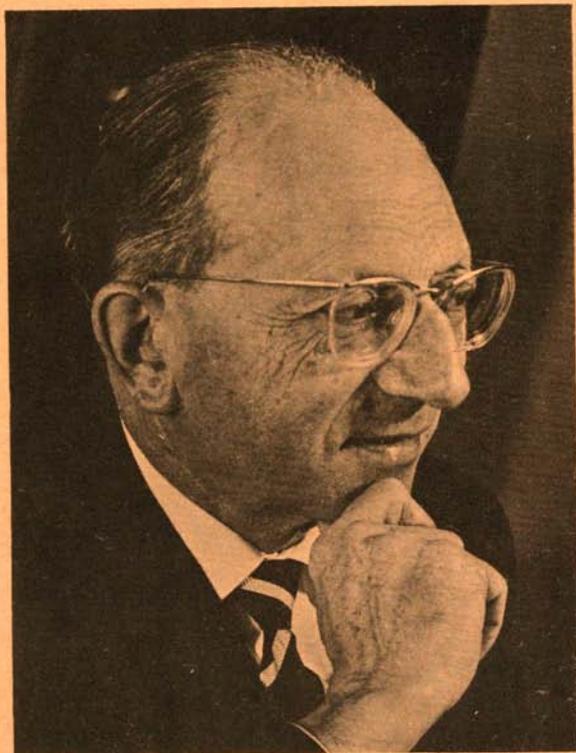


ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Edités par l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux
Section française

VOL.3 -COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL ,

VAISON LA ROMAINE 12-14 Sept. 1985



(photo A.DEVEZ)

Pierre-Paul GRASSÉ

Actes Coll. Insectes Sociaux, 3 : 243-259 (1986)

RETOUR AU NID ET MECANISMES D'ORIENTATION
CHEZ LES OUVRIERES DE LA FOURMI ROUSSE DES BOIS
SUR L'AIRE D'AFFOURAGEMENT D'UNE COLONIE POLYCALIQUE

par

V. FOURCASSIE

*Unité Associée au C.N.R.S. n° 664
Laboratoire de Neuroéthologie
Université Paul Sabatier
31062 Toulouse (France)*

Résumé: Des groupes d'ouvrières d'origine diverses (nids, pistes) ont été lâchées à différents emplacements du territoire d'une colonie polycalique. Les directions moyennes de fuite obtenues sont comparées à la direction du nid dont elles sont originaires.

Pour chacun de ces emplacements, des fourmis étrangères au site et considérées comme témoin furent systématiquement dans une direction géographique S.O. Pour les ouvrières fréquentant le site expérimental les résultats diffèrent en fonction du nid d'appartenance. Lorsque celui-ci est entouré de nombreux repères terrestres potentiels, les fourmis s'enfuient alors de façon significative dans sa direction. Les repères pourraient faciliter la mémorisation de la configuration de l'environnement qui entoure le nid. Les expériences effectuées avec des fourmis se déplaçant sur les pistes suggèrent que les ouvrières utilisent plutôt un repérage de type visuel sur les objets terrestres lorsque cela est possible, plutôt qu'un autre type de repérage, astronomique ou chimique par exemple.

Une étude préliminaire des mécanismes d'orientation mis en jeu lors du retour au nid, menée au niveau individuel, met en évidence l'existence de différences interindividuelles dans l'utilisation possible de ces mécanismes. Certains individus peuvent utiliser des repères astronomiques (position du soleil ou direction de la lumière polarisée). Il est suggéré, avec d'autres auteurs, que les différences observées

seraient liées à l'âge et/ou à l'expérience antérieure de l'individu.

Les résultats obtenus sont discutés dans une perspective écoéthologique.

Mots-clés: *Formicidae*, *Formica*, orientation, écoéthologie.

Summary: Homing performance and orientation mechanisms of the workers of the red wood ant on the foraging area of a polycaelic colony.

Workers of varied origins (nests, trails) have been released at different places on the territory of a polycaelic colony. The mean homing directions are compared to the direction of the nest from which the individuals are originating.

For each release point, ants collected on a foreign nest not belonging to the supercolony and thus considered as control flee systematically southwestwards. Experiments carried out with workers belonging to the supercolony and frequenting the experimental site show different results according to the nest of origin. When the mound is surrounded by numerous potential terrestrial cues, the ants flee significantly in its direction. The memorization of the configuration of the nest whereabouts could be facilitated by these cues. Experiments with ants captured on the trails as they were moving from a nest to another, suggest that workers orient preferentially to terrestrial rather to astronomical or chemical cues.

A preliminary study of the orientation mechanisms involved in the homing lay down individual differences in the possible use of these mechanisms. Some individuals orient to astronomical cues (sun's position or polarization pattern of the sky). It is suggested with others authors that the observed differences could be related to the age and/or the earlier experience of the individuals. The results are discussed from an ecoethological point of view.

Key-words: *Formicidae*, *Formica*, orientation, ecoethology.

