アリの採餌行動 —ナビゲーションにおけるランドマークの利用—

福 士 尹*

もともと肉食性のカリバチから分化したと考えられているアリ類は、あるとき3次元の生活を保証していた翅を棄て(棄てきれないで、結婚飛行のときは思い出して使っているが)、2次元の地上生活にはいった。あるものは地表を活発に歩き回り、あるものは地中に潜ったままで、複眼もひどく退化している。社会生活は棄てていないので、採餌に出かけたアリは巣に戻らなければならない。たくさん餌のあるところへは、また行ったほうがよい。このようなアリの巣とエサ場の間のナビゲーションを何が保証しているのか。それは天空コンパスによるガイドと陸標(ランドマーク)の記憶とフェロモンへの依存である。天空コンパスのメカニズムは、ハチ類とも共通しているものであろうが、夜は使えない。その上、誤差を内在しているのでゴールをピンポイントするには適当でない。フェロモンは近距離ではそれでもよいが、活動範囲が広い場合はコストがかかるし、なによりも方向性がない。その間をつなぐのがランドマークである。本稿では、アリがナビゲーションにおいてどのようにランドマークを利用しているかについて述べる。

1. はじめにあるケース・スタディ(クロオオアリの採餌行動)から

宮城教育大学構内、美術棟玄関脇のドウダンツツジの植え込みの土中に、クロオオアリ(*Camponotus japonicus*)の巣がある。9月下旬から11月初めにかけて活発な採餌行動が見られた(図1)。

巣穴から出たアリ(マーキングした個体)は、玄関の前を横切り、建物の南側のコンクリートの犬走り(幅0.7m)を西に向かう。20m 走って建物が切れたところで直角に曲がって、今度は西側の犬走りを北

に向かって進む。1.4m 進むと非常口のコンクリートの階段に突き当たる。高さ0.4m の壁をよじ登り、非常口を北へ向かって1.7m 横切り、0.4m の壁を下り、さらに犬走りを北に向かう。数m 位進んだところで、西側の草地に下り、「北々西へ進路をとる」。その10数m 向こうにミズナラとカエデの林があるが、草地の中を1本のミズナラに向かってほぼ一直線に進む。アリはそのミズナラに上り、10m 以上の樹冠へと消えてゆく。

2-3時間待っていると、そのアリは下りてくる。アリは口に固形物は銜えていないが、体節が明確に見えるほど腹部が膨らんでいる。ミズナラの低い枝では、葉に少なくとも2種類のアブラムシがそれぞれコロニーをつくっていて、クロオオアリがアブラムシから甘露を貰っているのが観察されるので、このアリの腹部の膨らみは、アブラムシの甘露によるものであろう。地面に下りたアリは、行きと同じような行路で草地を進み、建物の犬走りに上ると、ハイウエーにのったかのようにコンクリートの上を一目散に巣へ向かう。巣の中に10-30分滞在し、ふたたびミズナラのエサ場へ向かう。

クロオオアリは、棲息場所あるいは時期によって、主として動物食のこともあるらしいが¹⁾、犬走りを往来するアリの数は多いときには1m の間に10数個体も見られるのに、昆虫の死骸などの固形物を運ぶ個体はほとんど見られなかった。図2は、犬走りの上のある地点で、エサ場へ行くアリと帰るアリの、頭幅と体重の関係を調べたものである。アロメトリック表示すると異なる直線を表し、例えば、頭幅2mm のアリは、往きの体重は25mg で、帰りは38mg になって帰ってくる。つまり、体重の半分ほどの甘露をお腹に貯めて帰ってくるのである。

巣からミズナラのエサ場までの距離はおおよそ40m である。また、この巣のアリは、美術棟の北側の林

*Tsukasa FUKUSHI, 宮城教育大学生物学研究室(〒980-0845 仙台市青葉区荒巻字青葉)

図1 クロオオアリの追跡調査地の概観図
点線矢印は採餌の行路を示す。この巣の大部分のアリは、ミズナラ A で採餌する。

の中のイタドリにもエサ場(イタドリオマルアブラムシ)を持っていて、ここは建物をはさんで巣の反対側になり、道のりはおおよそ70mに及ぶ。最初のアリがどうやってエサ場を見つけるかが先ず問題であるが、これは容易に分からない。クロオオアリの動員行動(recruitment)は、自然でよく見られるし、人工エサ場を設けた場合にも見られる。先導のアリが尾端を頻繁に地面に付け、2、3個体または数個体がこれに従う。動員された個体は往々にして行列から外れるし、また先導者なしにずっと後からそれを追っていく個体も見られないので、このフェロモンはそれほど持続性のあるものではないらしい。最初にエサ場を発見したアリが帰るときに、道すがら道しるべフェロモン(trail pheromone)を置いてくるだろう。いずれにしても200個体を越える個体が、40-70m離れた特定のエサ場に通うためには、最初のうちは化学的な誘導が必要であろう。

犬走りのハイウェイ(またはtrunk⁹⁾)を下りた地点からミズナラまでの草地上のルートを追跡してみる。アリが直線距離で1m進むごとにマーカーを置いていく。ミズナラの木に辿りつき、採餌を終えて帰るときは別の色のマーカーを置く。マーカーの位置はあとでxy座標として記録する。記録した各マーキング個体のルートを図3にまとめて示す。同一個体で往復ルートを記録することは非常に困難で、示したルートの多くは、往きまたは帰りの単独の記録である。アリは本当に道しるべフェロモンを頼り

に、草地の中をミズナラまで辿り着くのだろうか。

(1) ハイウェイから下りる位置は、個体によってまちまちで、5m以上の幅がある。同一個体では、下りる位置は比較的定まっている。

(2) 各ルートは、ゴールのミズナラに向かってかなり直線的である。したがって、全ルートはゴール

図2 エサ場へ往復するアリの頭幅と体重の関係¹⁹⁾ 両軸とも対数で表す。往きおよび帰りの個体はそれぞれ異なる集団をつくるが、各集団には何個体か別の集団の個体を含んでいる。

図3 草地におけるエサ場(ミズナラ A および B)への行き帰りの経路¹⁹⁾ A: 行き(7 個体 9 往路)。No.76(右側黒丸)は下りる場所を間違ふ。B: 帰り(8 個体 8 帰路)。C: No.64(ミズナラ A)および No.69(ミズナラ B)の行き帰り。

