



Université
de Toulouse

THÈSE

En vue de l'obtention du DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :

Université Toulouse 3 Paul Sabatier (UT3 Paul Sabatier)

Discipline ou spécialité :

Neurosciences

Présentée et soutenue par :

Geoffrey Portelli

le : 21 septembre 2011

Titre :

Le pilotage visuel chez l'abeille : expériences et modèle

Ecole doctorale :

Comportement, Langage, Education, Socialisation, COgnition (CLESCO)

Unité de recherche :

Institut des Sciences du Mouvement - UMR 6233

Directeur(s) de Thèse :

Nicolas Franceschini (Directeur de Recherche)

Martin Giurfa (Professeur d'Université)

Rapporteurs :

Guillaume Beslon (Professeur d'Université)

Claudio Lazzari (Professeur d'Université)

Autre(s) membre(s) du jury

Bernard Frances (Professeur d'Université)

Franck Ruffier (Chargé de Recherche)

Simon Thorpe (Directeur de Recherche)

Remerciements

En premier lieu, je tiens à remercier mes directeurs de thèse Martin Giurfa et Nicolas Franceschini. Tout au long de ces études, j'ai pu apprécier les valeurs, l'expertise et le savoir de chacun d'eux. Durant ces années de thèse, j'ai énormément appris aux cotés de Nicolas Franceschini. Je le remercie pour sa confiance et pour son esprit critique qui m'a poussé à aller au delà de mes limites. Merci à Martin Giurfa qui m'a insufflé cette passion pour la recherche et la rigueur scientifique nécessaire que j'ai essayé de suivre.

Je tiens également à exprimer toute ma gratitude envers Franck Ruffier qui m'a suivi de près tout au long de cette thèse. Son caractère "trempé" et son esprit critique ont aidé à la réflexion, à la conception, à la réalisation, et à la présentation de tous les travaux. Je remercie aussi Stéphane Viollet qui a pris le relais de la direction de l'équipe Biorobotique, par son soutien et ses conseils avisés.

Au cours de ces années, j'ai pu côtoyer de nombreuses personnes au sein de l'équipe qui ont, à leurs façons, participé au bon déroulement de ces travaux. Grâce à eux, j'ai grandement appris tant sur les plans techniques que scientifiques. Je remercie donc Maëlle Ogier pour son aide à l'apprentissage de Matlab, Yannick Luparini qui a grandement participé à la conception mécanique et au montage des dispositifs expérimentaux ainsi que Julien Dipéri pour les dernières configurations expérimentales, de même que Marc Boyron pour la conception et la réalisation des modules électroniques de contrôle du dispositif, et Frédéric Roubieu qui a pris de son temps pour peaufiner le programme d'analyse des trajectoires de abeilles.

Je remercie aussi les anciens thésards Julien Serres et Lubin Kerhuel pour leurs discussions constructives tant sur le plan scientifique que humain et leur soutien. Je re-

mercie également les différents stagiaires de l'ISEN et de l'INSA qui ont séjourné dans l'équipe, notamment Bérénice Batut pour son aide et son courage dans les dernières expériences avec les abeilles. Une pensée aussi pour les nouveaux thésards fraîchement arrivés dans l'équipe : Fabien Expert, Raphaël Juston et Frédéric Roubieu pour leur sympathie.

Une fois n'est pas coutume, je tiens à remercier une petite communauté 2.0 représentée par la *MeaCulpa*. Un groupe plaisant et sympathique avec qui j'ai pu partager de très bons moments dans un monde que certains qualifieraient de virtuel. Néanmoins, cela m'a permis de prendre un recul nécessaire durant ces années de dur labeur. Je remercie en particulier Fany pour son soutien et son regard extérieur bénéfique dans l'amélioration du manuscrit.

Bien que le mot soit trop faible pour exprimer ma gratitude, je remercie mes parents, ma famille, et toutes les personnes de mon entourage proche et moins proche (une pensée pour les "expats", le pâté vaincra !) pour leurs chaleureux encouragements et leurs soutiens. Merci de m'avoir supporté, pour certaines dans tous les sens du terme.

Et enfin, je remercie les membres du jury. Merci aussi à ces petits être ailés qui, malgré leur travail de titan pour assurer leur survie et ravir nos papilles gustatives, ont collaboré et permis le bon déroulement de ces études. Comme on me le dit souvent :

"Les abeilles, c'est important. Il faut les sauvegarder !"

Résumé

Quand un insecte vole, l'image des objets à l'entour défile sur sa rétine. De nombreuses expériences ont montré que ce défilement angulaire (flux optique) joue un rôle majeur dans le contrôle du vol. Les insectes semblent maintenir le flux optique perçu à une valeur préférée, les conduisant à adopter une position et une vitesse "de sécurité".

Nous avons élaboré un modèle basé sur le principe de "régulation du flux optique" proposé précédemment par notre laboratoire, et capable de rendre compte d'observations et de résultats d'expériences réalisées auparavant chez les insectes.

Nous avons ensuite réalisé des expériences comportementales sur des abeilles en vol libre, en environnement contrôlé, visant à mettre en défaut le modèle proposé. Nos résultats révèlent un lien étroit entre flux optique ventral et hauteur de vol. Ils montrent aussi que l'abeille est sensible au flux optique dorsal et enfin que l'abeille adapte sa vitesse à l'encombrement de l'environnement dans les plans vertical et horizontal. Tous ces résultats étayent le modèle proposé. Cependant une expérience finale suggère qu'au delà de l'aspect "réflexe" du contrôle du vol, l'apprentissage joue un rôle et module le comportement de vol. Ceci impose d'inclure un élément "cognitif" au schéma proposé.

Cette thèse décrit, pour la première fois sous la forme d'un schéma fonctionnel, les principes mis en œuvre dans le contrôle 3D du vol d'un insecte par le flux optique. Le caractère explicite du modèle proposé, d'une part ouvre la voie à de nouvelles expériences comportementales susceptibles de le mettre en défaut ou d'en préciser les limites, d'autre part le rend directement applicable à la robotique mobile, aérienne ou spatiale.

Mots clés : flux optique, abeille, vol, contrôle de la vitesse, évitement d'obstacles.

Abstract

When an insect flies in its environment, the image of the surrounding objects moves on its retina. Several studies have shown that this angular movement, called "optic flow", plays a major role in the insect flight control. Flying insects seem to maintain the perceived optic flow at a preferred value, which makes them choose a "safe" position and a "safe" speed.

We first designed a model based on the "optic flow regulation principle" recently proposed at our laboratory, which can account for observations and results previously shown on insects.

We then performed behavioral experiments using free flying bees in controlled environments, which aimed at refuting the proposed model. Our results show a direct link between the ventral optic flow and the flight height. They also show that the honeybee is sensitive to the dorsal optic flow and that the honeybee can adjust its speed according to the cluttering of the environment in both the vertical and horizontal planes. All these results support the proposed model.

The results of a last experiment suggest, however, that beyond the "reflex" part of the flight control system, a learning process may play a role and modulate the flight behavior. This last point requires that a learning process be incorporated into the model.

This thesis for the first time proposes an explicit and functional scheme based on optic flow, describing the principles involved in the 3D flight control system of an insect. This model suggests new behavioral experiments liable to fault it. Because this model is explicit, it may be directly implemented onboard aerial or spatial robots.

Keywords : optic flow, honeybee, insect flight, speed control, collision avoidance.

Publications et communications

Revue scientifique avec comité de lecture

Portelli G, Serres, J, Ruffier F, & Franceschini N (2010) Modelling honeybee visual guidance in a 3-D environment. *Journal of Physiology - Paris*, 104(1-2) :27-39.

Portelli G, Ruffier F, & Franceschini N (2010) Honeybees change their height to restore their Optic Flow. *Journal of Comparative Physiology A*, 196(4) :307-313.

Portelli G, Ruffier F, & Franceschini N (2011) Honeybees follow the surface, floor or roof, providing the highest experienced optic flow during training. *En préparation*.

Portelli G, Ruffier F, Roubieu FL, & Franceschini N (2011) Honeybees' speed depends on dorsal as well as lateral, ventral and frontal optic flows. *PLoS ONE* 6(5) : e19486.

Conférences internationales

Ruffier F, **Portelli G**, Serres J, Viollet S, & Franceschini N (2010) From Bees' surface following to Lunar landing. *ESF Conf. Functional Neurobiology in Minibrains : From Flies to Robots and Back Again* 17-22 October 2010, Sant Feliu de Guixols, Spain.

Portelli G, Ruffier F, Serres J, & Franceschini N (2009) A bee in the corridor : joint speed control and lateral obstacle avoidance. *"Visual Processing in Insects : From Anatomy to Behavior"* Conf. Janelia Farm Research, Campus, HHMI (USA).

Portelli G, Serres J, Ruffier F, & Franceschini N (2008) A 3D insect-inspired visual autopilot for corridor-following. In proceedings of *the second IEEE RAS/EMBS*

International Conference on Biomedical robotics and Biomechatronics (BIOROB), (Scottsdale, Arizona, USA, Oct. 19-22), paper n°57.

Conférences nationales

Portelli G, Ruffier F, & Franceschini N (2010) Evidence for ventral optic flow regulation in honeybees. *Neurosciences Computationnelles, Neurocomp2010*, Lyon.

Portelli G, Serres J, Ruffier F, & Franceschini N (2009) Pilote automatique bio-inspiré pour la navigation en 3D. *7ème Journées Nationales de la Recherche en Robotique (JNRR'09)*, Neuvy-sur-Barangeon, 04-06 novembre 2009.

Ruffier F, Serres J, **Portelli G**, & Franceschini N (2009) Boucles visuo-motrices bio-mimétiques pour le pilotage automatique de micro-aéronefs. *7ème Journées Nationales de la Recherche en Robotique (JNRR'09)*, Neuvy-sur-Barangeon, 04-06 novembre 2009.

