix des fourmis en boîtes 3 et 4 ne sont pas comptabilisés si les fourmis ont fait des erreurs dans la boîte précédant le test, mais de telles erreurs sont rares (Fig. 3c, 3d).

Une question subsidiaire consiste à savoir si les fourmis peuvent discriminer une forme positive d'une négative à une position inhabituelle dans la séquence. Nous abordons cette question de deux façons. D'abord, nous confrontons 3⁺ et 3⁻ en boîte 1 lors de tests. Ensuite, nous analysons les choix pour 2⁺ et 2⁻ dans la première et la seconde boîte, lors des tests réalisés en boîtes 3 et 4.

La signification statistique de tous les choix a été estimée à l'aide du test du χ^2 avec correction de Yates pour la continuité, en traitant chaque choix comme indépendant.

RESULTATS

La question majeure de cette étude est de savoir si les fourmis associent les formes positives avec leur position relative dans la séquence. Les résultats de deux séries de tests démontrent qu'elles le font.

Quand les fourmis sont confrontées aux formes 1⁺ et 4⁺ en boîte 1, elles préfèrent 1⁺ à 4⁺. Mais confrontées au même choix en boîte 4, elles préfèrent 4⁺ à 1⁺ (Fig. 3a). De même, les fourmis choisissent 1⁺ plutôt que 3⁺ en boîte 1, mais préfèrent 3⁺ à 1⁺ en boîte 3 (Fig. 3b). Ces résultats montrent que les choix des fourmis sont fortement influencés par le contexte. Elles préfèrent la forme qui est habituellement rencontrée dans la boîte de test.

Chose importante, les proportions des choix en conditions normales et inversées sont identiques (Fig. 3a, 3b et 3c). Si on cumule les tests en boîtes 3 et 4, la forme préférée est choisie dans 83% des cas pour les tests normaux et dans 81% des cas pour les tests inversés. De la même façon, pour les tests en boîte 1, la forme préférée est choisie dans 90% des tests normaux et 83% des tests inversés. Les résultats ne sont donc pas biaisés par la procédure d'alternance utilisée lors de l'apprentissage, démontrant ainsi que le choix des formes durant les tests n'est pas influencé par une stratégie motrice.

Les choix des fourmis montrent aussi que les formes sont reconnues dans des contextes inhabituels. Ainsi 3⁺ est préféré à 3⁻ en boîte 1, où il n'est pas rencontré habituellement, aussi bien qu'en boîte 3 (Fig. 3c). Nous avons aussi analysé la préférence pour 2⁺ contre 2⁻, durant les tests où ces formes sont présentes à la fois en boîtes 1 et 2. 2⁺ est préféré à 2⁻ en boîtes 1 tout comme en boîte 2 (Fig. 3d), bien que les formes aient alors déjà été rencontrées en boîte 1. Ainsi, la répétition ne change pas significativement les choix des fourmis.