に向かって収斂し、樹の近くではアリ道の幅は狭くなる。

(3) アリ道を外れたとき、あるいは下りる位置を間違ったときは、方向を修正してアリ道に入る。

(4) 個体(No.69)によってゴールの樹(ミズナラ B)が異なるが、途中まで共通のアリ道を使用する(他の個体はすべてミズナラ A へ行く)(図3 C)。

このような事実から、道しるべフェロモンのみに導かれているとは考え難い。また、これだけの距離と面積をフェロモンでラベルし、それを維持するとなると、アリにとっても相当な出費に違いない。

天空コンパス(太陽、青空の偏光パターン、空のスペクトル分布)に強く頼っているのなら、間違った位置でハイウェイを下りたときの修正がきかず、平行に進んでしまう。巣とエサ場を何度か往復する間に進路変更のサインになる何地点かの景色を記憶し、ハイウェイを北に向って進んでいるとき網膜に映っている景色あるいはランドマークが、自分の記憶のイメージと一致したときにハイウェイを下り、その目標を視野に捉えながら進んでいく、と考える

と前述のアリの行動がよく理解できる。個々のアリの記憶にあるハイウェイを下りるサインは、それぞれ異なっていて当然であるから、下りる位置もまちまちであるが、それぞれのアリは定まった位置でハイウェイを下りることになる。

2. 天空コンパス航行に内在する危険な誤差

以前本誌に、サバクアリとミツバチの天空コンパスによる定位について書いた^{6, 26)}。アリは砂漠の中で、曲がりくねった道を餌を求めて歩き回るが、餌を見つけるとそれを抱えて一直線に巣に向かう。アリは歩きながら、絶えず帰るべき巣へのベクトルの方向と大きさ(home vector)を知っていることになる。距離測定の問題は、従来のエネルギー消費量によるとする考え方にはいろいろ反論があり、また曲がりくねった道では、沢山歩いたから直線距離が遠くなるというわけではない。現在では、歩いて(飛んで)いる間の個眼上の映像の流れ¹⁶⁾、あるいは歩数計(自己受容感覚)²¹⁾の面から研究されているが、

距離ベクトルの積算のシステムがどのような性質のものなのかは、よく分からない。

ホーム・ベクトルの方向要素の決定は、青空の偏光パターンの相称面、すなわち太陽子午線方向を参照方向としたステップ毎の回転した角度の経路積算(path integration)で行われる。その際、太陽の移動は補正される²⁵⁾。そこで問題が発生する。一つは、全天の青空のもと索餌に出かけ、帰るときに曇って青空の一部しか見えない状況下では航行誤差が生じる。もう一つは、経路積算で生じる誤差である¹⁴⁾。人がするように、ステップ毎に三角法で厳密解を求めれば誤差は生じないのであるが、アリは独特の近似解の計算法を用いるらしい。その方法では、回転角度が大きくなるほど大きい誤差を生じ、同じ方向に回ると、ステップごとに誤差が加算される。自然のアリの行路を見ると、回転角度は小さく、また左右の回転の頻度は等しいのでそれほど不便はない³⁰⁾。

しかし誤差は内在している。自然の状況下で、無数のステップを含む100mもの長い距離を航行したとき、コンパスを用いてどんなに正確に計算したところで、数mmの巣穴にぴったり到達することは無理である。どんなことが起って経路がずれるか分からない自然の生活では、厳密解を求める努力は無意味であり、またアリの脳にそれほどの余裕はない。誤差は始めから予想されていることであり、それを処理するためにアリは、ランドマークとフェロモンと独自のシステムティックな探索行動^{15, 28)}を用いている。

本稿では、アリのランドマークの利用について取り上げる。

3. ルート・フィデリティ

ある種のヤマアリ属(*Formica*)のアリは、巣から放射状に伸びるアリ道を持っていて、その道を通って集団で採餌に出かける。そのアリ道は数年も変えずに使われることもある¹⁷⁾。その巣の個々の個体は、沢山あるアリ道の中の特定の道を通る傾向がある。その性質をルート・フィデリティ(route fidelity)という。*F. aquilonia*の自然のコロニーから異なる方向に出ている3本のルート上のアリを、異なる色のカラスプレーで集団マーキングし、50日間にわたってそれぞれのルートを往來するマーキングされたアリの数を数えた記録がある¹⁸⁾。3本のルートを通るマークされたアリの数は、始めの頃は合計

300個体ほどであったが、次第に減少し、50日目にはおよそ100個体になった。しかし、それぞれのルートでは、そのルートの色でマークされたアリが、マークされたアリ全体の数の90%以上を占める。最初にルート上でマークされたアリは、死んで数は少なくなるものの、50日間同じルートを通して採餌に出かけていることになる。16日目に巣をかき回してアリを混ぜても、ルート・フィデリティに全く影響がないので、巣の中で特定のルートをとる集団もしくは部屋があるわけではない。最初にリクルートされて採餌に出かけるときは道しるべフェロモンに導引されて行くとしても、コロニーからいくつもフェロモンの道ができていて、繰り返しのルートで採餌に行くかは、アリ個人の問題であり、それがルート・フィデリティである。

道しるべフェロモンを持たないサバクアリの一種

図4 2分岐ルートでのルート・フィデリティ
あらかじめaルート(白コラム)およびbルート(黒コラム)でマーキングされた個体が、のちにそれぞれのルートで発見される割合を示す。サンプル・サイズの補正をしているので、白黒加えて100%にならない。いずれのルートも高いフィデリティを示す。文献18より改写。

図5 人工エサ場に通うアリの場所固執性 大円はアリーナ(高さ70cm, 直径5mの白い壁で囲む), 中心の小円は巣穴, 黒丸(番号付き)は人工ランドマーク, 大円に接する四角(a-d)はエサ場を示す。エサ場の横のヒストグラムは, あらかじめ各エサ場で集団マーキングされたアリが, それぞれのエサ場に出現した個体数を示したものである。箱の中の数値は, マーキングのないものも含めた全個体数である。A: ランドマークの配置が訓練したときと同じ。B: ランドマークの配置を180°回転。ランドマークに応じたエサ場の変更が見られる。文献18より改写。

Cataglyphis bicolor は, 単独で狩りに出かけるのでアリ道はできないが, 個体によって出かける方向は定まってい, それが数日, 数週間, あるいは一生続く²⁹⁾。この場合は sector fidelity と呼ばれる。主ルートから2分岐したルートで集団マーキングした *F. polycytena* のルート選択について図4に示す¹⁸⁾。日中だけでなく, 夜間の観察でも明確なルート・フィデリティを示す。これは, 巣から出るときも, 枝道に分かれるときも, もっぱら専用の(個体もしくは小集団の)嗅いに依存していることを意味するのだろうか。