Portelli G, Serres J, Ruffier F, & Franceschini N (2009) Piloting with an insect-based visual autopilot. *2009 RTP Bionique meeting, entitled "Moving in fluids for animals and robots : physics, (bio)mechanics, control and perception"*.

Portelli G, Serres J, Ruffier F, & Franceschini N (2008) 3D Navigation with an insect-inspired autopilot. *Neurosciences Computationnelles, Neurocomp2008*, Marseille, Oct. 8-11.

Portelli G, Serres J, Ruffier F, & Franceschini N (2008) Un pilote automatique inspiré des insectes pour la navigation 3D dans un tunnel. *Acte de la 4ème journée de l'Ecole Doctorale Sciences du Mouvement Humain (EDSMH)*, Avignon, 23 Mai).

Posters

Portelli G, Serres J, Ruffier F, & Franceschini N (2011) Honeybees height control and optic flow. *10ième colloque de la Société des Neurosciences*, Marseille, 24-27 mai 2011.

Portelli G, Serres J, Ruffier F, & Franceschini N (2009) Pilote automatique

bio-inspiré pour la navigation en 3D. *7ème Journées Nationales de la Recherche en Robotique (JNRR-09)*, Neuvy-sur-Barangeon, 04-06 novembre 2009.

Portelli G, Serres J, Ruffier F, & Franceschini N (2009) Flying in 3D with an insect based visual autopilot. *Visual Processing in Insects : From Anatomy to Behavior II*. Janelia Farm, May 2009, Washington DC, USA.

Table des matières

1	Introduction	19
1.1	Le flux optique : définition	20
1.1.1	Le flux optique de rotation	21
1.1.2	Le flux optique de translation	22
1.2	La vision chez les insectes	24
1.2.1	L'œil composé	24
1.2.2	L'œil de l'abeille	26
1.2.3	Le système visuel : les lobes optiques	30
1.3	La perception du flux optique	32
1.3.1	Détecteur Élémentaire de Mouvement (DEM) : le corrélateur .	33
1.3.2	Détecteur Élémentaire de Mouvement (DEM) : le DEM "de Franceschini"	36
1.4	Le flux optique et le contrôle du vol des insectes	38
1.4.1	Flux optique de rotation et stabilisation du vol : la réponse optomotrice	38
1.4.2	Flux optique de translation et évitement d'obstacles	39
1.5	Hypothèse sur le contrôle du vol chez les insectes et modélisation . .	40
1.5.1	Le contrôle de la hauteur de vol : OCTAVE	41
1.5.2	L'hypothèse d'équilibrage des flux optiques	44
1.5.3	L'hypothèse de régulation du flux optique dans le plan horizontal	45
1.5.4	Le contrôle de la vitesse d'avance et de la position latérale : LORAI	46
1.6	Objectifs de la thèse	49

2	Article I. Modelling honeybee visual guidance in a 3-D environment	51
2.1	Abstract	53
2.2	Introduction	54
2.3	Dynamical model for bees' flight	55
2.3.1	Bees' Surge dynamics	56
2.3.2	Bees' Sway dynamics	57
2.3.3	Bees' Heave dynamics	57
2.3.4	Calculating the gain between the wing stroke amplitude and the lift	57
2.3.5	The Linearized Flying Bee model	58
2.4	Simulation set-up	60
2.4.1	Simulated 3-D environment	60
2.4.2	Optic flow generated by the bee's own motion	60
2.4.3	OF sensors on board the simulated bee	62
2.5	The ALIS autopilot	63
2.5.1	Forward speed control and forward speed criterion	64
2.5.2	Positioning control and positioning criterion	65
2.6	Simulation results	67
2.6.1	Automatic tunnel-following	67
2.6.2	Effect of the local absence of contrast on one of the internal faces of the tunnel	67
2.6.3	Automatic terrain-following	70
2.6.4	Automatic speed control in horizontally and/or vertically tape- red tunnels	72
2.7	Conclusions	78
2.8	Acknowledgments	80
3	Article II. Honeybees change their height to restore their optic flow	81
3.1	Abstract	83
3.2	Introduction	83

3.3	Materials and methods	85
3.3.1	Flight tunnel	85
3.3.2	Pattern	85
3.3.3	Experimental procedure	86
3.3.4	Video recordings and flight path analysis	86
3.3.5	Statistical analysis	87
3.4	Results	88
3.5	Discussion	92
3.5.1	Ventral optic flow is restored during the first phase	92
3.5.2	Height control versus speed control	93
3.5.3	Decrease in the optic flow during the 2nd phase	94
3.6	Acknowledgments	96
4	Article III. Honeybees follow the surface, floor or roof, providing the highest experienced optic flow during training	99
4.1	Abstract	101
4.2	Introduction	102
4.3	Materials and methods	103
4.3.1	Flight tunnel	103
4.3.2	Pattern	105
4.3.3	Experimental procedure	105
4.3.4	Video recordings and flight path analysis	107
4.4	Results	107
4.5	Discussion	109
4.5.1	Honeybees follow the floor or the roof	111
4.5.2	Dorsal optic flow is involved in the flight control	113
4.5.3	Flight control is influenced by learning	114
4.6	Acknowledgments	116
5	Article IV. Honeybees' speed depends on dorsal as well as lateral, ventral and frontal optic flows	117

5.1	Abstract	119
5.2	Introduction	120
5.3	Materials and methods	122
5.3.1	Doubly tapered flight tunnel	122
5.3.2	Pattern	124
5.3.3	Experimental procedure	124
5.3.4	Video recordings and flight path analysis	125
5.3.5	Analysis	126
5.4	Results	128
5.5	Discussion	132
5.5.1	Honeybees adjusted their speed in the same way, regardless of whether the tunnel narrowed vertically or horizontally.	133
5.5.2	Maintaining the perceived optic flows at a constant level.	135
5.6	Acknowledgements	141
6	Discussion et conclusion	143
6.1	Le modèle ALIS : <i>AutopiLot using an Insect based vision System</i>	144
6.1.1	Le contrôle de la position : position latérale et hauteur sol	145
6.1.2	Le contrôle de la vitesse	148
6.2	Le contrôle du vol chez l'insecte : hauteur et vitesse de vol	150
6.2.1	Le contrôle de la hauteur : le flux optique ventral	150
6.2.2	Le contrôle de la hauteur : le flux optique dorsal	153
6.2.3	Le contrôle de la vitesse	156
6.3	Les limites du modèle ALIS	158
6.3.1	Un modèle dynamique simplifié	158
6.3.2	Un système visuel simplifié	159
6.3.3	L'apprentissage : un nouveau paramètre dans le contrôle du vol	160
6.4	Conclusion	162
	Bibliographie	165





Chapitre 1

Introduction

Les études ici présentées s'inscrivent dans la lignée des recherches menées depuis des décennies visant à mieux comprendre les mécanismes permettant à un insecte de voler librement dans son environnement, toujours complexe (abeille : Srinivasan *et al.* 1996, 2000; Serres *et al.* 2008b; Srinivasan 2010, 2011 ; drosophile : David 1982; Egelhaaf and Borst 1993; Borst 2009; Straw *et al.* 2010 ; voir également les articles de synthèse : Collett *et al.* 1993; Borst and Haag 2002; Franceschini *et al.* 2007; Taylor and Krapp 2007; Franceschini *et al.* 2009; Borst *et al.* 2010). Nous abordons donc le problème de la navigation en milieu inconnu, qui nécessite en particulier l'évitement d'obstacles basé sur le guidage visuel. En dépit de leur système nerveux minimaliste, dotés d'un cerveau comprenant moins d'un million de neurones (Strausfeld, 1976; Menzel and Giurfa, 2001), certains insectes, notamment les abeilles (*Apis mellifera*) exhibent une variété impressionnante de comportements, impliquant même des phénomènes de communication (von Frisch, 1974, 1994), d'apprentissage et de mémoire (Benard *et al.*, 2006; Giurfa, 2007; Benard and Giurfa, 2008) ; dans le cadre de leur tâche de collecte de nourriture pour subvenir aux besoins et à la survie de la ruche. Sans parler des capacités cognitives insoupçonnées des abeilles (Menzel and Giurfa, 2001), les insectes volants évoluent en toute sécurité dans des environnements remplis d'obstacles ; de la petite drosophile en passant par la mouche domestique, jusqu'aux papillons et libellules. Ils évitent les obstacles se présentant sur leur chemin, composent avec les vents, pourchassent leurs proies - ou leur congénères pour la reproduction - tout ceci avec une agilité étonnante. Une virtuosité qui n'a d'égal chez aucun robot autonome

construit par l'Homme aujourd'hui. Comment de si petits êtres peuvent-ils réaliser de telles prouesses de pilotage ? Quels types d'informations extraient-ils de leur environnement ? Comment ces informations sont-elles utilisées pour réaliser ces contrôles de haut vol ?

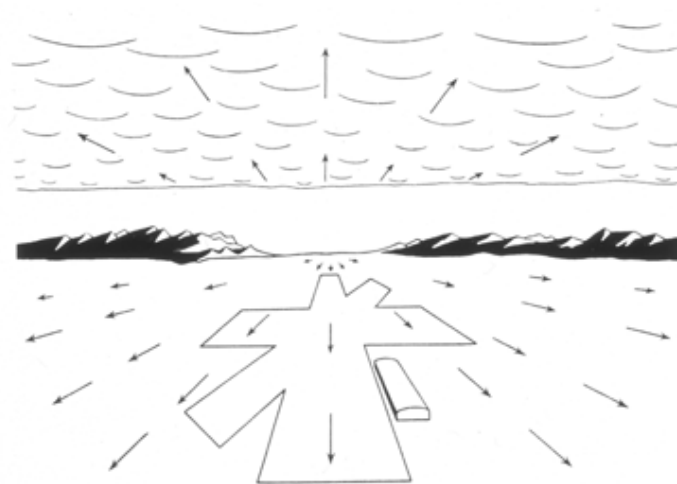


FIGURE 1.1: Dessin représentant le champ de flux optique généré sur la rétine d'un pilote humain en phase d'atterrissage. Les vecteurs représentent le sens et le module du vecteur *vitesse angulaire* de chaque front contrasté présent dans l'environnement. le point situé au centre de l'image correspond à la direction du mouvement propre de l'avion. Ce point, pour lequel la vitesse angulaire est nulle, est appelé "foyer d'expansion" ou "pôle" du flux optique (d'après Gibson (1950)).