INTRODUCTION

Le problème du retour au nid chez la fourmi intéresse depuis longtemps les myrmécologues (BRUN, 1914; CORNETZ, 1914; SANISCHI, 1913) et fait l'objet dans certains cas de recherches approfondies (WEHNER, 1972 sur *Cataglyphis bicolor*). Le genre *Formica* se prête tout particulièrement à ce type d'étude. Il regroupe en effet des espèces dont les ouvrières

semblent disposer de mécanismes d'orientation à modalités multiples. Au cours des activités extérieures, celles-ci se déplacent soit sur des pistes bien nettes partant du nid, soit de façon isolée sur l'aire d'affouragement. Il est probable qu'elles utilisent alors plusieurs types de repères simultanément (SCNEIKLA, 1953).

Les ouvrières de Formica polyctena sont capables de suivre une piste artificielle tracée à l'aide du contenu de l'ampoule rectale prélevé sur plusieurs individus (HORSTMANN, 1976; HENQUELL, 1976). Les fourrageuses des espèces Formica rufa et Formica aquilonia se guident sur les repères terrestres de l'environnement (JANDER, 1957; ROSENGREN, 1971). Elles possèdent en effet des yeux composés comportant un grand nombre d'ommatidies, ce qui leur permet d'avoir une bonne vision des formes (VOSS, 1967).

En l'absence de repères terrestres les ouvrières s'orientent soit par rapport à l'astre solaire, soit lorsque celui-ci est absent par rapport à la direction de la lumière polarisée (JANDER, 1957; ROSENGREN, 1971). Au cours de leurs déplacements nocturnes, il semble qu'elles puissent également utiliser la lune (JANDER, 1957). Cependant ROSENGREN (1971) observe que la fidélité à la piste est conservée la nuit même par temps couvert. La déclivité du terrain pourrait alors offrir un indice supplémentaire au repérage spatial (MARKL, 1964 chez Formica polyctena). Il semblerait enfin que dans l'obscurité complète une orientation de type kinesthésique basée sur les informations proprioceptives perçues lors des trajets précédents puisse intervenir (COSENS & TOUSSAINT, 1985). Ces informations permettent à la fourmi d'intégrer les directions des différentes parties du trajet ("Vektorintegration" SCHÖNE, 1983; "dead reckoning strategy" WEHNER, 1983). Les ouvrières évalueraient également les longueurs des portions de trajet par des procédés qui restent encore inconnus.

La plupart de ces recherches ont été menées soit en laboratoire, soit dans des conditions semi-naturelles, l'animal se déplaçant sur un territoire dont les limites sont fixées par l'expérimentateur. Notre travail constitue une approche écoéthologique du problème de l'orientation chez la fourmi rousse des bois. Le retour au nid est étudié dans l'environnement naturel de l'animal et les résultats sont reliés d'une part aux caractéristiques structurales du milieu, d'autre part aux conditions météorologiques régnant au cours des expériences.

Dans un premier temps nous avons examiné, pour différents sites d'origine des fourmis (nids, pistes), les performances dans le retour au nid lorsque les ouvrières sont lâchées à divers emplacements de

leur territoire. Puis, au cours d'une recherche préliminaire, les mécanismes d'orientation mis en jeu lors du retour au nid ont été étudiés, ainsi que les différences interindividuelles qui pouvaient apparaître dans l'utilisation de ces mécanismes.

MATERIEL ET METHODES

1) Description du site expérimental et de la colonie d'étude (Fig. 2)

Le site expérimental se trouve dans les Hautes Pyrénées, à une altitude de 1600 mètres. La colonie polycalique qui a fait l'objet de nos recherches se situe dans une vaste clairière s'étirant en pente descendante suivant l'axe Sud-Nord au milieu d'une forêt de conifères. Elle est traversée suivant ce même axe par un cours d'eau qui forme un méandre dans sa partie inférieure. C'est à ce niveau que se situe le nid principal de la colonie polycalique, sur la rive gauche du ruisseau, au pied d'un bosquet d'arbres. Sept autres nids se trouvent disséminés à une centaine de mètres de là, sur la lisière occidentale de la clairière. Un seul nid (N2) se situe sur la rive droite à laquelle les fourmis accèdent grâce à un aulne couché en travers du ruisseau et qui fait office de pont.

Trois raisons nous portent à dire que le nid N1 est un des nids principaux, sinon le nid principal de la supercolonie:

- il s'agit du nid le plus gros en volume
- c'est le nid où on observe le plus d'activité
- de ce nid partent des pistes de fourrage nombreuses qui vont soit vers des arbres (alimentation glucidique), soit vers des aires de récolte d'insectes (alimentation protidique).

Les nids sont reliés entre eux par des pistes souvent bien nettes. Le tracé des pistes est resté stable entre les années 1984 et 1985, avec cependant des fortes variations dans la fréquentation. La saison d'activité s'étale entre le mois de Mai et le mois de Novembre. Pendant cette période l'activité est essentiellement diurne en raison des basses températures et de l'humidité élevée à cette altitude.