樹を払った丘の上に, ハードボードで作ったプラットフォームを設け, その上に白い壁のサークルを作り, アリーナとする(図5)^{17, 18)}。アリーナの中心の下に巣を置き, アリは中心の穴から採餌に出るようにする。アリーナに接してその外に, 4ヶ所にエサ場を設ける。アリーナの内外に枯れた松の木や黒く塗った木材で人工の景色を作る。アリーナの中のアリには, 床と壁と空と人工のランドマークしか見えない。アリーナの床には砂を敷き, フェロモンを分散させるために実験ごとにレーキで掻き均す。数日してエサ場に集まったアリを, エサ場ごと異なった色で集団マーキングする。3日後に各エサ場にきたアリの色を記録する。

エサ場に通うアリは, 高い場所固執性(site allegiance, site tenacity または Ortstreue; この実験ではルートは問題にしていらないので)を示した(図5A)。晴天でも曇天でも結果は同じである。場所固執性の手掛かりとして, ランドマーク, 天空のコンパス, フェロモンが考えられる。次に, ランドマークのみをアリーナの中心を軸に180°回転する。景色の変化に応じて, 通うエサ場の変更が起った(図5B)。ランドマークを回転した夜の実験では, 4つのエサ場への訪問はランダムになり, 場所固執性は消失した。したがって, 場所固執性はフェロモンに依存しているわけではない。ランドマークを取り去ってしまうと, 場所固執性が非常に低くなる。晴天の時よりも曇天の時の方が有意に低い。したがってアリは, エサ場の方向を決める手掛かりとして, 主としてランドマークを用いているが, 天空コンパスにもある程度依存しているようである。

4. ランドマークとフェロモン

では, ランドマークとフェロモンとの関係はどの

ようになるのか。森の空き地(ランドマークがたくさんある)に、巣と小さいアリーナ(直径26cm)とそれから直角4方向に伸びる5mのルートを設置する^{17,18)}。ルートの先にはエサ場がある。巣およびアリーナ+ルート+エサ場は別々に回転できる。装置の上側はプラスチックで光を通し、また遮光することもできる。前の実験と同じように各エサ場のアリを集団マーキングする。この装置でも、昼光下でアリは強い場所固執性を示した。アリーナ+ルート+エサ場を180°回転した場合、同じ方向のエサ場へ行く。暗黒にしても場所固執性を示すが、アリーナ+ルート+エサ場を180°回転して暗黒にすると、反対の方向のエサ場、つまりアリーナ+ルート+エサ場に付いていくことになる。多分フェロモンを頼りにしているのであろう。つまり、フェロモンとランドマークが競合しているときは、ランドマークが優先することになる。

ランドマークの記憶は非常に強固で、上の実験に使った巣を秋にしっかりトレーニングし、冬を越して7ヶ月後にアリーナ+ルート+エサ場を180°回転してテストしても、前年と同じ方向へ向かい、明らかな場所固執性が見られる。また、巣の周りの林が伐採されると、前年使っていたルート(アリは前年の秋にマーキングしておく)のフィデリティが著しく低下する¹⁸⁾。

ヤマアリ属の一種 *F. fusca* が巣を移動する場合、巣に適当な場所を発見した個体が、フェロモンを置きながら帰ってくる。動員ディスプレイの後、少数の運び屋がフェロモンに沿った道を、仲間を抱えて古い巣と新しい巣の間を往復する。繰り返し往復したあとで、フェロモンのある道を30°横に曲げて、もとの道のところはフェロモンのない新しい道にすると、昼光下ではフェロモンのない新しい道を前と同じ方向に進む。暗くすると、フェロモンのある道を辿る¹⁹⁾。つまり、何回か通っているうちに視覚に頼るようになり、嗅覚はその補助的なものになってくる。

オオアリ属の一種 *Camponotus pennsylvanicus* でも同様に、人工エサ場へ往復するために、暗黒ではフェロモンにしたがうが、昼光下でエサ場に視覚的の手掛かり(縦じまのパターンをエサ場の後ろに置く)を与えて訓練した場合、アリーナの床を新しいものに換えても問題なく、視覚パターンを頼りにエサ場へ向かって進む²⁰⁾。

5. キャンピアー・オリエンテーション

原始的なハリアリ亜科の一種 *Paltothyreus tarsatus* は、サハラ以南のアフリカの森林地帯に棲み、シロアリを餌とする。コロニーの巣穴から出たアリは、1-5mの距離を索餌し、シロアリを見つけると数匹殺して、そのうちの2、3匹を抱え巣穴に帰って荷物を下ろし、またその場所へ取りに出かける。数回往復した後、巣とエサ場の間の土をはぎ取ってもオリエンテーションに影響しない(このアリは、動員および道しるべフェロモンを用いることができる)。アリの進行方向と両脇をコの字型のブラインドで覆っても、オリエンテーションに影響しないが、さらに上の景色をブロックすると、途端に迷い始める⁷⁾。

次に、実験室の巣を用い、0.75×1.5mのアリーナの中央に設けたエサ場でシロアリを与える。アリーナの天井には、アリの棲む森林の樹冠を下から広角レンズで撮った写真のトランスペアレンシーを透かし絵として見せる。アリは餌をもって直線的に巣に帰る。次に、帰るときにトランスペアレンシーを180°回転すると、巣と反対の方向に向かって進む。空が樹冠で覆われ、天空コンパスをほとんど使えないような熱帯林の下で、アリは空と樹冠のコントラストで形作るキャンピアーのパターンを帰巢の手掛かりとして用いている。

6. ランドマークと天空コンパス

ヤマアリ属の一種 *F. rufa* の人工巣を直径60cmのアリーナの横につなげ、アリーナの中央にサナギを置く。アリはサナギを発見すると、急いで暗い湿った巣の中に運び込む。この方法は、餌の褒美と違って満腹することなく、何回でも繰り返すことできるので便利である。アリがアリーナの中心を出て、半径20cmの円を横切る角度を記録する。嗅いの影響を除くため、実験の途中でアリーナの床の砂はよくかき混ぜ、またアリーナを回転させる。この装置を用いて野外で実験する⁹⁾。