1.1 Le flux optique : définition

Les animaux dotés d'un système locomoteur, évoluent dans leur environnement de façon appropriée via la perception d'informations disponibles naturellement. Ces informations peuvent être tactiles, odorantes, mais aussi visuelles. Le fait de se mouvoir dans un environnement complexe engendre un "mouvement relatif" des objets composant cet environnement. La *vision du mouvement* renvoie à l'animal des informations relatives à la structure de l'environnement dans les trois dimensions et aux mouvements propres du sujet (Gibson, 1950; Koenderink, 1986). Une fois le sujet en mouvement, les objets texturés de l'environnement défilent sur l'œil du sujet à une *vitesse angulaire* caractéristique (Gibson, 1950). Cette vitesse angulaire, perçue comme

un défilement optique, est appelée *flux optique*. Ce flux optique peut être représenté par un champ de vecteurs de *vitesse angulaire*. Ce champ de vecteurs est en général complexe car il résulte des mouvements relatifs du sujet par rapport aux objets (fixes ou mobiles) composant l'environnement, et de la structure même de l'environnement dans les trois dimensions (Fig.1.1).

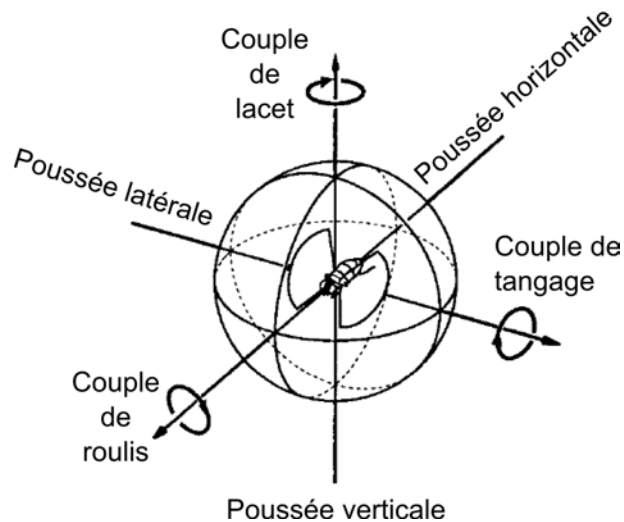


FIGURE 1.2: Schéma représentant les six forces et moments agissant sur les degrés de liberté d'un insecte volant : trois degrés de liberté en translation et trois degrés de liberté en rotation.(Modifié d'après Krapp *et al.* (1998)).

Le vecteur de flux optique $\vec{\omega}$ se définit à partir d'une structure de champ vectoriel dont les caractéristiques dépendent de la nature du mouvement (Koenderink and van Doorn, 1987b,a). Dans un espace tridimensionnel, un sujet peut se mouvoir suivant six directions, appelées *degrés de liberté* : trois degrés de liberté en *translation* et trois degrés de liberté en *rotation* (Fig.1.2). Chaque mouvement de l'animal engendre un champ de flux optique caractéristique et spécifique (Fig.1.3). Lors d'un mouvement complexe, les différents champs se superposent. Le champ de vecteurs résultant est alors la sommation vectorielle des composantes des mouvements de rotation et de translation :

$$\omega = \omega_{Rotation} + \omega_{Translation}$$

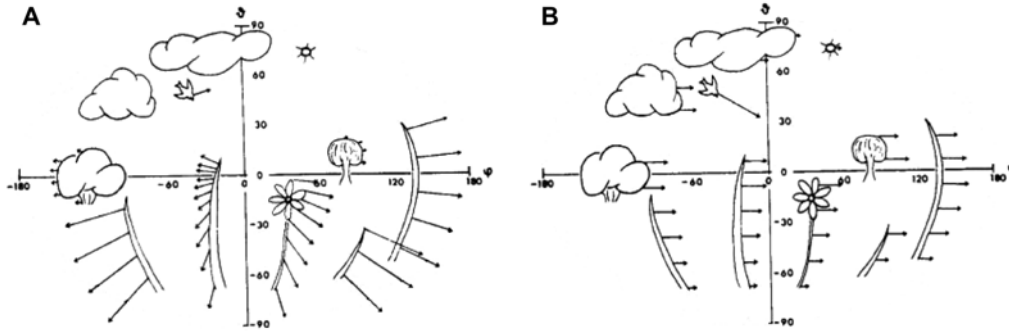


FIGURE 1.3: Illustration de la structure du flux optique selon le type de mouvement du sujet. (A) Si le sujet se déplace en *translation* vers le centre O, les objets génèrent un flux optique d'autant plus important qu'ils sont proches et latéraux. Les objets lointains génèrent un flux optique faible, voir nul pour ceux situés à l'infini (par exemple le soleil). (B) Si au contraire le sujet effectue une rotation pure (ici autour de son axe vertical), tous les objets de l'environnement, proches ou éloignés, génèrent le même flux optique. (D'après Buchner (1984)).

1.1.1 Le flux optique de rotation

Dans un mouvement de rotation pure du sujet, autour de son axe de roulis par exemple (Fig. 1.4B), le flux optique généré ne va dépendre que de :

- la vitesse de rotation du sujet Ω autour de son axe de roulis $\vec{\Omega}_{roulis}$.
- la position en élévation Θ de l'objet considéré,
- la position en azimut Ψ de l'objet considéré,

Dans le champ visuel, par rapport à l'axe de rotation, ce flux optique de rotation varie de zéro (pour $\Psi = 0$ deg) à un maximum (pour $\Psi = 90$ deg). La valeur du flux optique de rotation $\omega_{Rotation}$ d'un objet aux positions (Θ, Ψ) dans le champ visuel peut alors s'écrire :

$$\omega_{Rotation} = \Omega_{roulis} \times \sqrt{(1 - \cos^2\Psi \times \cos^2\Theta)} \quad (1.1)$$

L'équation 1.1 montre en particulier que le flux optique de rotation est *indépendant de la distance relative entre le sujet et les objets considérés*. Dans une direction (Θ, Ψ) donnée, l'arbre proche "tourne" à la même vitesse angulaire que le soleil.

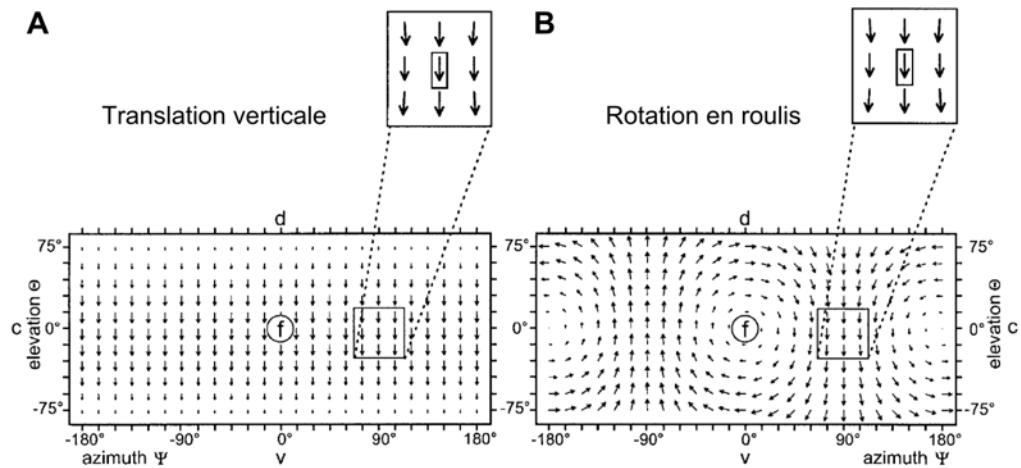


FIGURE 1.4: Projection de Mercator des champs de flux optique générés par un sujet en mouvement de translation verticale (**A**) et de rotation en roulis (**B**). Pour simplifier, on considère ici un environnement structuré où tous les objets sont à la même distance. Le sujet est alors supposé être au centre de la sphère unitaire du champ visuel. Les positions dans l'espace sont définies par l'angle d'azimut Ψ et l'angle d'élévation Θ . Le f entouré (frontal) représente la direction de l'orientation du regard; c la partie caudale, d la partie dorsale, v la partie ventrale, du champ visuel. Globalement, les deux champs de flux optique peuvent être facilement différenciés. Mais si l'on considère une analyse *locale* du flux optique, dans la zone représentée par les carrés, on ne voit plus aucune différence : c'est le "problème d'ouverture". Seule une analyse *globale* du flux optique permet d'éviter ce problème. (D'après Krapp *et al.* (1998)).

1.1.2 Le flux optique de translation

Dans un mouvement de translation pure, par exemple lors d'une *translation verticale* suivant l'axe z (Fig.1.4A), correspondant donc à une montée pure, le champ de flux optique généré va dépendre de :

- la vitesse de translation \vec{V} du sujet,
- la distance relative entre le sujet et l'objet D ,
- l'angle de visée (ici l'angle d'élévation Θ) entre la direction de visée de l'objet dans le champ visuel et la direction du déplacement \vec{V} .