2) Méthodes

Nous avons utilisé la méthode des déplacements passifs qui est une méthode classique dans les travaux sur l'orientation appliquée aussi bien aux insectes (BEUGNON, 1983) qu'aux petits mammifères (JAMMON, 1982). L'animal est prélevé en un lieu donné et est transporté passivement dans l'obscurité jusqu'à un site de lâcher fixe par l'expérimentateur ou il est libéré sur une plate-forme horizontale à environ 40cm du sol. Deux dispositifs expérimentaux ont été utilisés suivant que les fourmis sont lâchées en groupe ou bien individuellement.

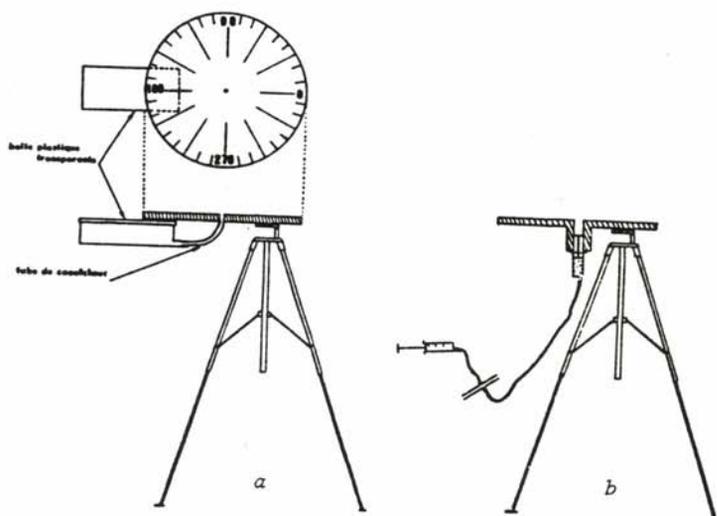


Figure 1: Dispositifs expérimentaux a) Lâcher groupé
b) Lâcher individuel

a) Lâcher en groupe (Fig. 1a)

Les ouvrières sont capturées puis enfermées dans une boîte en plastique transparente qui est fixée sous la plate-forme; la boîte est reliée au centre de cette dernière par un tuyau de caoutchouc. Afin d'éviter tout repérage chimique, la surface de la plate-forme est, avant chaque expérience, recouverte par un peu de litière prélevée sur le dôme dont la fourm est originaire, la totalité de la surface étant ainsi marquée par l'odeur de la colonie. Pour chaque lâcher les directions de fuite de 25 à 100 fourmis ont été notées.

b) Lâcher individuel (Fig. 1b)

L'individu est placé au centre de la plate-forme sur un piston actionné à distance par l'opérateur. Dix essais sont effectués par individu. Un temps de latence de 30 s maximum est accordé aux individus pour chaque essai.

Ces deux dispositifs permettent de relever des directions initiales de fuite et de les mettre en corrélation avec certaines zones de l'environnement. Pour chaque expérience, les statistiques circulaires de BATSCHLET (1981) ont été appliquées pour calculer un vecteur moyen dont la valeur angulaire (0° à l'est, sens antihoraire) indique la direction moyenne de fuite, et dont la longueur, comprise entre 0 et 1 est fonction de la concentration de la distribution autour de cette direction moyenne. Le test de Rayleigh permet de tester la signification de cette direction. Le V-test précise l'existence d'une différence entre la

direction moyenne observée et une direction théorique donnée, dans notre cas le nid.
Toutes les expériences se sont déroulées entre 8h et 18h T.U.

RESULTATS

1) Performances dans l'orientation initiale du trajet de retour au nid

Toutes les expériences exposées dans cette partie ont été effectuées par la méthode des lâchers groupes, par un temps clair et un ciel relativement dégagé.

Nous nous sommes tout d'abord demandé si, pour chaque site de lâcher, les fourmis ne manifestaient pas une préférence spontanée pour certaines parties de l'environnement ceci étant uniquement du aux caractéristiques intrinsèques de ces zones (hauteur anulaire, réflectance, etc ...). Nous avons donc procédé à des lâchers d'ouvrières provenant d'un nid situé à la lisière occidentale de la clairière et n'appartenant pas à la colonie polycalique.

La Fig. 2 présente les résultats. Les distributions des directions de fuite sont significativement orientées dans une direction S.O.. C'est à dire dans le sens ascendant de la pente et vers la masse montagneuse située du Sud à l'Ouest et dont les sommets culminent à 2000 mètres. Il y a donc une préférence spontanée pour cette direction.

L'expérience a été répétée avec des fourmis prélevées directement sur le dôme du nid N1. Lorsque le site de lâcher se trouve sur la rive gauche, de façon générale, les directions initiales du trajet de retour sont significativement dirigées vers le nid. Sur la rive droite cette bonne performance n'est pas conservée au delà d'une dizaine de mètres (Fig. 3), les fourmis empruntent alors une direction Sud se rapprochant de la direction S.O. que l'on observait précédemment avec des fourmis étrangères au site.