晴天下、アリーナの壁以外になにもランドマークが見えない屋上で、ある方位にある巣に向かうように訓練したアリは、サナギを持ってほぼ直線的に巣に向かうようになる(図6A)。次に、太陽を遮光し、鏡で太陽の位置を180°回転させる。アリの向かう方向は変らない(図6B)。(クシケアリ属 *Myrmica*),

図6 方位の学習と天空コンパス A : ある方位にある巣へサナギを運ぶように訓練する。B : 太陽の直射光を遮り、鏡で反対の方角から照らしてもアリの進む方向はほとんど変わらない。文献9より改写(論文では5°刻みのデータであったが、10°刻みにまとめた)。

シワアリ属(*Tetramorium*)では太陽の回転とともに方向が変る。)この場合、手掛かりにするものは天空コンパス(おそらく青空の偏光パターン)しか考えられない。

完全に曇天のとき、家や樹などのランドマークが見えるところ(植物園)で北の方角にある巣へ帰るように訓練したアリの、違う景色の場所でテストすると、北への定位は見られなくなる。元の場所へ戻すとまた北へ行く。晴天のときは、周囲の景色に関係なく、訓練されたように北へ向かう。アリは、天空コンパスとランドマークの両方を使って定位していることになる。

曇天のとき屋上で、アリーナの中心から50cm離れた場所に直径40cmの黒い円盤を提示し、ある方位に向かうようにアリの訓練する。その後円盤の位置を90°回転すると、それにつれてアリの方向もほぼ90°変る。円盤を取り去ってしまうと帰る方向が分からなくなり、方向の分布がランダムになる。

晴天のときは、円盤の位置を90°回転すると、アリのとる方向の偏差は大きくなり、平均方向は円板を回転した方向へ25°変化した。アリは天空コンパスとランドマークの二つの手掛かりの妥協方向を選んだのかも知れないし、あるいはそれぞれのアリがどちらかの手掛かりを使用して方向を決めているので偏差が大きくなったのかも知れない。いずれにせよこのアリは、帰巣のため両方の視覚的手掛かりを使うことができるのである。

7. 帰る途中のランドマーク

これまでアリがランドマークを利用できるかどうか、ランドマークと道しるべフェロモンあるいは天空コンパスがどのような関係にあるのかについて述べてきた。ここではあるランドマークを学習したアリが、実際そのランドマークを見たときどのように反応するのか、どのように利用するのかについて述べる。このように採餌行動の全行程についてつぶさに観察できるところが、アリの行動研究の特徴である。

サバクアリ *C. bicolor* および *C. fortis* をエサ場(巣から30m)に通うように訓練すると、巣とエサ場の間を直線的に何回も往復する。直線的と言っても途中に障害もあるので幾分回り道もする。個々のアリでその回り道の仕方が定まっており、自分独自の道があるらしい。

エサ場から10mの地点の右側にドラム缶(円柱)、28mの地点の左側に3角の黒い板を置いておく(図7)。十分慣れたところで、エサ場から帰りかけたアリの捕らえて見知らぬ土地へ移動して放す。アリは天空コンパスにしたがって、仮想的巣のある方向へ向かって進む。その直線上10m先にドラム缶または3角板を置いておく。アリはそれぞれの障害物を正しい側に置くように進路を修正する。トレーニング地では3角板を過ぎたあと2mで巣があるはずであるが、テスト地の10mのところでは3角板を過ぎたあとでは、巣を探す行動は見られない³⁾。

同じような訓練で、巣から30mのエサ場の中間15

図7 ゴールへの途中にある大きいランドマークの処理 巣とエサ場の間に円柱(高さ92cm, 幅57cm)及び三角板(高さ39cm, 幅60cm)を置いて訓練する(右)。そのあと未知の土地に移して放し、ホームベクトル上にランドマークを置いたときの軌道を示す(左)。2種類のランドマークを識別し、遭遇する地点に関わらず正しい側を通る。文献3より改写。

mの地点の左側に、黒い円柱を置く。テスト地では、ベクトル方向15mの地点および左側にいろいろの距離だけずらして円柱を置く³⁾。アリは直接衝突する場合は右側に(つまり正しい側に)避けるが、あとはほぼ真直ぐに進み、円柱との間の正しい距離を保つような補正はしない(図8)。もしベクトル方向の右側に置いた場合は、1mずらしたときは3/4が³⁾、4mでも半数近くが回り込んで正しい側を通る。

これらの実験から、アリは巣への(あるいはエサ場への)途中にある顕著なランドマークについて、ランドマークの網膜上の位置と大きさを巣へのベク

図8 ゴールへの途中にある大きいランドマークの処理 巣とエサ場の中間にある黒い円柱(高さ73cm, 幅20cm)を覚えさせ、ホームベクトル上および離れた位置にランドマークを置いたときの軌道を示す。ランドマークを一定の距離に保つことはしない。文献3より改写。

トルとの関係において明確に記憶し、照合しているのではないように思われる。もし網膜上のイメージをマッチングしているとすれば、ランドマークに対していつも同じ距離を取らなければならない。すべてのランドマークについてそのような仕事をするとなれば、膨大な記憶容量が必要である。アリはただ、ベクトルにしたがって帰巢している間に、視野の正面(側面は無視する)に現れる特定の物体(その特徴はある程度記憶している)を、その右を通るのか左を通るのかを決めるために用いている。

Cataglyphis cursor(南フランス産)の人工巣を用いたメイズ実験がある²⁾。巣から、1.2m離れたエサ場に通わせる。エサ場から帰りかけた特定のマー

キング個体を掴まえ、巣-エサ場の通路の真上につくったチャンネルの端に放す。このチャンネルは管でつないだ4つの部屋(幅6 cm,奥行き9 cm,高さ4 cm)からなる。各部屋には1つの入り口と2つの出口がある。合計8つの出口の上には、黒で塗りつぶした丸、四角、三角、十字、星、ダイヤなど異なる図形(入り口から見て14-20°の大きさ)が提示されている。各部屋の出口の一つは途中で閉じられているが、もう一つの出口は次の部屋につながっている。そして4つめの部屋を出ると巣に帰れる。各部屋の2つの図形の種類とそのうちのどちらが正解かは決められている。したがってアリは、1番目の部屋では十字ではなく丸、2番目の部屋では四角ではなく星というように、ペアの図形を識別し、部屋番号に応じた正解を覚えなければならない。2度続けて全問正解を出した個体に、ある図形と部屋番号を関連付けているかどうかのテストをする。1番目の部屋で、1番目の部屋の正解図形と4番目の部屋の正解図形を提示する。また、同じ組み合わせを4番目の部屋でもテストする。結果はいずれもその部屋に応じた正解図形を選択する。1番目と3番目の部屋を使っても同じ結果である。それから、3番目の部屋のペアの図形を1番目の部屋で提示すると、3番目の部屋での正解図形を選択する。しかし、3番目の