Dans le champ visuel, on peut noter l'existence de deux points particuliers : le foyer d'expansion situé dans la direction du mouvement et d'où les vecteurs de flux optique

$\vec{\omega}$ divergent, et à l'opposé, le foyer de contraction où les vecteurs de flux optique $\vec{\omega}$ convergent. En ces points particuliers le flux optique est nul. Dans un mouvement de translation pure, suivant l'axe vertical z par exemple, le flux optique de translation peut s'écrire :

$$\omega_{Translation} = \frac{V}{D} \times \sin\Theta \quad (1.2)$$

Contrairement au cas précédent (*rotation pure*), le défilement angulaire engendré par une *translation pure* dépend à la fois de la *vitesse d'avance* et de la *distance* aux objets de l'environnement (Eq.1.2). Le flux optique de translation peut donc être interprété comme un indice de dangerosité vis-à-vis des objets présents dans l'environnement.

1.2 La vision chez les insectes

Afin de naviguer en sécurité dans leur environnement et d'accomplir leurs tâches vitales comme la recherche de nourriture ou de proies, le retour au nid pour les insectes sociaux, la détection et la rencontre d'un partenaire sexuel pour assurer la reproduction, les insectes en vol ont accès à plusieurs modalités sensorielles : l'olfaction via leurs antennes, la mécanoréception via les antennes et les nombreux cils recouvrant le corps et les ailes, les balanciers (chez les Diptères uniquement), et surtout la vision grâce à leurs yeux composés et leurs deux ou trois ocelles (Revue : Taylor and Krapp, 2007). L'œil composé d'un insecte est bien différent de l'œil camérolaire des céphalopodes, des arachnides ou des vertébrés, dans lequel la lumière, captée par une lentille unique, est projetée sur une mosaïque de photorécepteurs, la rétine. L'œil composé est constitué de la répétition d'une multitude d'unités appelées ommatidies dont l'entrée optique est une micro-lentille constituant la "facette". Bien que l'optique diffère, la fonction reste identique : projeter une image ordonnée du monde extérieur sur une mosaïque de photorécepteurs.

1.2.1 L'œil composé

L'œil des insectes est constitué non pas d'un seul couple lentille-rétine, mais de la juxtaposition d'une multitude de lentilles, derrière chacune desquelles sont positionnés quelques récepteurs. Le couple lentille-photorécepteurs, appelé ommatidie, est une véritable unité fonctionnelle. La plupart des yeux composés peuvent être classés suivant deux types distincts, selon la formation de l'image optique :

- l'*œil à apposition*, dans lequel les photorécepteurs sont situés au sein d'ommatidies optiquement isolées les unes des autres (Fig.1.5A),
- l'*œil à superposition*, dans lequel la partie optique (plus complexe) est séparée de la partie photoréceptrice par une zone transparente, et permet à plusieurs lentilles de focaliser sur un même photorécepteur la lumière provenant d'axes optiques parallèles (Fig.1.5B).

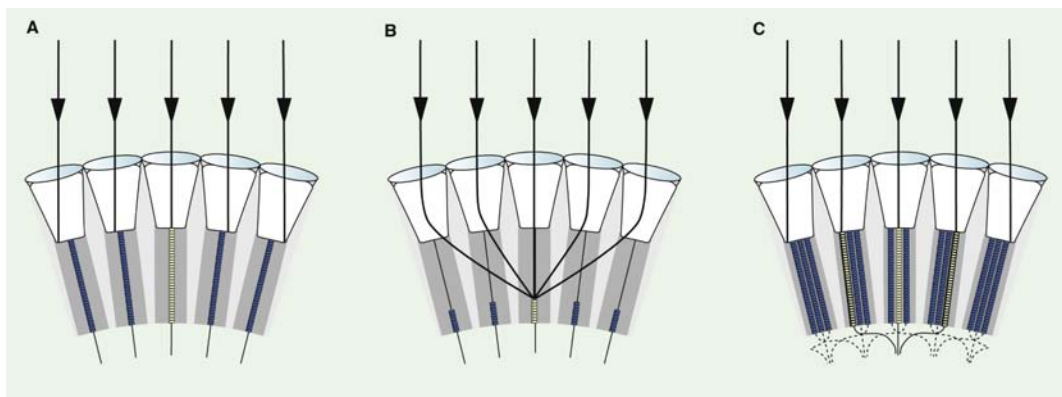


FIGURE 1.5: Les trois principaux types d'œil composé. (A) L'œil à apposition. Chaque ommatidie est une unité fonctionnelle isolée optiquement. (B) L'œil à superposition. La partie optique des ommatidies est séparée de la partie photoréceptrice par une zone transparente permettant d'intégrer la lumière de plusieurs lentilles comme un même appareil optique. (C) L'œil à superposition neurale des Diptères. De structure identique à l'œil à apposition, les photorécepteurs (ici en jaune) partageant un même axe optique sont interconnectés entre eux formant ainsi une chaîne visuelle plus sensible. (D'après Borst (2009))

Les yeux à superposition qui permettent l'intégration de la lumière provenant de plusieurs lentilles, se retrouvent souvent parmi les insectes nocturnes ou crépusculaires, comme certains papillons. Les yeux à apposition représentent l'œil typique que

l'on retrouve chez la plupart des insectes diurnes comme les sauterelles, les abeilles, les bourdons, les guêpes, les papillons.

Chaque ommatidie est composée d'une lentille qui va concentrer la lumière provenant de l'environnement sur des cellules photoréceptrices agencées en cercle. La partie photosensible (le rhabdomère) de chaque photorécepteur, qui contient un pigment photosensible, est la plupart du temps juxtaposée au rhabdomère d'un autre photorécepteur, l'ensemble des rhabdomères (entre 8 et 9) formant alors un seul guide de lumière : le rhabdome (Fig.1.6). C'est le cas en particulier chez l'abeille. Les rhabdomères peuvent aussi être séparés, comme c'est le cas chez les diptères (les mouches) (Fig.1.6). Dans ce dernier cas, les photorécepteurs situés derrière la lentille d'une *même* ommatidie ont des axes optiques différents. Mais, des photorécepteurs d'ommatidies *voisines* peuvent avoir des axes optiques parallèles. En connectant ces photorécepteurs aux axes optiques parallèles à la même cible post-synaptique, il est alors possible d'améliorer la sensibilité sans pour autant dégrader l'acuité visuelle (Kirschfeld, 1967). C'est le mécanisme de superposition neurale (Fig.1.5C).

1.2.2 L'œil de l'abeille

Dans le cas particulier de l'abeille *Apis Mellifera*, l'ouvrière possède ~ 4500 ommatidies. Chaque ommatidie a son propre axe optique et chacune de ses 9 cellules photoréceptrices voit la même et unique portion angulaire de l'environnement. Ainsi est créé un échantillonnage spatial du monde environnant, dont le pas angulaire correspond à l'angle séparant l'axe optique d'une ommatidie et celui de la voisine : l'*angle interommatidial* $\Delta\varphi$ (Fig.1.7). La valeur de l'angle inter-ommatidial varie suivant la région de l'œil considérée : $\Delta\varphi = 3,5$ deg dans les régions latérales, $\Delta\varphi = 1.9$ deg dans les régions frontales (Seidl, 1982). Plus l'angle inter-ommatidial est faible plus la distance à laquelle les objets (fleurs, proies, prédateurs) peuvent être détectés est grande (Land, 1997). Du fait de la taille réduite de la lentille d'une ommatidie, un phénomène de diffraction se produit, qui est à l'origine de la directivité angulaire d'une ommatidie (Götz, 1964; Franceschini and Kirschfeld, 1971; Land, 1997).

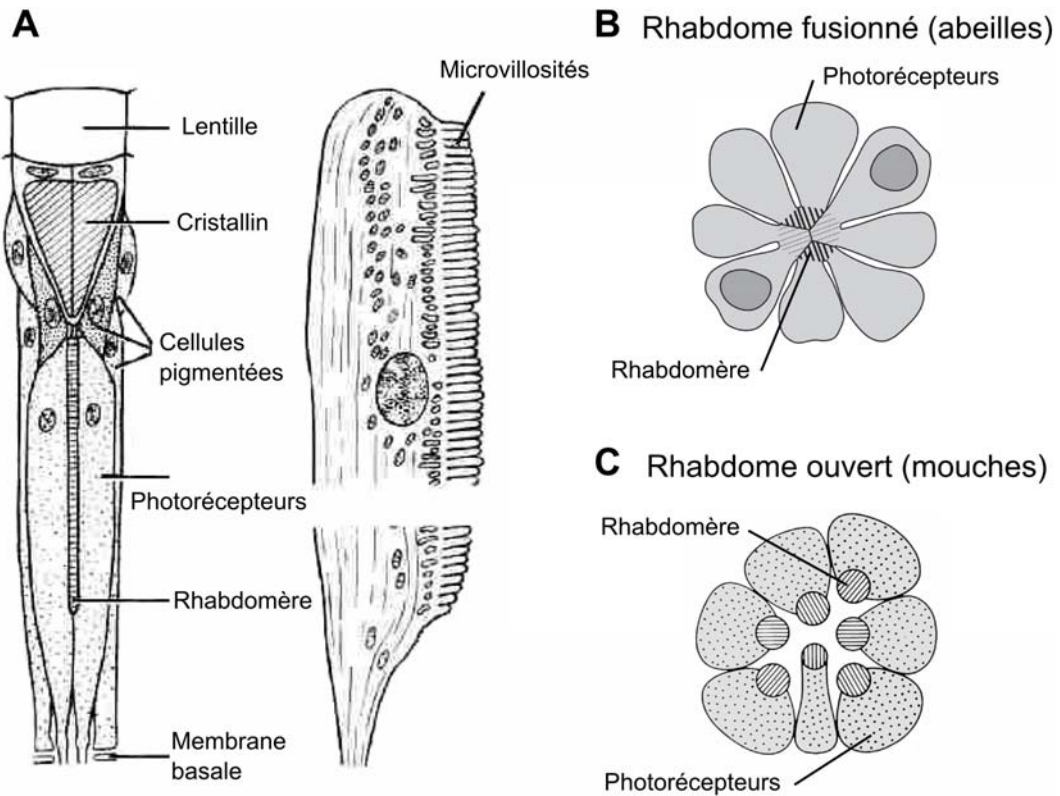


FIGURE 1.6: (A) Coupe longitudinale schématique d'une ommatidie. Cette unité fonctionnelle est composée d'une lentille et d'un cristallin concentrant la lumière sur des cellules photoréceptrices. La partie photosensible contenant les photopigments se situe au niveau des microvillosités. Les photorécepteurs sont agencés en cercle. (B) Chez l'abeille, les rhabdomères sont "fusionnés" formant un guide de lumière unique : le rhabdome. (C) Chez les mouches, les rhabdomères sont séparés. Chaque rhabdomère, donc chaque cellule photoréceptrice, possède alors son axe optique propre. (d'après Collins (1997))