Lorsque les ouvrières sont prélevées sur le dôme du nid N2, pour un point de lâcher sur sept seulement, les directions de fuite ne sont pas dirigées vers le nid, même lorsque celui-ci est proche (Fig. 3).

Enfin une dernière expérience a été effectuée avec des fourmis capturées sur les pistes. Pour les pistes reliant N1 à N2 et N1 à N3, les ouvrières fuient vers le nid N1, quel que soit le sens dans lequel elles circulaient avant capture, et que le point de lâcher se trouve sur les pistes ou à quelques mètres de celles-ci. En ce qui concerne la piste N3--N4 les résultats sont moins significatifs, mais il semble qu'une tendance se manifeste pour la direction du nid N4 (Fig. 4 et 5).

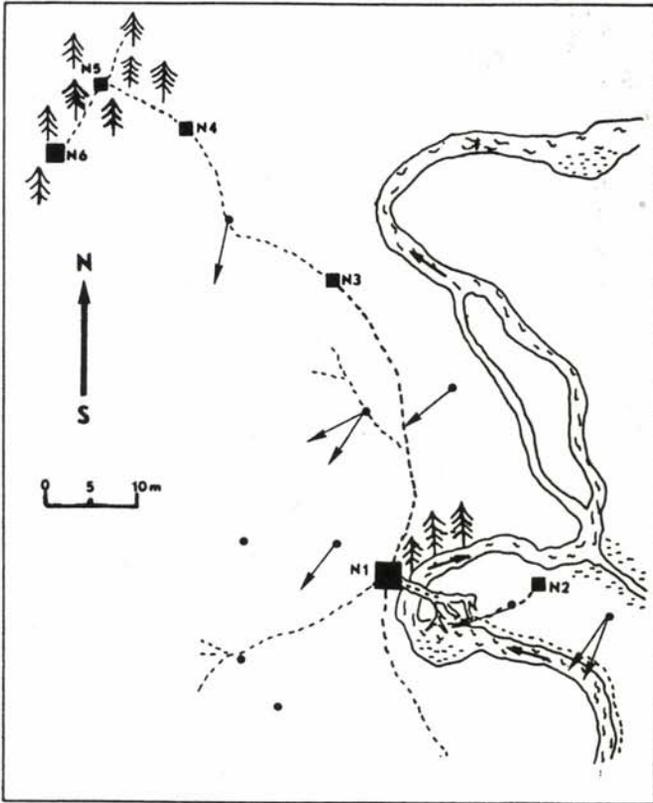


Fig 2: Lâchers effectués avec des fourmis étrangères au site
 Point de lâcher: ■ Nid; --- Pistes; les flèches indiquent les directions moyennes de fuite des animaux.
 Leur longueur est liée au seuil de signification indiqué par le test de Rayleigh: \rightarrow p=5% \rightarrow p=2%
 \rightarrow p=1% \rightarrow p<.1%

2) Mécanismes d'orientation

a) Fourmis capturées sur le dôme (Fig. 6)

Des fourmis prélevées sur le dôme du nid N1 sont lâchées à l'emplacement 4 (Fig. 4) par la

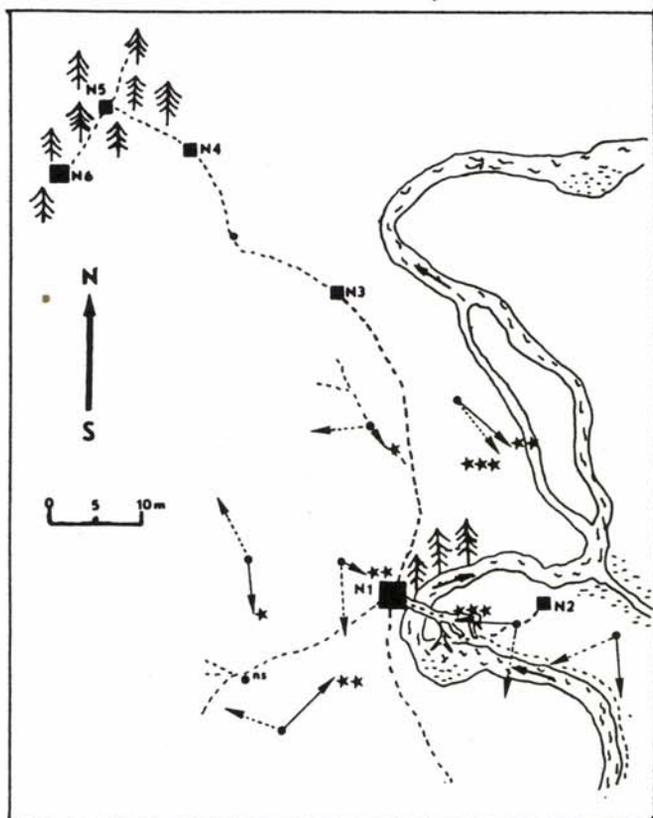


Fig 3: Flèches pleines : fourmis en provenance de N1
 Flèches pointillées: fourmis en provenance de N2
 Le nombre d'étoiles indique le seuil de signification
 donné par le V-test avec Direction Théorique de Fuite
 =direction du nid d'origine.
 * $p=5\%$ ** $p=1\%$ *** $p<.1\%$ n.s.= non significatif
 (Autres notations voir Fig. 2)

méthode des lâchers groupés. Dans l'expérience A (Fig. 6) l'environnement reste visible: les fourmis s'orientent de façon significative vers leur nid. Dans l'expérience B (Fig. 6) un cache de 20cm de haut est disposé à la périphérie de la plate-forme de façon à masquer tout repère terrestre éventuel. On obtient une distribution uniforme qui dénote l'absence d'une direction de fuite commune à tous les individus.