部屋ではもっと高い正解率をだす。

アリは、コンテキストにリンクして正解図形を想起していると考えられる。コンテキストの情報とは何なのか、全シーケンスを覚えているのか、それとも一つ前の事象との関連だけなのか、部屋の数数を数えているのか、歩いた距離とリンクしているのか、分らない。

8. ローカル・ベクトルとグローバル・ベクトル

アリが帰巣するとき、天空コンパスの示す巣へのベクトルをゼロに消費するような方向および距離を進んで巣に到達するのであるが(グローバル・ベクトル)、途中にある障害物(ランドマークになる)のため、グローバル・ベクトルと矛盾する方向(ローカル・ベクトル)に進まなければならないときがある。サバクアリ *C. fortis* を、開平地を北へ8 m 進み、直角に西へ向かうチャンネル(長いプラスチック管を、横断面がCの字になるように長軸に沿ってそぎ落とし、開いている部分を上向きに地面に埋める。底を歩くアリは空しか見えない)を8 m 進んで、チャンネルの西端にあるエサ場に到達するように訓練する。エサ場から帰るアリは、チャンネルの中を東へ8 m 進んで、開平地で南へ8 m 進み巣に

図9 ある行路で予想されるグローバル・ベクトルとローカル・ベクトルの不一致
テストAではトレーニングと同じ配置、テストBではチャンネルの長さを半分にする。左側のテストではエサ場から帰るアリを、右側のテストでは巣に帰り着いたアリを用い、未知の土地でチャンネルの西端のエサ場に放して、開平地で進む軌跡を記録する。ローカル・ベクトルが優先する。文献5より改写。

達する(図9トレーニング)⁵⁾。

実験としては、未知の土地に同じ配置を作り、エサ場から帰るアリおよび巣に帰り着いたアリ(zero-vector ant)をテスト地のエサ場(チャンネルの西端)に放して、開平地での進む方向および距離をテストする。開平地に出たアリの予想されるグローバルおよびローカル・ベクトルを図9(テスト)に示す。エサ場から移したアリは、8 m チャンネルでは、グローバルとローカル・ベクトルは一致しているので問題ないが(テスト A 左)、4 m チャンネルでは、グローバル・ベクトル(巣の方向)は東南を、ローカル・ベクトル(チャンネルから出たら南へ向かう)は南を指している(テスト B 左)。ゼロベクトルのアリでは、グローバル・ベクトルは巣に帰ったときリセットされてゼロになっているので、放されたところがグローバル・ベクトルの原点になり、チャンネルを東に進んだだけ西に向いている(テスト A, B 右)。このようにグローバル・ベクトルとローカル・ベクトルが一致しないときアリはどのように行動するか。

8 m のチャンネルでは、エサ場から移されたアリは、チャンネルの中を東へ8 m 進み、見知らぬ開平地で南へ向かう。ゼロベクトルのアリは、チャンネルを出てすぐ同じように南へ向かう。つぎに、チャンネルの長さを4 m にすると、エサ場から移されたアリは、最初南に向かうが、3 m ほど進んでから東南の巣の方向へ向かう。ゼロベクトルのアリは、南へ向かうが短い距離を歩いて止まる。

この実験は、グローバル・ベクトルとローカル・ベクトルがコンフリクトするときは、ローカル・ベクトルはグローバル・ベクトルに対して優先性をもつことを示している。ゼロベクトル・アリの新しくつくられるグローバル・ベクトルはあまり強くないが、ここで述べていない他の実験では示すことができる。自然のアリ道が岩などの障害物に遮られているとき、グローバル・ベクトルとローカル・ベクトルとの間に矛盾が起る。そのときはグローバル・ベクトルを一時的に抑制し、ランドマークにしたがったローカル・ベクトルを採用することにより、アリはスムーズに障害物を迂回することができる。

9. ベクトル・モードとランドマーク

サバクアリ *C. fortis* を、ある方向のエサ場へ通うように訓練する。エサ場から帰りかけたアリを掴

まえ、エサ場と反対方向の巣から10m 離れた地点で放す(図10)³¹⁾。アリはベクトル情報にしたがい、疑いもなく巣と反対方向へ向かう。ところがエサ場から巣に戻ったアリを同じ地点に放すと、従うべきベクトルがすでにゼロにリセットされているので、探索行動を始め、ランドマークを見つけて巣に向かう。つまり二つの情報が競合している場合は、ゼロベクトル・モードのアリにおいてのみ、巣のランドマークを使用することができる。

ではベクトル残量とランドマーク依存はどのような関係になっているか。サバクアリ *C. fortis* の巣を挟んで1対の黒い円柱を置く。アリをある方向のエサ場へ通うように訓練する。エサ場から帰りかけたアリを、見知らぬ土地へ連れて行って放す。アリは仮想的巣の方向へ向かい、その距離だけ歩いて止

図10 ベクトル・モードと巣のランドマーク利用 エサ場(F, 30m)から帰りかけたアリ(左)およびエサ場から巣(N)に帰ったアリ(右)を掴まえ、エサ場と反対の方向で巣から10m 離れた地点(R)に放し、半径8 m の円を横切る方向を記録する。前者はホームベクトルに従うが、ゼロベクトルのアリは巣のランドマークを利用することができる。文献31より改写。

図11 ベクトル残量と巣のランドマーク利用 2本の円柱で囲まれた巣穴でエサ場を学習させ、未知の土地に移動して放す。放した地点(R)と仮想的巣穴(N*)との間のいろいろな地点に巣のランドマーク(1対の黒丸)を置いて、巣穴の探索行動を始める地点(四角;メディアン)を調べる。ホームベクトルがゼロ近くなるとランドマークを利用できない。文献31より改写(論文では四分位数および偏差も示してある)。

まり、探索行動を始める。テスト地での帰り道のいろいろな距離のところに、巣のランドマークである2本の円柱を置いておき、どの地点で探索行動を開始するかを調べる。つまり、どの程度ベクトルがなくなったら円柱を巣のランドマークと認めるのか。図11に示すように、アリはホームベクトルがゼロ近くならなければ、いつも見て使っている巣のランドマークを無視して通り過ぎるのである³¹⁾。