Cette directivité a la forme d'une gaussoïde de révolution, que l'on caractérise par sa largeur à mi-hauteur : l' "angle d'acceptance" $\Delta\rho$ (Fig.1.7). La valeur de $\Delta\rho$, chez l'abeille, est de ~ 2.6 deg dans les régions frontales de l'œil (Laughlin and Horridge, 1971; Labhart, 1980), et suit les variations de l'angle inter-ommatidial $\Delta\varphi$ d'une région à l'autre de l'œil. On peut dire que l'œil composé d'une abeille présente une résolution spatiale relativement faible en comparaison de celle de l'Homme (environ 100 fois plus faible), mais en revanche il possède une résolution temporelle beaucoup plus fine (environ 100 Hz pour la vision de couleurs (Srinivasan and Lehrer, 1985), et environ 200 Hz pour des patterns achromatiques en mouvement (Srinivasan and

Lehrer, 1984).

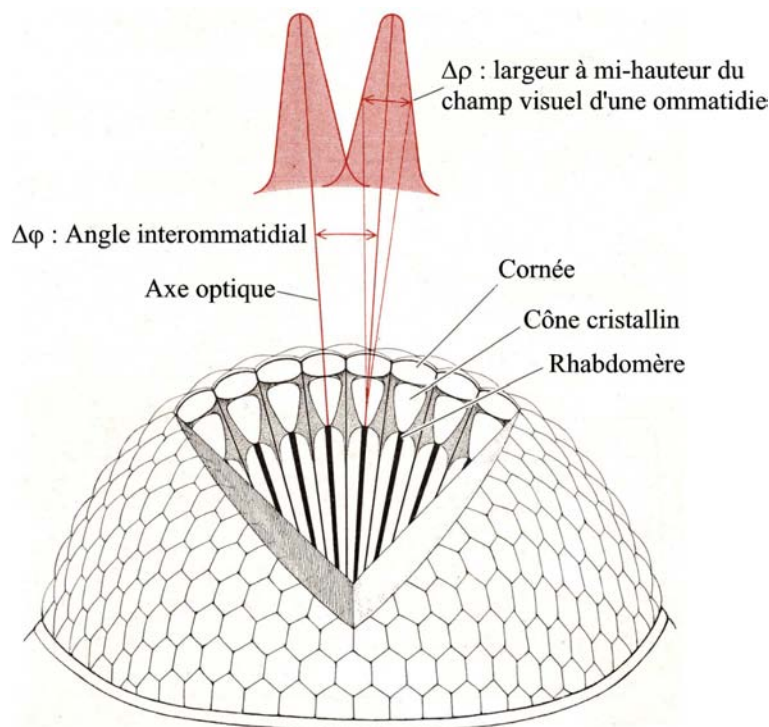


FIGURE 1.7: Schéma d'un œil composé. Cet œil est formé par la répétition d'unités élémentaires fonctionnelles : les ommatidies. A chaque ommatidie est associé un axe optique spécifique qui est séparé de celui d'une ommatidie voisine par l'angle interommatidial $\Delta\varphi$. Cet angle varie suivant la région de l'œil considérée : plus petit dans les régions frontales (~ 1 deg) que dans les régions latérales (~ 4 deg)(Seidl, 1982). La directivité de l'ommatidie est caractérisée par une gaussienne de largeur à mi-hauteur $\Delta\rho$ (l'angle d'acceptance), dont la valeur est sensiblement égale à celle de l'angle $\Delta\varphi$. (D'après Horridge (1977)).

La vision chromatique des abeilles fut démontrée dès le début du $XX^{\text{ième}}$ siècle (Turner, 1910; von Frisch, 1914). A l'aide d'un simple protocole expérimental, von Frisch (1914) montra que des abeilles ayant reçu une récompense de solution sucrée déposée sur un carton de couleur étaient capables de reconnaître et de choisir de façon préférentielle cette couleur parmi des cartons achromatiques dont l'intensité (variable achromatique) était la même que celle du carton de couleur récompensé. A partir de cette expérience de base, von Frisch put caractériser le spectre visuel de l'abeille, dont on sait aujourd'hui qu'il s'étend du proche ultraviolet (300 nm) à l'orange - rouge (650 nm). Dans une ommatidie d'abeille ouvrière, on retrouve 9

photorécepteurs organisés de façon concentrique. Ces photorécepteurs n'ont pas tous la même sensibilité spectrale et sont classés suivant trois types (von Helversen, 1972; Backhaus, 1991; Menzel and Backhaus, 1991), caractérisés par leur pic de sensibilité spectrale (Fig.1.8) :

- photorécepteur ultra-violet (UV), avec une sensibilité maximale à $\lambda = 340$ nm,
- photorécepteur bleu (B), avec une sensibilité maximale à $\lambda = 440$ nm,
- photorécepteur vert (G), avec une sensibilité maximale à $\lambda = 550$ nm.

Chaque ommatidie n'est cependant pas composée des mêmes 9 photorécepteurs : les ommatidies se classent en trois types différents selon leur composition en classes de photorécepteurs (Wakakuwa *et al.*, 2005). Ces trois types d'ommatidies contiennent toutes 6 photorécepteurs verts et un photorécepteur basal, plus petit, dont la sensibilité spectrale n'est pas encore totalement établie (il semblerait que ce photorécepteur soit sensible à l'ultra-violet (Wakakuwa *et al.*, 2005). Les deux photorécepteurs restants sont, selon l'ommatidie considérée (Wakakuwa *et al.*, 2005) :

- soit un photorécepteur sensible à l'ultra-violet et l'autre sensible au bleu, caractérisant les ommatidies de type I,
- soit tous deux sensibles à l'ultra-violet, caractérisant les ommatidies de type II,
- soit tous deux sensibles au bleu, caractérisant les ommatides de type III.

Même si les trois types d'ommatidies semblent être aléatoirement réparties dans l'œil de l'abeille, on note une plus forte présence des ommatidies de type II (UV) dans la région dorsale et une plus forte présence des ommatidies de type III (Bleu) dans la région ventrale. Une tendance de distribution que l'on peut rapprocher du comportement de l'abeille avec, en particulier, l'analyse de la lumière UV polarisée du ciel par la région dorsale de ses yeux (Helversen and Edrich, 1974). On sait que cette information est utilisée pour la navigation (orientation du vol) (von Frisch, 1967) et pourraient également être utilisée pour l'odométrie (estimation de la distance parcourue) (Dacke and Srinivasan, 2008).

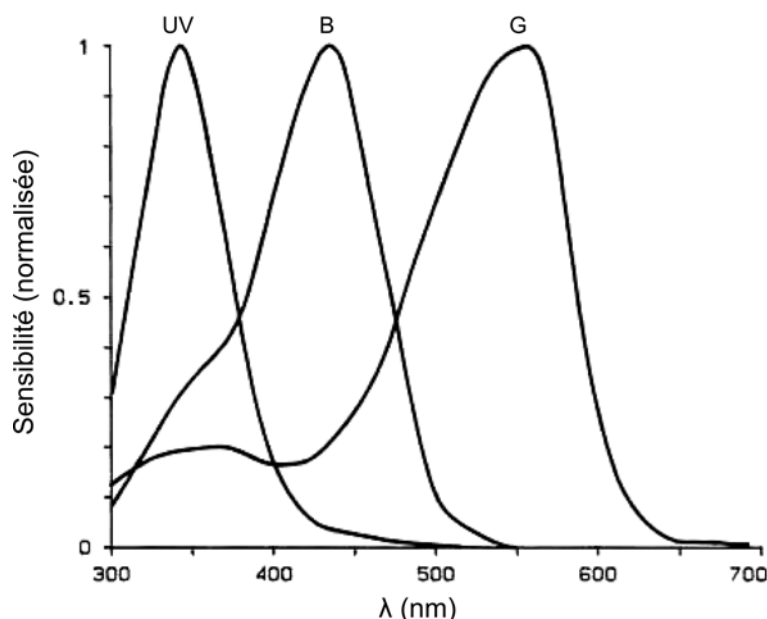


FIGURE 1.8: Sensibilités spectrales des photorécepteurs de l'abeille. Il existe trois types de photorécepteurs caractérisés par leur maximum de sensibilité spectrale : l'un dans l'ultra-violet (UV, $\lambda = 340$), l'autre dans le bleu (B, $\lambda = 440$), l'autre dans le vert (G, $\lambda = 550$) (D'après Backhaus (1991)).

La perception des couleurs par l'abeille va être fonction du niveau d'excitation relative des trois types de photorécepteurs et du traitement antagoniste ("*color opponent coding*") de ces informations au niveau central (Menzel and Backhaus, 1991). Ce traitement de type "soustractif" permet de coder la couleur. Plusieurs modèles théoriques ont montré que cet antagonisme des couleurs pouvait rendre compte des performances comportementales de la vision des couleurs des abeilles (Backhaus, 1991; Chittka, 1992). Des espaces perceptuels visant à représenter le domaine de vision des couleurs de l'abeille ont pu être proposés (Backhaus, 1991; Chittka, 1992). En parallèle de ce traitement chromatique antagoniste, il existe un traitement achromatique de type "additif" via des voies de récepteurs uniques, codant la variable "intensité". L'une de ces voies achromatiques est en particulier dédiée à la *perception du mouvement*, qui implique en majorité les photorécepteurs verts (Bishop, 1970; Menzel, 1973; Kaiser and Liske, 1974).