Ces deux expériences sont répétées en pratiquant cette fois des lâchers individuels.

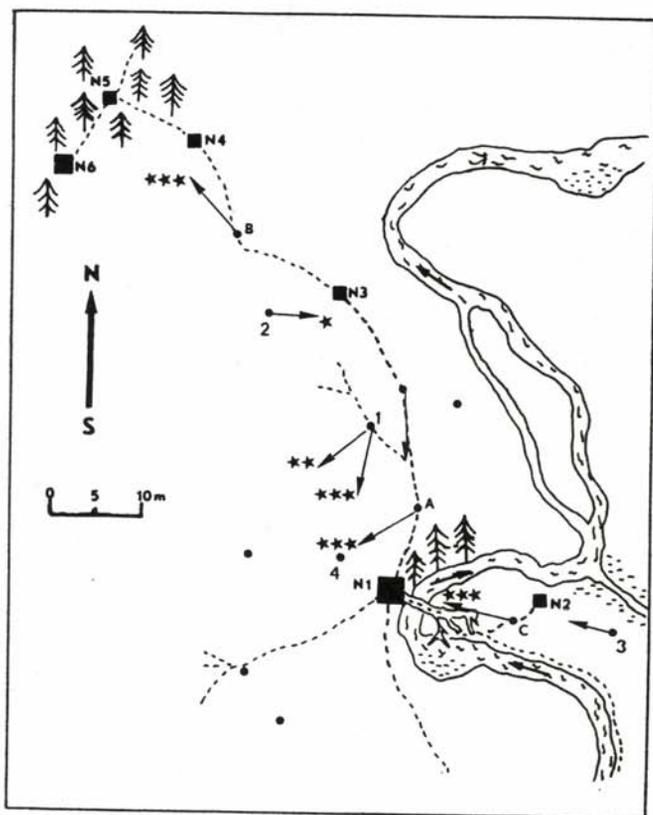


Fig 4: Fourmis circulant sur les pistes inter-nids dans le sens N1→N3, N3→N4, N1→N2.
 Remarque: emplacement 1 → ouvrières capturées en A
 emplacement 2 → ouvrières capturées en B
 emplacement 3 → ouvrières capturées en C
 (Autres notations voir Fig. 2)

En l'absence de cache (Exp H - Fig. 6) deux fourmis sur cinq ont des directions moyennes de fuite significatives (tableau 1) et parmi celles-ci une seule s'oriente dans la direction du nid N1. Lorsque l'environnement est masqué (Exp B - Fig. 6) aucun individu ne maintient de direction particulière.

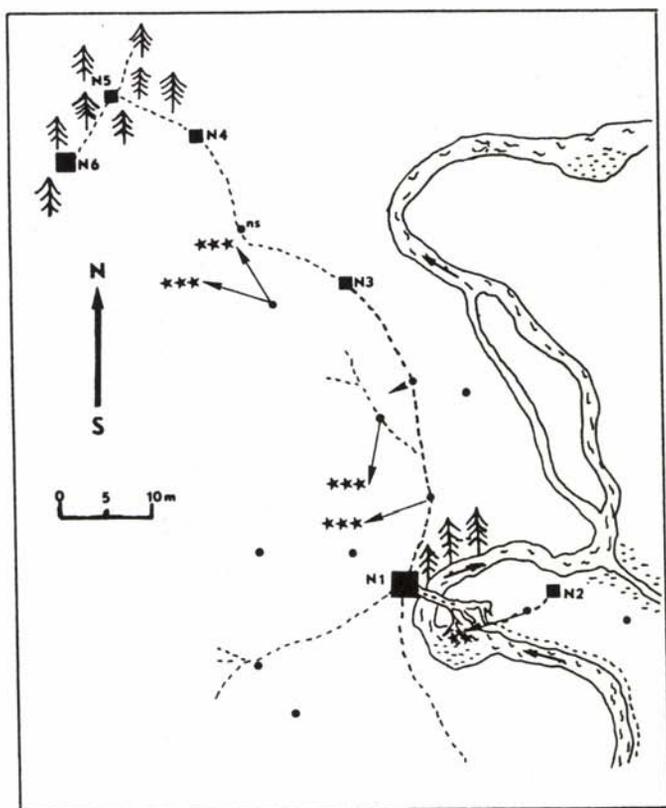


Fig 5: Fourmis circulant sur les pistes inter-nids dans le sens $N3 \rightarrow N1$, $N4 \rightarrow N3$, $N2 \rightarrow N1$.
(Notations voir Fig. 2, remarques voir Fig. 4)

b) Fourmis capturées sur les pistes (Fig. 7)

Dans l'expérience C (Fig. 7) les fourmis sont capturées en A (Fig. 4) alors qu'elles circulaient de N1 vers N3. Le site de lâcher se trouve en I (Fig. 4) à quelques mètres de la piste.