10. ハチのランドマークの学習

アナバチ科の一種 *Philanthus triangulum* は、巣穴のランドマークとして人為的に置いた松かさサークルと巣穴の位置関係を学習し、帰巣のために利用することができる、ということを示した実験²⁹⁾は有名であるが、その延長として最近ハチのランドマークに対する定位飛行のビデオ解析による研究が進んでいるので述べておく。アナバチ科のハチは、(1)新しい巣を地面に掘って最初に狩に出るとき、(2)朝、最初に巣から離れるとき、あるいは(3)前の採餌飛行で巣に戻ることに困難だったときの次の出発のとき、飛び立って数秒間巣穴に向かって左右に弧を描く飛行をしてから去って行く。この飛行は定位飛行(orientation flight)と呼ばれ、この飛行の間に巣とその周辺の空間的な視覚情報を記憶するものと考えられる³⁴⁾。

アナバチ科の一種キスジツチスガリ(*Cerceris arenaris*; ゴウムシ科の昆虫を狩る)および *Cerceris rybyensis*(単独性ハナバチを狩る)の定位飛行がビデオ記録され、3次元的な行動が解析された³²⁾。巣穴から出てきたハチは、歩いて180°回転して巣穴に向かい、それから横方向に弧を描いて飛び

始める(図12A)。ときどき左右の方向を変えながら、弧はほぼ巣を中心にして描かれる。弧の半径と飛行高度は時間とともに増し、ハチは最後に巣の上30-50cmの高さを直線的に飛んでから採餌にでかける。弧を描くときの体軸の方向は、左右いずれの方向へ飛行するときも巣に対して斜め30-70°に固定されている。ハチが巣から離れるにしたがって高度が上がるが、巣に対して常に45-60°の俯角を保っている。また、弧の半径が大きくなるにつれて対地速度が増し、定位飛行の間、巣の周りを一定の角速度で旋回する。巣の近くにランドマーク(黒い円柱)をおいた場合、ハチはそれを視覚の前面に捉える傾向があり、とくに弧の進行方向を変える直前には、かならず正面にもってくる。

定位飛行のこのような特徴から、(1)ハチが巣およびその周辺のランドマークの安定した像を、網膜上の特定の位置に捉えている、(2)移動による網膜上の像の変化から、巣とランドマークの間の距離の情報を得ている、(3)遠景および地面(および地面に映った影)の情報を識別して無視し、巣にもっとも近いランドマークを選択的に記憶する、などが考えられる。ハチは定位飛行の間に、一定の角度で巣を見ながら、巣とその周辺の重要な空間配置(動きに伴う情報も含めて)のスナップショットを撮り、記憶しているらしい。

その記憶をどのようにして使うのか。獲物を抱えて巣に戻ってくるツチスガリの、帰還飛行(return flight)の様子もビデオ記録され、解析された³³⁾。帰還飛行は、空間的に定位飛行とまったく同じコースを通るというわけではないが、定位飛行のビデオの巻き戻しのようなものであった。巣穴とランドマークを中心に弧を描き、その左右の振幅は次第に小さ

図12 ハチの定位飛行 定位飛行のときのハチ頭部の位置の変化を示す(論文では体の方向も記録している)。丸で囲んだA, B, Cは、巣穴または餌場の位置を表わす。A: アナバチ科 *C. rybyensis*。巣穴の下側5cmの位置にランドマークがある。B: キオビクロスズメバチ。餌場の右側20cmの位置にランドマークがある。C: ミツバチ。A, 文献32; B, 文献4; C, 文献12より改写。

くなり、巣穴に収斂していく。飛行中の巣穴を見る角度および角速度の頻度分布もよく似ている。つまり、帰還飛行では、定位飛行と同じ景色を複眼網膜の同じ位置に捉えて定位しているのである。定位飛行で撮ったスナップショットの記憶を逆順に再生し、網膜上の画像と照合しながら帰還するものと思われる。

キオビクロスズメバチ(*Vespula vulgaris*)が、エサ場(直径1cmのピンの蓋に砂糖水)から最初に巣に帰るときの定位飛行がビデオ記録され、解析された⁴⁾。ツチスガリの巣から離れるときの定位飛行とよく似た、エサ場を中心とする弧状の軌跡を描く飛行が観察された(図12B)。弧状の軌跡は次第に半径を拡げていくが、進行方向が反転する弧の両端で必ずエサ場の方向に体軸を合わせ、エサ場を視野の正面に捉える。拡がる弧の端は、エサ場を通過して一直線上に並ぶので、ハチは弧のそれぞれの端において、いつも同じエサ場の景色を見ていることになる。ハチは、最初に作った小さい弧の端から見たエサ場とその周辺を記憶し、次の弧では網膜に映っている景色と記憶しているイメージがもっとも合うまで横に移動して、合ったところで新しいスナップショットが撮られ、新しい弧が始まる。弧の両端では、次々

に同じシーンのスナップショットが、距離を変えて撮られる(記憶される)ことになるが、遠距離の背景は変わらないので、エサ場および近いランドマークの重要な特徴のみ記録すればよく、記憶回路の節約にもなる。

ミツバチ(*Apis mellifera*)も新しいエサ場にやってきて、採餌して巣に帰るときに、飛びながら180°回転してエサ場に向かい、左右に弧状の軌跡を描きながら、エサ場に繰り返し近づいたり離れたりする(図12C)。その後、旋回飛行に移り、巣の方向へ飛んで行く。このエサ場に向かった飛行パターンは、ツチスガリやスズメバチの定位飛行と似ており、TBL行動(“Turn Back and Look” behaviour)と呼んでいる¹²⁾。もし、TBL行動を人為的に妨げると、ハチはふたたびこのエサ場に帰ってくることができないので、機能的にもこの飛行のあいだにエサ場の視覚的手掛りを記憶しているものと考えられる。TBL行動の持続時間は、最初にエサ場を離れるときは10秒位であるが、訪問回数とともに減少し、数回の訪問後にはもはや見られなくなる。しかしその場合でも、エサ場の視覚的手掛り(色、形、ランドマークなど)を変えてやると、ふたたびTBL行動を行うようになる。TBL行動の持続時間および消失