Chacun des photorécepteurs d'une ommatidie traduit la lumière reçue en un *potentiel de récepteur*, qui est transmis au delà de la rétine vers les diverses structures

du système visuel (ganglions optiques) aptes à traiter ces signaux pour en extraire l'information utile.

1.2.3 Le système visuel : les lobes optiques

Bien que primitif, le système nerveux sous-jacent à l'oeil composé n'en demeure pas moins complexe dans son organisation intrinsèque, ainsi que dans les traitements opérés au sein des ces structures (ganglions ou lobes optiques). De par sa facilité d'accès, le système visuel des insectes a été décortiqué sous tous ses angles, en particulier chez la mouche, modèle de prédilection. Le système visuel de la mouche, dont l'organisation générale est commune à l'ensemble des insectes volants, est composé des lobes optiques suivants : la *lamina*, la *medulla*, et la *lobula* qui, chez les diptères, est divisée en deux sous-structures : la lobula antérieure et la lobula postérieure ou "lobula plate" (Fig.1.9). Chacune de ces structures possède une anatomie particulière qui lui est propre.

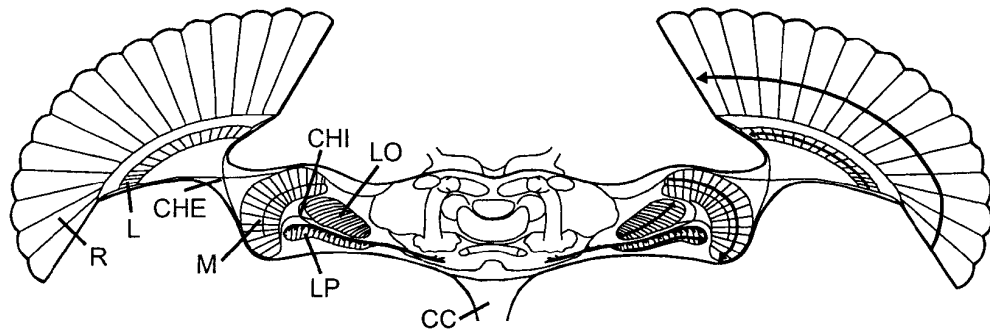


FIGURE 1.9: Schéma d'une section horizontale du système visuel de la mouche. Sont visibles la rétine (R) puis les trois lobes optiques : la lamina (L), la medulla (M), et le complexe bipartite de la lobula avec la lobula antérieure (LO) et la lobula plate (LP). Des Tractus (CHE, CHI) interconnectent les neuropiles visuels en conservant la disposition rétinotopique des colonnes dans lesquelles les signaux visuels locaux sont traités. Certains neurones à large champ de la lobula plate voient leurs projections converger vers des neurones descendants. Ces derniers transfèrent le signal à travers la connexion cervicale (CC) jusqu'aux neuropiles moteurs des ganglions thoraciques pour piloter d'une part la locomotion (marche ou vol) et d'autre part les rotations de la tête. (D'après Krapp *et al.* (1998)).

Cependant, on retrouve tout au long des lobes optiques une organisation rétinotopique des colonnes dans lesquelles les signaux visuels locaux sont traités. En d'autres

termes les informations venant d'une région donnée de l'environnement, vont être traitées par une région spécifique de la lamina, puis de la medulla, puis de la lobula. Aujourd'hui, on connaît avec précision l'anatomie et les interconnexions au sein de chaque structure et aussi entre les différentes structures (Fischbach and Dittrich, 1989; Bausenwein *et al.*, 1992; Douglass and Strausfeld, 2003)(Revue : Borst and Haag, 2002). Mais le pas vers la compréhension des traitements sous-jacents est loin d'être évident. La question du type d'interconnexions, excitatrices, inhibitrices, voire multiplicatrices, donc de la finesse de l'ensemble des traitements portés par ce réseau de neurones au sein du système visuel, reste encore assez énigmatique. Cependant, la connaissance fine de la structure est un premier pas dans la prédiction de la fonction. L'abeille partage sous de nombreux aspects l'anatomie du système visuel de la mouche. Derrière la rétine, s'enchaînent la lamina, la medulla et la lobula qui, contrairement aux mouches, n'est pas divisée en deux sous-unités (Fig.1.10). Une accessibilité du cerveau un peu moindre que chez la mouche, plus une manipulation délicate de l'animal (une abeille "occidentale" pique), n'ont sans doute pas joué en faveur de l'abeille et la connaissance du réseau neural des lobes optiques chez l'abeille n'est pas aussi fine que celle que l'on a pu obtenir chez la mouche.

1.3 La perception du flux optique

De par une approche comportementale, il a été montré que les insectes utilisent le flux optique comme indice visuel pour effectuer les tâches de navigation, d'évitement d'obstacles, et de contrôle du vol. Cette abilité sous-entend la perception et l'intégration de cette information de "flux optique" par le système nerveux.

Des études anatomiques et électrophysiologiques menées sur les lobes optiques du cerveau de la mouche ont démontré l'existence d'interneurones sensibles à la direction du mouvement, situés dans la lobula plate (Hausen, 1982a,b; Egelhaaf and Borst, 1993; Krapp *et al.*, 1998; Borst *et al.*, 2010). Dans cette lobula plate existe un groupe de soixante interneurones visuels à champ assez large, tous identifiés, appelés *cellules tangentielles de la lobula plate* (LPTCs). Chacune de ces LPTCs est sensible au mou-

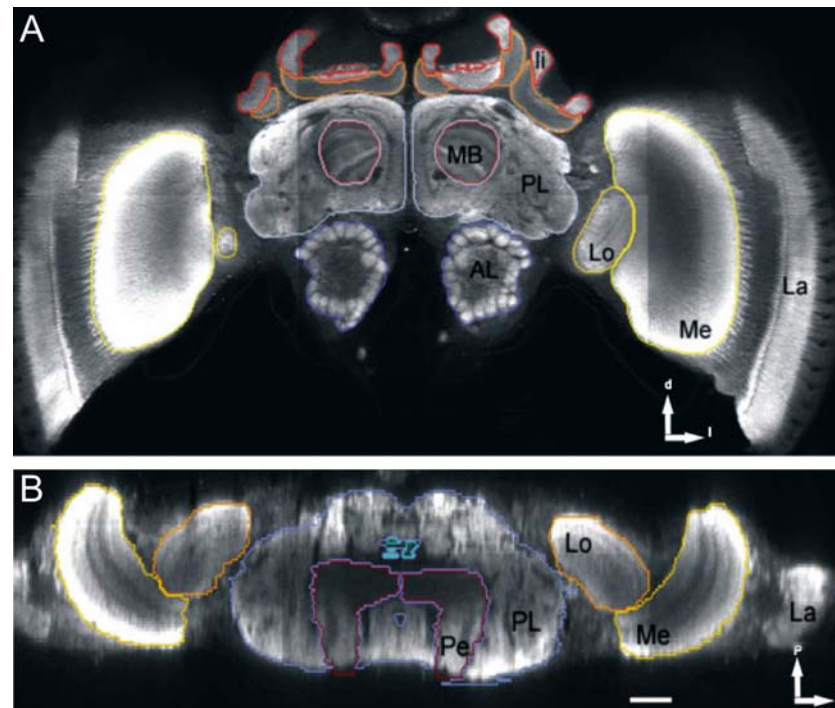


FIGURE 1.10: Images prises en microscopie confocale d'un cerveau d'abeille immunocoloré. (A) Vue frontale du cerveau, La : lamina, Me : medulla, Lo : lobula, AL : lobe antennaire, PL : lobe protocérébral, MB : corps pédonculés, li : lèvre des calices, d : dorsal, l : latéral. (B) Vue dorsale du cerveau d'une abeille, La : lamina, Me : medulla, Lo : lobula, PL : lobe protocérébral, Pe : pédoncule, p : postérieur, l : latéral. La barre d'échelle en (B) représente $200\mu m$. (D'après Brandt *et al.* (2005)).

vement dans une direction particulière. Ces cellules sont excitées par le mouvement dans leur direction préférée et sont inhibées par le mouvement dans la direction opposée. Les LPTCs d'un même œil peuvent être groupées en différentes classes selon leur direction de mouvement préférée. On note en particulier trois cellules sensibles à des mouvements horizontaux "progressifs" (c'est à dire de l'avant vers l'arrière) (cellules HS) et dix cellules sensibles à des mouvements verticaux de "haut en bas" (cellules VS) (Borst and Haag, 2002). Chez l'abeille, on a découvert récemment l'existence de neurones sensibles au mouvement, présents dans la corde nerveuse ventrale (Ibbotson, 2001). Ces neurones particuliers, appelés cellules VT (Velocity-Tuned), sont sensibles au mouvement progressif (de l'avant vers l'arrière) et leur réponse croît avec la vitesse du mouvement.

1.3.1 Détecteur Élémentaire de Mouvement (DEM) : le corrélateur

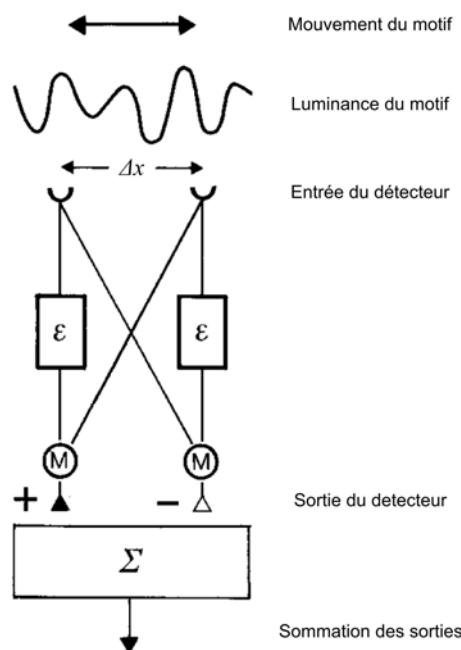


FIGURE 1.11: Représentation schématique d'un détecteur élémentaire de mouvement par corrélation. Il consiste en deux sous-unités symétriques. Les deux canaux d'entrée sont séparés spatialement d'un petit intervalle Δx . Le signal d'entrée d'une branche de chaque sous-unité est retardé d'un intervalle de temps ϵ . Dans chaque sous-unité, le signal retardé provenant d'une entrée est multiplié (M) avec le signal non-retardé provenant de l'autre entrée. La sortie finale du détecteur est obtenue par la sommation (Σ) des sorties des sous-unités. (D'après Egelhaaf and Reichardt (1987)).