		• 1	• 2	• 3	• 4	• 5
SANS CACHE (Exp A)	N	10	10	10	10	9
	R	.9	.489	.617	.066	.454
	$\bar{d} \pm m$	206 ± 25	57 ± 48	298 ± 50	124 ± 78	11 ± 59
	Rayleigh	P < .1%	P = 8%	P = 2%	NS	NS
	V-test	NS	NS	5% > P > 1%	NS	NS
AVEC CACHE (Exp B)	N	9	10	9	10	10
	R	.144	.31	.446	.482	.099
	$\bar{d} \pm m$	165 ± 74	75 ± 67	3.5 ± 60	11 ± 58	114 ± 76
	Rayleigh	NS	NS	NS	P = 10%	NS
	V-test	NS	NS	NS	NS	NS

Tableau I (cf. Fig. 6)

		• 1	• 2	• 3	• 4	• 5
SANS CACHE (Exp C)	N	10	10	8	10	10
	R	.39	.78	.19	.277	.755
	$\bar{d} \pm m$	265 ± 63	234 ± 38	10 ± 72	175 ± 68	305.5 ± 40
	Rayleigh	NS	P < .1%	NS	NS	.2% > P > .1%
	V-test	NS	.5% > P > .1% (N1)	NS	NS	.5% > P > .1% (N1)
AVEC CACHE (Exp D)	N	7	5	9	10	4
	R	.11	.926	.677	.696	.984
	$\bar{d} \pm m$	217 ± 76	308 ± 22	315 ± 48	68 ± 44	180 ± 10
	Rayleigh	NS	P < .1%	P = 2%	P = .5%	P = 8%
	V-test	NS	.1% > P > .01% (N1)	5% > P > 1% (N1)	.1% > P > .01% (N3)	NS

Tableau II (cf. Fig. 7)

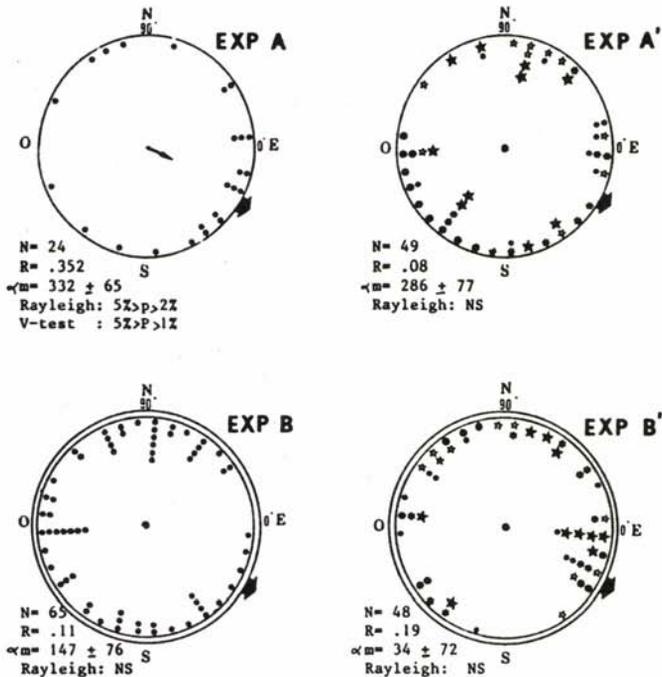


Fig 6: Fourmis capturées sur le dôme du nid N1 et lâchées en 4 (voir Fig.4). Distribution des fréquences d'orientation par classes de 10° . Le deuxième cercle à la périphérie du graphe correspond à l'emplacement du cache de l'environnement terrestre. Exp A et B: lâchers groupés. Exp A' et B': lâchers individuels. N= nombre de directions de fuite
 R= longueur du vecteur moyen ($0 < R < 1$) représenté par la flèche à l'intérieur du diagramme (lorsque seuil de signification du Rayleigh $\leq 5\%$). αm =angle moyen d'orientation \pm déviation angulaire. V-test: seuil de signification du V-test avec Direction Théorique de Fuite= direction du nid N1 (Est à 0° ; sens antihoraire) désignée par \blacktriangleright

Lorsqu'elles sont libérées en groupe elles ne fuient de façon significative dans la direction du nid N1 que dans le cas où les repères terrestres restent visibles (Exp C et D - Fig. 7). Dans le cas de lâchers individuels, en l'absence de cache deux fourmis sur cinq ont une orientation initiale moyenne dirigée vers N1 (Exp C - Tableau 11).