するまでの訪問回数は、視覚的手掛りの種類によって異なり、手掛りの学習における難易さに対応している。

11. ゴール近くのランドマーク

このようなハチの定位飛行に相当するランドマーク学習、あるいはスナップショット撮影の行動がアリでも見られるだろうか。

ヤマアリ属の一種 *F. rufa* の人工巣から、巣の上のアリーナ(120×80cm)上で採餌するように訓練する。餌(ショ糖)は、アリーナの入り口から40cmのところにある黒い正立円錐(底径7cm, 高さ12cm)または倒立円錐の前で与える。アリはこの2つの円錐を識別して、学習した方の円錐に接近するようになる。アリが記憶した円錐のランドマークを頼りに、エサ場へ近づいて行く様子をビデオ解析する¹⁰⁾。アリは直線的にエサ場へ行くわけではなく、かなり曲がりくねった経路をとる。エサ場からの距離と、正立円錐の縁と背景のコントラスト(底の位置)を捉える複眼の角度(正中面を0°として)との関係を見ると、ある時間ある角度で像を捉え、つぎに激しく動いて周りをスキャンする、ということを繰り返しながら近づいて行く。それぞれの角度(複眼の位置)に像が停留する時間のヒストグラムを作ると、不連続な位置に数個のピークが見られる。平均のピーク間角度は13.3°である。

正立円錐の輪郭は三角形をしているが、それを正面で見ながら近づいていくとすると、遠いときは複眼の正中面近くの小さい三角形であるが、近づくにしたがって三角形の斜面のコントラストが連続的に複眼の側面後方へ移っていく。上の実験結果のように、アリが不連続に複眼側面の数ヶ所で像を固定しながら円錐に近づいて行くということは、エサ場のランドマークを学習するとき、その数だけスナップショットを撮っているのではないだろうか。

最初にエサ場を訪問したアリが帰るときの経路は、かなり前後に錯綜するが、長くコントラストが固定される複眼の位置は、帰るときの数ヶ所と一致するので、そのときスナップショットを撮っているのだろう。アリは、歩きながら記憶のスナップショットと現在見ている像を照合し、合ったところで合わせたまましばらく歩き、それから周りをスキャンし、またどれかと合ったところで進む、というようにしてゴールに近づいて行くらしい。スナップショット

の順序があるのかどうかは分からない。

倒立三角形に近づくときは、像が一番下の三角形の頂点から上に向かって三角形に成長して行くだけなので、アリが像を固定する複眼の位置は正中面を中心に狭く分布し、正立円錐に近づくときのような不連続なピークは見られない。

エサ場から巣に辿り着いたばかりのゼロベクトルのサバクアリ *C. fortis* は、見知らぬ土地に運ばれて放されると、放された地点を中心にシステムティックな探索行動を開始する。探索密度は放された点を中心に正規分布し、帰巣のときのベクトル方向に偏倚することはない。エサ場の学習のとき、巣のランドマークとして3本の黒い円柱を巣を囲んで正三角形になるように置いておく(図13A)。未知の場所に学習のときと同じランドマークの3角形配置を作り、

図13 ゼロベクトル・アリの巣穴ランドマークの探索 A: トレーニングした巣穴(白丸; テストは未知の土地で行うので、仮想的巣穴の位置になる)と円柱ランドマーク(黒丸)の配置。円柱の大きさは巣から見て高さ11.5°, 幅6.4°。B: 円柱間の距離を2倍にする。C: 円柱間の距離を2倍にし、かつ円柱の大きさを2倍にする。AとCでは仮想的巣の位置で高い探索頻度を示すが、Bでは平坦になる。文献31より改写。

その配置の外側にゼロベクトル・アリを放す。アリは、3 角形配置の内側に入り、巣のあるべき三角形の重心付近を執拗に探索する。探索密度図を作ると、そこに鋭いピークが見られる^{27,31)}。

ランドマークの3 角形配置の距離を2 倍にすると(図13B)、探索密度は平坦になり、3 角形の外側にまで及ぶ。ランドマークの3 角形配置の距離を2 倍にし、かつ円柱の大きさも2 倍にすると(図13C)、図13A の場合ほど集中的ではないが、ふたたび3 角形の重心を中心に存在しない巣穴を探索するようになる。この実験から、アリは巣のランドマークを視覚シーンの2 次元的スナップショットとして記憶しており、3 つの円柱の中心というような汎化された形(それなら図13B でも3 角形の重心に探索密度のピークが見られるはず)にはなっていないように思われる。アリは巣の入り口から見たランドマークの記憶されたスナップショットと、現在網膜に映っているイメージとの間の一致を最大にするように行動することによって、巣穴をピンポイントする。

12. ベクトルとランドマークの記憶

アリのエサ場への定位と帰巣は、視覚的な面から見ると、ベクトルに基づくメカニズム(方向と距離)とランドマークに基づくパイロット・メカニズムを用いて行われる。いずれも単なる反射や走性によるものではなく学習と記憶の能力を必要とするものである。サバクアリ *C. fortis* の標識個体を2 日間エサ場(巣から12m)へ自由に通わせたあと、エサ場から帰るところを掴まえて、ガラス・フラスコの中に自然光下で餌を与えながら幽閉し、のちに見知らぬ土地での定位から方向要素を、また帰巣をやめて探索行動を始める位置から距離要素をテストする³⁴⁾。それぞれ幽閉日数と記憶保持率との関係のグラフ(式)が得られるが、方向要素は4.5日、距離要素は2.5日の幽閉でコントロール(掴まえてすぐテストしたもの)との間に有意差が見られるようになる。ランドマークの記憶についてはゼロベクトルのアリを幽閉するのであるが、10-20日の幽閉の後でもコントロールと全く変わらない執拗さでランドマーク配置の示す仮想的巣穴の位置を探索する。これは索餌に出てからのこのアリの平均余命7.3日をはるかに超える記憶日数である。ベクトルの情報は比較的早く消えるが、巣の位置を示すランドマークの記憶は生涯続くのである。これはエサ場とその帰り道を示す

ベクトルは、エサ場が変わるごとに更新されなければならないものであるのに対し、巣の位置は生涯変らないことを考えると当然とも言える。

13. おわりにまとめを

アリのエサ場への定位および帰巣におけるランドマークの利用について述べてきた。社会生活の絶対条件として、アリは確実に巣に帰って来なければならないので、ナビゲーションは複数のメカニズムによって保証されている。まず天空コンパスがある。このシステムはランドマークやフェロモンに対して優先的に働き、経路積算に用いられて帰巣のためのベクトルの近似解を与えるが、固有の誤差を含んでいる。また夜には使えない(月を用いた定位の実験はある)⁹⁾。太陽の位置もわからない曇りの日には、一般に天空の偏光パターンはないだろうと思われるが、実際に測定してみるとかなりあるらしいので、曇りの日でも使えるのかも知れない¹¹⁾。