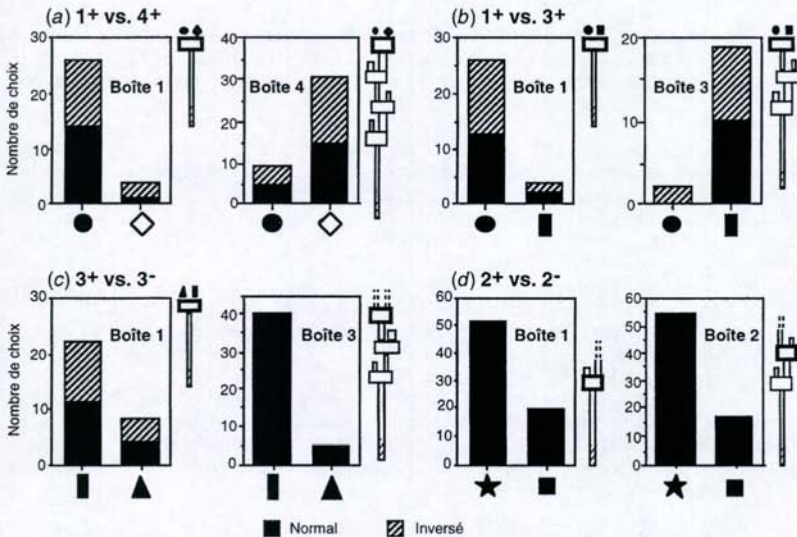


Figure 3. Choix des repères visuels. (a) Confrontations 1⁺ vs. 4⁺: les fourmis préfèrent le cercle (1⁺) au losange (4⁺) en boîte 1 ($\chi^2_{(1)}=7,70$, $P < 0,01$, tests sur 19 fourmis) et le losange au cercle en boîte 4 ($\chi^2_{(1)}=5,41$, $P < 0,03$, 20 fourmis). (b) Confrontations 1⁺ vs. 3⁺: les fourmis préfèrent le cercle au rectangle (3⁺) en boîte 1 ($\chi^2_{(1)}=7,70$, $P < 0,01$, 21 fourmis) et le rectangle au cercle en boîte 3 ($\chi^2_{(1)}=6,41$, $P < 0,03$, 14 fourmis). (c) Confrontations 3⁺ vs. 3⁻: les fourmis préfèrent le rectangle au triangle (3⁻) en boîte 1 ($\chi^2_{(1)}=5,41$, $P < 0,03$, 25 fourmis) et en boîte 3 ($\chi^2_{(1)}=14,26$, $P < 0,001$, 21 fourmis). (d) Confrontations 2⁺ vs. 2⁻: les fourmis préfèrent l'étoile (2⁺) au carré (2⁻) en boîte 1 ($\chi^2_{(1)}=6,78$, $P < 0,01$, 27 fourmis) et en boîte 2 ($\chi^2_{(1)}=9,99$, $P < 0,003$, 27 fourmis).

Figure 3. Choice of visual pattern. (a) Test 1⁺ vs. 4⁺: Ants chose the circle (1⁺) over the diamond (4⁺) in box 1 ($\chi^2_{(1)}=7.70$, $P < .01$, tests on 19 ants) and the diamond over the circle in box 4 ($\chi^2_{(1)}=5.41$, $P < .03$, 20 ants). (b) Test 1⁺ vs. 3⁺: Ants chose the circle over the rectangle (3⁺) in box 1 ($\chi^2_{(1)}=7.70$, $P < .01$, 21 ants) and the rectangle over the circle in box 3 ($\chi^2_{(1)}=6.41$, $P < .03$, 14 ants). (c) Tests 3⁺ vs. 3⁻: Ants chose the rectangle over the triangle (3⁻) in box 1 ($\chi^2_{(1)}=5.41$, $P < .03$, 25 ants) and box 3 ($\chi^2_{(1)}=14.26$, $P < .001$, 21 ants). (d) Tests 2⁺ vs. 2⁻: Ants chose the star (2⁺) over the square (2⁻) in box 1 ($\chi^2_{(1)}=6.78$, $P < .01$, 27 ants) and box 2 ($\chi^2_{(1)}=9.99$, $P < .003$, 27 ants).

DISCUSSION

Les résultats présentés ici démontrent le potentiel du labyrinthe comme méthodologie pour étudier la reconnaissance de formes. Quand les fourmis sont forcées de rencontrer une séquence de quatre formes, elles les associent avec leur position dans la séquence, même si cette association n'est pas nécessaire pour traverser le labyrinthe. La

sensibilité des fourmis au contexte a révélé qu'elles pouvaient discriminer différentes formes positives - un résultat difficile à obtenir autrement.

Les fourmis ont rencontré un total de huit formes. Les résultats montrent formellement que 2* est discriminé de 2', 3* de 3', 1* de 3*, et 1* de 4* (Fig. 3). Le fait que ces fourmis puissent successivement traverser le labyrinthe sans erreur, dans deux configurations différentes, et que les préférences ne soient pas influencées par la procédure d'alternance durant l'apprentissage, indique que les fourmis discriminent aussi 1* de 1' et 4* de 4'. Ainsi, en toute vraisemblance, *Cataglyphis cursor* peut identifier individuellement les quatre formes positives. Ces résultats renforcent les suggestions d'études plus naturalistes sur le suivi de routes, selon lesquelles les Hyménoptères peuvent stocker un grand nombre de repères visuels. Bien que le rappel soit fortement influencé par le contexte, les repères sont reconnaissables en dehors de la séquence (voir aussi Zhang et coll., 1998).

Il est crucial pour la navigation que les repères visuels soit rappelés aux endroits adéquats le long d'une route. Lier la reconnaissance au contexte, de telle façon qu'une fourmi arrivant à un endroit s'attend à voir une forme donnée, aide à assurer ceci. Cela permet par exemple à un repère d'être utilisé quand il est vu depuis une distance différente de l'endroit où il a été mémorisé. L'apprentissage et l'identification de repères similaires est aussi simplifiée en reliant ceux-ci à un contexte qui fournit des indices supplémentaires, indépendants du panorama local. Dans notre étude, les fourmis ont appris la position de chaque forme selon qu'elle soit au début, au milieu, ou à la fin de la séquence, et ce sans l'aide de stratégie motrice.