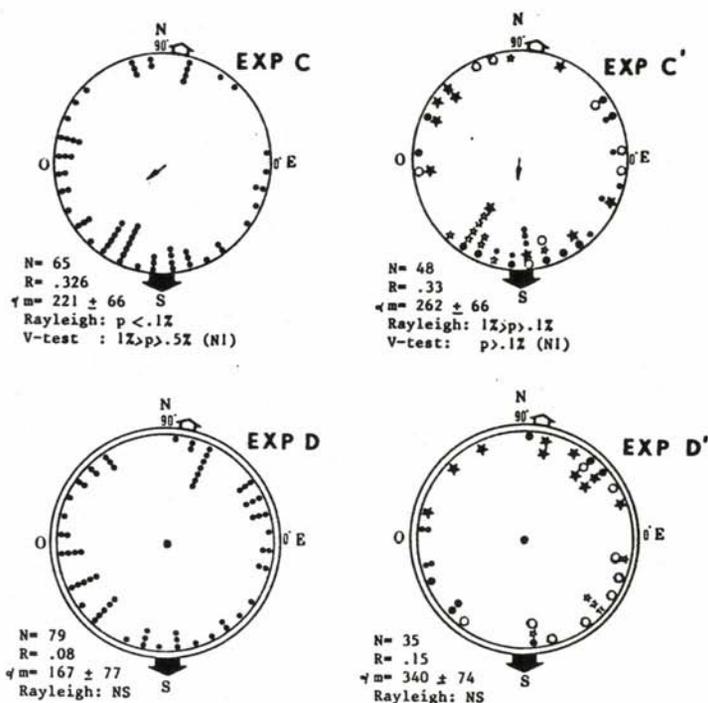


Fig. 7: Fourmis capturées en A alors qu'elles circulaient de N1 vers N3, et lâchées en l (voir Fig. 4). Exp C et D: lâchers groupés. Exp C' et D': lâchers individuels.
 direction du nid N1 direction du nid N2
 Pour le V-test est indiqué entre parenthèses le nid pour lequel le test est significatif.
 (Autres notations voir Fig. 6)

DISCUSSION

Des fourmis étrangères à la colonie polycarrique étudiée et ne fréquentant pas le site expérimental s'orientent suivant une direction géographique à peu près constante, quel que soit l'emplacement du site où elles sont lâchées. BESANÇON & BEUGNON (1982) obtiennent des résultats semblables chez *Formica rufa*. Il reste à préciser la nature des mécanismes d'orientation qui interviennent dans le maintien de cette direction.

Des ouvrières capturées sur le dôme du nid N1 et lâchées à des emplacements distants de ce nid de moins de 20 mètres ont des directions de fuite significativement dirigées vers celui-ci. Elles font donc appel à une mémoire de l'environnement qui entoure leur nid, leur permettant de se situer immédiatement dans l'espace. ROSENGREN (1971, 1977a) dans ses travaux sur la fidélité aux pistes avait déjà montré l'existence d'une telle mémoire des lieux. Par contre les fourmis capturées sur le dôme du nid N2, bien que fuyant toujours dans une direction donnée de l'espace, ne s'orientent qu'exceptionnellement vers leur nid d'origine. Ceci serait vraisemblablement dû au fait que le nid N1 est entouré d'un plus grand nombre de repères potentiels (bosquet d'arbres) que le nid N2. C'est le cas aussi du nid N4, situé en lisière de forêt et vers lequel les fourmis capturées sur la piste N3--N4 ont tendance à se diriger. Il est probable que, suivant leur nid de capture ou de destination, les ouvrières utilisent soit un repérage de type visuel sur les objets terrestres, soit un autre type de repérage, astronomique ou chimique par exemple, lorsque les repères terrestres sont peu nombreux (HURSTIMANN, 1976). Il semblerait que lorsque cela est possible le premier type de repérage prédomine sur les autres. Ainsi quel que soit le sens dans lequel dans lequel ils circulaient avant capture, les individus prélevés sur les pistes N1--N3 ou N1--N2, fuient dans la direction de N1 lorsqu'ils sont lâchés sur le dispositif expérimental. Cependant cela ne signifie pas qu'elles ne peuvent pas utiliser les autres types de repérage. L'expérience D' montre que trois ouvrières sur cinq peuvent s'orienter lorsque seule la vision du ciel est possible. Elles prennent alors aussi bien la direction du nid N1 que celle du nid N3. La même expérience répétée en utilisant la méthode des lâchers groupés (Exp D) indique l'absence d'une direction de fuite commune à tous les individus en l'absence de repères terrestres. D'autre part, dans ces conditions, les ouvrières ne sont capables de maintenir une direction que lorsqu'elles ont effectué un trajet actif avant leur capture. Ainsi, aucune des fourmis prélevées directement sur le dôme ne manifeste de comportement de fuite orientée lorsque seule la vision du ciel est possible. Un trajet actif est donc nécessaire pour associer la position de l'astre solaire et la direction de la lumière polarisée à la direction du nid.