L'analyse comportementale de la perception du mouvement chez le scarabée *Chlorophanus* (Hassenstein, 1951; Hassenstein and Reichardt, 1956) a permis de réaliser une avancée importante dans la compréhension de la détection du mouvement chez les insectes, avant même que l'on connaisse l'existence des "neurones détecteurs de mouvements" chez un animal. Hassenstein (1951) a analysé la réponse optomotrice de cet insecte privé du retour d'informations visuelles (feedback visuel). Dans ces conditions expérimentales, l'insecte était maintenu au point fixe et ses pattes entraînaient une boule ultralégère (le "Spangenglobus"), dont on enregistrait la rotation. L'avantage de ce système de "marche virtuelle" était que l'on pouvait présenter à l'œil de l'insecte des mouvements précis, non perturbés par la locomotion même de

l'insecte. Le mouvement des motifs présentés étant indépendant de la réaction motrice de l'animal, on parle ici d'enregistrements en "boucle ouverte". En présentant à l'insecte des séquences de motifs noir et blanc simulant un mouvement ("mouvement apparent") dans une direction particulière, Hassenstein réussit à provoquer une réponse optomotrice mesurable.

Des réponses comportementales à diverses séquences de motifs ayant des séparations angulaires variées, il déduisit que la détection du mouvement par le système nerveux devait nécessiter une interaction entre les signaux d'au moins deux ommatidies voisines. A partir de l'analyse fine des différentes "entrées-sorties", les auteurs déduisirent que le traitement fondamental effectué au sein du système nerveux devait être composé de trois étapes :

- un filtrage linéaire asymétrique des signaux des deux unités d'échantillonnage, l'un des filtres étant de type "passe-bas",
- une multiplication des signaux filtrés résultants,
- une moyenne temporelle des produits obtenus.

Ce modèle consiste donc en deux sous-unités symétriques (Fig.1.11). Les deux canaux d'entrée, soit deux ommatidies voisines soit deux photorécepteurs voisins au sein d'une même ommatidie à rhabdome ouvert, sont séparés spatialement d'un petit intervalle Δx . Le signal d'entrée d'une branche de chaque sous-unité est retardé d'un intervalle de temps ϵ (fonction de filtrage passe-bas). Dans chaque sous-unité, le signal retardé provenant d'une entrée est multiplié avec le signal non-retardé provenant de l'autre entrée. La sortie finale du détecteur est obtenue par la sommation (Σ) des sorties des sous-unités. Du fait du délai mis en jeu, d'un point de vue global, le traitement est une "*comparaison avec retard*" entre les deux signaux d'entrées. La formulation quantitative de ces traitements, conduit au concept classique de "corrélation" (Reuves : Reichardt, 1987; Egelhaaf and Reichardt, 1987). Bien que ce modèle de détection du mouvement par corrélation (Hassenstein and Reichardt, 1956; Reichardt, 1961) ait été développé à partir d'analyses du comportement de *Chlorophanus*, il a montré plus

tard qu'il pouvait rendre compte de la réponse optomotrice des mouches à des motifs périodiques ou non-périodiques en mouvement (Revue : Reichardt, 1961, 1969; Buchner, 1984). Ce modèle quantitatif a son importance historique car il a montré que le comportement d'un animal pouvait être mis en relation avec un *modèle mathématique* de traitement susceptible d'être porté par le système nerveux sous-jacent. Ces auteurs se situaient en effet à un *niveau d'explication* de processus neuronaux allant au delà du réseau neural existant, en se focalisant sur des *principes fonctionnels*.

Il s'agit précisément du niveau d'explication que l'on qualifie de nos jours (après Marr *et al.* (1982)) de "computationnel" ou "calculatoire". Ce modèle du "corrélateur" de Reichardt comporte quelques points faibles quant à la mesure du *flux optique*. La moyenne de la sortie en réponse à un mouvement continu varie en effet non seulement avec la vitesse d'un motif périodique mais aussi avec son *contraste*, son *éclairage* (Straw *et al.*, 2008) et sa *fréquence spatiale*. L'amplitude de la réponse dépend en fait de la "fréquence temporelle des contrastes" f_t elle-même égale au produit de la vitesse angulaire ω par la fréquence spatiale f_s : $f_t = \omega \times f_s$ (Landolt and Mitros, 2001; Ruffier, 2004). Ceci ne manque pas de créer des ambiguïtés néfastes pour les détecteurs de mouvement de l'insecte.

Récemment, en ajoutant des étapes de traitements biologiquement plausibles, des auteurs ont réussi à améliorer le modèle originel (Brinkworth and O'Carroll, 2009). En intégrant au modèle originel de Reichardt des étapes de phototransduction, de filtrage spatio-temporel, d'estimation et d'adaptation locale du mouvement, et d'intégration à large champ, ces auteurs ont montré que le nouveau modèle ainsi développé devenait insensible au contraste et aux fréquences spatiales des stimuli employés.

1.3.2 Détecteur Élémentaire de Mouvement (DEM) : le DEM "de Franceschini"

Parmi les soixante neurones à large champ sensibles aux mouvements dans la *lobula plate* de la mouche, Franceschini et collaborateurs (Riehle and Franceschini, 1984; Franceschini, 1985; Franceschini *et al.*, 1989) ont utilisé l'un d'eux, le neurone H1,

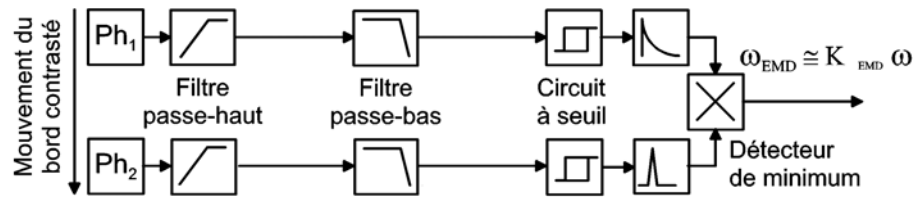


FIGURE 1.12: Schéma fonctionnel présentant le fonctionnement du DEM. Traduction en diagramme de blocs selon le principe de la mesure du retard entre les signaux. (D'après Blanes (1986); Franceschini *et al.* (1986), extrait de Ruffier (2004)).

pour analyser encore plus finement les processus élémentaires de la vision du mouvement. La méthode utilisée consistait à enregistrer l'activité unitaire de ce neurone H1 à la stimulation lumineuse successive de deux photorécepteurs voisins dans une même ommatidie. Comme ces deux photorécepteurs ont des axes optiques séparés (Kirschfeld and Franceschini, 1968), en les stimulant l'un après l'autre on crée un "micro-mouvement apparent" dans le champ visuel de l'ommatidie considérée. Les auteurs ont alors observé que la stimulation successive des deux photorécepteurs d'une seule ommatidie (parmi les 3000 que compte l'œil de la mouche) suffisait à activer le neurone H1, qui répondait par une salve de potentiels d'action à chaque présentation d'une séquence de stimulation *préférée* et ne répondait pas à la présentation de la séquence *opposée* ou présentait même une inhibition. Ceci montrait la spécificité de la réponse vis-à-vis d'un mouvement préféré et mettait en évidence la non-linéarité flagrante de la sommation des réponses élémentaires des informations arrivant sur l'arbre dendritique de ce neurone H1 à large champ. C'est en réalisant ce type d'expérience et en jouant sur des paramètres comme la durée de la stimulation et l'intervalle de temps inter stimuli que Franceschini et collaborateurs (Franceschini, 1985; Franceschini *et al.*, 1989, 1992) ont élaborer un *schéma fonctionnel* des traitements mis en jeux dans la détection du mouvement chez la mouche.

Ce *schéma fonctionnel* explicité sous la forme d'un *diagramme en blocs* (Fig.1.12) est très différent du modèle de corrélation de Reichardt décrit quelques décennies plus tôt à partir d'expériences comportementales sur des insectes marchants ou volants (voir pour revue : Reichardt, 1987). Ce "nouveau" modèle se classe plutôt parmi les algorithmes s'appuyant sur la reconnaissance de "faits saillants" (ici, un "bord

contrasté" dont le déplacement se traduit bien par un accroissement de lumière successivement sur les deux photorécepteurs), ou "token matching" au sens de Ullman (1981). Le schéma du DEM Franceschini (Blanes, 1986; Franceschini *et al.*, 1986) se traduit par la mise en correspondance d'un même bord contrasté détecté par deux photorécepteurs dont les axes optiques sont séparés d'un angle $\Delta\varphi$. Le retard, ou délai, Δt entre les signaux des deux photorécepteurs correspond au temps mis par le bord contrasté pour parcourir l'angle $\Delta\varphi$ dans le champ visuel. Si l'on considère que la vitesse angulaire de ce bord contrasté est constante durant cet intervalle de temps, la vitesse angulaire estimée, ou *flux optique*, peut alors s'écrire : $\omega = \frac{\Delta\varphi}{\Delta t}$. Ce DEM (Fig.1.12) a comme caractéristique principale d'être insensible aux fréquences spatiales et insensible au contraste. En d'autres termes, ce DEM a une réponse monotone au défilement angulaire, indépendante de la fréquence et du contraste, comme il se doit pour un véritable capteur de flux optique.