Quelle information contextuelle les fourmis associent-elles aux repères positifs pour les reconnaître dans une séquence correcte? Dans nos expériences, les informations extralabyrinthiques sont rendues inefficaces ; l'information contextuelle doit donc provenir des événements précédents dans la séquence, et être internalisée par les animaux. Il peut alors s'agir des repère(s) visuel(s) précédent(s) (Zhang et coll., 1998), du nombre de boîtes rencontrées (Chittka and Geiger, 1995), de la distance parcourue, ou d'une combinaison de ces trois indices.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été financée par le MENESR pour S.C. et I.P.-R., la Commission Européenne (programme TMR) pour B.S. et T.S.C., le programme Cogniscience du CNRS pour G.B., le BBSRC et le programme Human Frontier Science pour T.S.C.

REFERENCES

- Baerends G.P., 1941. Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe *Ammophila campestris*. *Jur. Tijdschr. Ent.* 84 : 81-275.
- Chittka L. and K. Geiger, 1995. Can honey bees count landmarks? *Anim. Behav.* 49 : 159-164.
- Collett T. S., E. Dillmann, A. Giger and R. Wehner, 1992. Visual landmarks and route following in desert ants. *J. Comp. Physiol. A* 170 : 435-442.
- Collett T. S., S.N. Fry and R. Wehner 1993. Sequence learning by honeybees. *J. Comp. Physiol. A* 172 : 693-706.
- Harkness R.D., 1977. Quantitative observation on the foraging of nests of an ant (*Cataglyphis bicolor* F.) in Greece. *Acta Entomol. Jug.* 13 : 21-33.
- Heinrich B., 1976. Foraging specialisations of individual bumble bees. *Ecol. Monogr.* 46 : 105-128.
- Janzen D. H., 1971. Euglossine bees as long distance pollinators of tropical plants. *Science N.Y.* 171 : 203-205.

- Lenoir A., E. Nowbahari, L. Querard, N. Pondicq and C. Delalande, 1990. Habitat exploitation and intercolonial relationships in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera : Formicidae). *Acta Oecologica* 11 : 3-18.
- Mayade S., M.-C. Cammaerts and J.-P. Suzzoni, 1993. Home-range marking and territorial marking in *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). *Behav. Proc.* 30 : 131-142.
- Pastergue-Ruiz I. and G. Beugnon, 1994. Spatial sequential memory in the ant *Cataglyphis cursor*. In *Les Insectes Sociaux* (ed. A. Lenoir, G. Arnold and Lepage M.), p. 490. Paris : Publ. Univ. Paris-Nord.
- Rosengren R., 1971. Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Zool. Fenn.* 133 : 1-106.
- Schneirla T. C., 1929. Learning and orientation in ants. *Comp. Psychol. Mono.* 6 : 1-143.
- Thomson J.D., M. Slatkin and B.A. Thomson, 1997. Trapline foraging by bumblebees. II. Definition and detection from sequence data. *Behav. Ecol.* 8 : 199-210.
- Thorpe W. H., 1950. A note on detour experiment with *Ammophila pubescens* Curt. (Hymenoptera ; Sphecidae). *Behaviour* 13 : 257-263.
- Wehner R., 1992. Arthropods. In *Animal homing* (ed. F. Papi), pp. 45-144. London : Chapman and Hall.
- Wehner R., B. Michel and P. Antonsen, 1996. Visual navigation in insects : coupling of egocentric and geocentric information. *J. Exp. Biol.* 199 : 129-140.
- Weiss K., 1953. Versuche mit Bienen und Wespen in farbigen Labyrinth. *Zeit. Tierpsych.* 10 : 29-44.
- Zhang S. W., K. Bartsch and M. V. Srinivasan, 1996. Maze learning by honeybees. *Neurobiol. Learn. Memory* 66 : 267-282.
- Zhang S. W., M. Lehrer and M. V. Srinivasan, 1998. Stimulus-conditioned sequence learning in honeybees. In *Proceedings of the 26th Goettingen Neurobiology Conference 1998* (ed. N. Elsner and R. Wehner), Volume II, p. 519. Stuttgart : Georg Thieme Verlag.