ルート・フィデリティの実験で示されるように、アリは遠景(家、樹木、林の輪郭、山の稜線、地平線)を記憶し、ランドマークとして使用している。遠くのランドマークは、進行に伴う網膜上の像の移動は少なく、前面に像を捉えて一直線に進むのに都合がよい。また、紛らわしい近景を識別する際のビーコンとしても使うことができる。キャノピーも遠景の一つと考えてよいだろう。

天空コンパスと遠景に導かれて帰る(あるいは行く)道すがら、スナップショットを撮る。どの位の頻度で、どのような被写体を、どのような中枢的フィルターをかけて撮るのか分からないが、おおまかな形状を識別しながら、タスクと関連づけて記憶し、サインポストとして利用する。サインポストに番号がついていて、その全シーケンスを覚えて逆順に取り出すことができるのか、順序はでたらめにただ絵合わせしているのか、一つ前のサインポストおよびタスクと関連して想起するのか分からない。ホーム・ベクトルの残量との関連はあるだろう。

ホーム・ベクトルがゼロになったアリは、ナビゲーション・モードからサーチ・モードに切り替わり、巣を特定するランドマークを探し始める。現在網膜上に映っているイメージと、記憶にある巣の入り口から見たいくつかのランドマークの2 次元的スナップショットとの一致が最大になる位置を探す。そこがすなわち、巣穴でありエサ場である。このイメー

ジ・マッチングは、ランドマークを利用して探し物をするとき、ハチを含めた膜翅目昆虫が一般に採用している共通の方法である。ランドマークに限らず、偏光コンパスを利用するときもマッチングのメカニズムを用いている。ただしこの場合は、記憶のスナップショットではなく、ハードウェアとして持っている複眼背縁部の偏光アナライザーのパターンと青空の偏光パターン(ランドマークに相当する)を照合して最大出力を求めることにより、太陽子午線方向を知り、経路積算の参照軸とする。

アリは、2次元スナップショットを収集するフォトグラファーなのか、それともそれらから特徴を抽出し、一般化するアブストラクト・アーティストなのか(あるいはどの程度それができるのか)は、おもしろい問題である²⁰⁾。

文 献

- 1) 安部琢哉: Jap. J. Ecol. 20, 219-230 (1971)
- 2) Chameron, S., Schatz, B., Pastergue-Ruiz, I., Beugnon, G. & Collett, T.S.: Proc. R. Sci. Lond. B 265, 2309-2313 (1998)
- 3) Collett, T.S., Dillmann, E., Giger, A. & Wehner, R.: J. Comp. Physiol. A 170, 435-442 (1992)
- 4) Collett, T.S. & Lehrer, M.: Proc. R. Soc. Lond. B 252, 129-134 (1993)
- 5) Collett, M., Collett, T.S., Bisch, S. & Wehner, R.: Nature 394, 269-272 (1998)
- 6) 福士 尹: 比較生理生化学, 13, 116-135 (1996)
- 7) Hölldobler, B.: Science 210, 86-88 (1980)
- 8) Hölldobler, B. & Wilson, E.O.: The Ants. Belknap (1990)
- 9) Jander, R.: Z. vergl. Physiol. 40, 162-238 (1957)
- 10) Judd, S.P.D. & Collett, T.S.: Nature 392, 710-714 (1998)
- 11) Labhart, T.: personal communication (1997)
- 12) Lehrer, M.: J. Comp. Physiol. A 172, 549-563 (1993)
- 13) Möglich, M. & Hölldobler, B.: Z. vergl. Physiol. 104, 275-288 (1975)
- 14) Müller, M. & Wehner, R.: Proc. Natl. Acad. Sci. USA 85, 5287-5290 (1988)
- 15) Müller, M. & Wehner, R.: J. Comp. Physiol. A 175: 525-530 (1994)
- 16) Ronacher, R. & Wehner, R.: J. Comp. Physiol. A 177: 21-27 (1995)
- 17) Rosengren, R.: Acta Zool. Fennica 133c, 1-106 (1971)
- 18) Rosengren, R. & Fortelius, W.: Insectes Sociaux 33, 306-337 (1986)
- 19) 佐藤, 日下, 今野, 佐々木, 高橋, 福士: 宮城教育大学紀要, 34 (1999印刷中)
- 20) Srinivasan, M.V.: Nature 392, 660-661 (1998)
- 21) Srinivasan, M.V., Zhang, S.W. & Bidwell, N.J.: J. Exp. Biol. 200, 2513-2522 (1997)
- 22) Tinbergen, N.: Z. vergl. Physiol. 16, 305-335 (1932)
- 23) Traniello, J.F.A.: Behav. Ecol. Sociobiol. 2, 61-79 (1977)
- 24) Wehner, R.: In: Handbook of Sensory Physiology Vol VII/6c. Autrum, H. (ed.) Springer, 287-616 (1981)
- 25) Wehner, R.: In: Animal Homing. Papi, F. (ed.). Chapman & Hall, 45-144 (1992)
- 26) Wehner, R.: In: Orientation and Communication in Arthropods. Lehrer, M. (ed.). Birkhäuser, 145-185 (1997)
- 27) Wehner, R. & Räber, F.: Experientia 35, 1569-1571 (1979)
- 28) Wehner, R. & Srinivasan, M.V.J. Comp. Physiol. A 142, 315-338 (1981)
- 29) Wehner, R., Harkness, R.D. & Schmid-Hempel, P.: Gustav Fischer Verlag (1983)
- 30) Wehner, R. & Wehner, S.: Ethol. Ecol. Evol. 2, 27-48 (1990)
- 31) Wehner, R., Michel, B. & Antonsen, P.: J. Exp. Biol. 199, 129-140 (1996)
- 32) Zeil, J.: J. Comp. Physiol. A 172, 189-205 (1993a)
- 33) Zeil, J.: J. Comp. Physiol. A 172, 207-222 (1993b)
- 34) Ziegler, P.E. & Wehner, R.: J. Comp. Physiol. A 181, 13-20 (1997)