Il existe des différences interindividuelles dans la possibilité d'utilisation des mécanismes d'orientation autres que terrestres. Les différences pourraient être liées à l'expérience antérieure de l'individu et/ou à l'âge de celui-ci. En effet les

experiences de ROSENGREN (1971, 1977a, 1977b) et de HENQUELL & ABDI (1981) suggèrent qu'il existe un apprentissage dans l'utilisation des mécanismes d'orientation, les jeunes fourmis se contentant d'abord de suivre les traces chimiques déposées par les fourmis plus âgées ("fourmis vétérans" ROSENGREN, 1971; "fourmis observatrices" ZAKHAROV, 1980) et plus expérimentées, puis apprenant peu à peu à se guider sur les repères terrestres et enfin à utiliser les repères astronomiques. On peut penser que cet apprentissage serait facilité par la présence de nombreux repères terrestres potentiels. Une localisation plus aisée permettrait une extension de l'aire d'attournement et ceci entraînerait à son tour un développement plus important du nid. Ainsi la croissance démographique d'une colonie serait favorisée non seulement par la proximité de sources de nourriture, de matériaux de construction, et de conditions abiotiques adéquates (température, humidité, ensoleillement) mais également indirectement par la présence de repères terrestres potentiels autour du nid.

Remerciements: Nous tenons à remercier le Dr. G. Beugnon et le Prof. R. Campan pour la lecture et la discussion du manuscrit.

REFERENCES

- BATSCHLET E., 1981. - Circular statistics in biology, Academic Press, 371 pp.
- BESANÇON F., BEUGNON G., CAMPAN R., 1982. - Observations préliminaires sur l'orientation des ouvrières de *Formica* après un déplacement actif ou passif. In: La communication chez les sociétés d'insectes, Colloque International U.I.E.I.S., Section française, Bellaterra 1982, 237-238.
- BEUGNON G., 1983. - Terrestrial and celestial cues in visual orientation of the wood cricket *Nemobius sylvestris* (Bosc). Biol. Behav. 8, 159-169
- BRUN R., 1914. - Die Raumorientierung des Ameisen und des Orientierungsproblem im allgemeinen, Jena, Gustav Fischer, 234 pp.
- CORNETZ V., 1914. - Les explorations et les voyages des fourmis, Paris Flammarion, 189 pp.
- HENQUELL D., 1976. - Sur l'existence d'une piste chimique chez *Formica polyctena* dans des conditions de vie semi-naturelle. Ins. Soc. 23, 577-583.

- HENQUELL D., ABDI H., 1981. - Influence respective des repères visuels et des repères chimiques dans l'orientation de Formica polyctena au cours de l'exploitation d'une source de nourriture. Ins. Soc., 28, 47-66.
- HORSTMANN K., 1976. - Über die Duftspur-orientierung bei Waldameisen (Formica polyctena, Foerster). Ins. Soc., 23, 227-242.
- JAMMON M., 1982. - Capacité d'orientation et exploitation de l'espace chez Apodemus sylvaticus en camargue. Thèse de Doctorat 3ème cycle. Université d'Aix-Marseille II.
- JANDER R., 1957. - Die optische Richtungsorientierung der roten Waldameise (Formica rufa L.). Zeitschr. Verol. Physiol., 40, 162-238
- MARKL H., 1964. - Geometaktische Fehlorientierung bei Formica polyctena Foerster. Zeitschr. Verol. Physiol., 48, 552-586
- 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.
- ROSENGREN R., 1977a - Foraging strategy of the wood ant Formica polyctena. I. Age polyethism and topographic traditions. Acta Zool. Fenn., 149, 1-30.
- ROSENGREN R., 1977b. - Foraging strategy of the wood ant Formica polyctena. II. Retention of fidelity to routes during nocturnal foraging and through the hibernation period. The question of diel periodicity. Acta Zool. Fenn., 150, 1-30
- SANTSCHI F., 1913 - Comment s'orientent les fourmis. Revue Suisse Zool., 21, 347-426.
- SCHNEIRLA T.C., 1953 - Modifiability in insect behaviour. In: Koeder K.D., Insect Physiology. New York, 723-745.
- SCHÖNE H., 1983. - Orientierungskonzepte: geschichtliches und aktuelles. Naturwissenschaften, 70, 342-348.
- VOSS C., 1967. - Über das Formensehen der roten Waldameise (Formica rufa Gruppe). Zeitschr. Verol. Physiol., 55, 225-254.
- WEHNER R., 1972 - Visual orientation performance of desert ants Cataglyphis bicolor, towards astronomotactic direction and horizon landmarks. Proc. AIBS Symp. Animal Orientation and Navigation. Ed. by S.R. Galler & al., 421-436.
- WEHNER R., 1983 - Celestial and terrestrial navigation: human strategies-insect strategies. In: Neuroethology and behavioral Physiology. Ed. by F. Huber & H. Markl. Springer Verlag, Berlin Heidelberg, 366-381.

ZAKHAROV A.A., 1980. - Observer ants: storers of foraging area information in Formica rufa L. (Formicidae, Hymenoptera). Ins. Soc., 27, 203-211.