Nous avons vu au paragraphe 1.3 que l'abeille possède des neurones sensibles aux mouvements (Kaiser and Bishop, 1970; Bishop, 1970; Menzel, 1973; Ibbotson, 1991, 2001). Certains de ces neurones ont des caractéristiques particulières et notamment leur activité semble insensible à la fréquence spatiale des motifs contrastés présentés (Ibbotson, 2001), caractéristique qu'ils partagent donc avec le DEM que nous venons de décrire. Cependant, la fréquence de mesure du flux optique réalisée par le DEM, en d'autres termes le rafraîchissement de la mesure, dépend directement de la fréquence temporelle des contrastes rencontrés. Dans la suite de l'étude ici présentée sur les stratégies employées par les abeilles pour contrôler leur vol, et notamment dans le chapitre suivant exposant une modélisation du guidage visuel chez l'abeille, nous avons utilisé dans les simulations le modèle de DEM développé par Franceschini et ses collaborateurs. Après une longue controverse (e.g. Egelhaaf and Borst (1992)) des expériences récentes montrent que le modèle élaboré en 1989 par Franceschini et ses collaborateurs l'emporte clairement sur le modèle originel de Reichardt (Eichner *et al.*, 2011).

1.4 Le flux optique et le contrôle du vol des insectes

Il a été montré depuis de nombreuses années que les insectes volants utilisent l'information de *flux optique* pour contrôler leur vol. Nous avons vu que le flux optique généré par un mouvement quelconque du sujet pouvait être décomposé en deux mouvements unitaires distincts : le flux optique de rotation et le flux optique de translation (Chap.1.1). Ces deux flux optiques possèdent des propriétés propres et renseignent sur des états propres. Le flux optique de rotation n'étant dépendant que de la vitesse de rotation de l'insecte autour de ses axes de rotation, il ne peut renseigner ce dernier que sur ses variations d'*attitude* (en tangage, roulis ou lacet). Le flux optique de translation étant dépendant de la vitesse d'avance et de la distance relative entre l'objet contrasté et l'insecte lui même, ne peut renseigner l'animal que sur la "dangerosité" d'un objet de l'environnement proche. Nous avons vu aussi que les insectes possèdent tout un appareillage embarqué sous la forme d'un œil particulier et d'un système nerveux capable de percevoir et de traiter ces informations de flux optique, tant le flux optique de rotation que celui de translation (Taylor and Krapp, 2007). La question se pose alors de savoir comment ces différents flux optiques peuvent être utilisés dans le contrôle du vol chez les insectes volants. Vaste question dont cette thèse, précisément, tente de dévoiler certains aspects.

1.4.1 Flux optique de rotation et stabilisation du vol : la réponse optomotrice

Les insectes volants doivent être capables de détecter et de corriger leurs rotations intempestives autours des axes de leur corps pour stabiliser leur vol et limiter les déviations de leur direction de vol. Quand un insecte tourne autour d'un de ses axes de rotation (générant du lacet, tangage, ou roulis) l'image de l'environnement projetée sur sa rétine tourne dans une direction opposée. La plupart des insectes stabilise leur vol en détectant ces modifications de flux optique et effectue alors des ajustements du regard, puis du corps, pour les compenser. Ce comportement est connu sous le nom de réponse optomotrice et opère comme un "mécanisme de stabilisation du vol" et

de "correction de trajectoire". Par exemple, lorsqu'un insecte volant en ligne droite est dévié par l'action soudaine d'un coup de vent entraînant sa rotation en lacet vers la droite, ses yeux perçoivent une rotation de l'image vers la gauche. La réponse optomotrice permet alors à l'insecte de rester sur sa trajectoire originale en générant un mouvement antagoniste de lacet vers la gauche. Depuis une cinquantaine d'années, la réaction optomotrice en lacet a fait l'objet de nombreuses études quantitatives (sur l'abeille : Kunze (1961); Kaiser and Liske (1974); sur la mouche : Götz (1964); Reichardt (1969); Buchner (1984); sur le criquet : Spork and Preiss (1993)).

Les indices de flux optique générés par les rotations en lacet, tangage, et roulis, donnent ainsi des informations primordiales à propos des perturbations de la direction de vol, et offrent à l'insecte les moyens de rejeter ces perturbations.

1.4.2 Flux optique de translation et évitement d'obstacles

Au delà de la stabilisation en rotation leur permettant d'effectuer un vol stable, les insectes doivent être capables de se positionner de façon adéquate dans leur environnement pour éviter les divers obstacles pouvant se présenter. Quand un insecte avance dans son environnement, l'image projetée sur sa rétine décrit un mouvement de translation (de l'avant vers l'arrière). Ce flux optique de translation s'est révélé être un indice visuel prépondérant.

De nombreuses études tendent à montrer que les insectes présentent un flux optique de translation "préférée" provenant des régions ventrales de leur champ visuel (Kennedy, 1939, 1951; David, 1982; Kuenen and Baker, 1982; Fadamiro *et al.*, 1998; Barron and Srinivasan, 2006; Baird *et al.*, 2006). Srinivasan et collaborateurs (Srinivasan *et al.*, 1996, 2000) ont montré de façon quantitative que l'abeille atterrissait en maintenant proportionnelles sa vitesse d'avance et sa hauteur sol, donc en maintenant constant la vitesse angulaire de défilement du sol, i.e. son flux optique ventral. Considérant une vitesse d'avance donnée, le maintien du flux optique *ventral* à une valeur constante impose le maintien d'une hauteur de vol constante qui suivra le relief et sera sécuritaire (Ruffier and Franceschini, 2005; Franceschini *et al.*, 2007).

D'autres études ont montré que les abeilles utilisent le flux optique de translation provenant des régions *latérales* de leur champ visuel pour contrôler leur position horizontale. Suite à une modification non attendue du flux optique perçu, les abeilles modifient leurs trajectoires (Kirchner and Srinivasan, 1989; Srinivasan *et al.*, 1991).

Le flux optique de translation étant fonction de la distance aux objets contrastés et de la vitesse d'avance (paragraphe 1.1.2, équation 1.2), l'insecte peut agir soit sur son positionnement (vertical ou horizontal) soit sur sa vitesse d'avance. Srinivasan *et al.* (1996) a observé que des abeilles volant dans un corridor fuselé réduisaient leur vitesse d'avance à l'approche de la constriction maximale et accéléraient à mesure que le corridor s'élargissait. Les auteurs en ont conclu que l'abeille ajustait sa vitesse d'avance de façon à maintenir constant le défilement angulaire perçu dans les régions latérales de ses yeux. En outre, d'autres expériences menées chez l'abeille ont montré un lien entre l'ajustement de la vitesse d'avance et le flux optique ventral (Baird *et al.*, 2006; Barron and Srinivasan, 2006). Dans toutes ces conditions expérimentales, on pourrait émettre l'hypothèse que l'insecte ne cherche qu'une seule chose : maintenir à une valeur préférée le flux optique qu'il perçoit (ventralement ou latéralement). Mais en agissant soit sur sa vitesse, soit sur sa distance aux obstacles.

Dénominateur commun au positionnement horizontal, au contrôle de la hauteur et au contrôle de la vitesse d'avance, cette hypothèse du maintien du flux optique de translation à une valeur préférée semble être la clé du contrôle du vol chez les insectes (Ruffier and Franceschini, 2005). Mais la logique du système que ces derniers mettent en œuvre pour maintenir le flux optique à une valeur préférée est encore source de débat.

1.5 Hypothèse sur le contrôle du vol chez les insectes et modélisation

Comment les insectes utilisent le flux optique pour contrôler leur vol et comment l'expliquer ? Pour répondre à cette question, de nombreux auteurs ont proposé différentes

stratégies ou modèles précis rendant compte des observations du comportement des insectes. Le but est de lier le flux optique au comportement de l'insecte résultant des traitements internes se produisant au sein du système nerveux.

1.5.1 Le contrôle de la hauteur de vol : OCTAVE

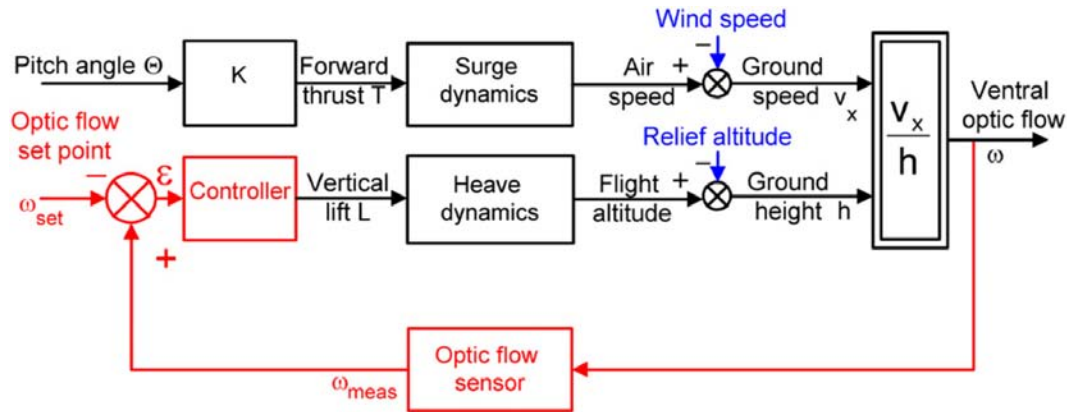


FIGURE 1.13: Boucle visuo-motrice OCTAVE. Le régulateur de flux optique contrôle à chaque instant la poussée verticale de manière à maintenir constant le flux optique ventral mesuré. Ce système agit de manière sensée aux perturbations causées par la présence de vents et/ou d'un relief. (D'après Franceschini *et al.* (2007)).

D'après la *théorie optomotrice* de Kennedy, les insectes volants possèderaient une *vitesse de défilement rétinienne du sol préférée*, leur permettant de réagir de façon adéquate aux vents (Kennedy, 1939, 1951). Initialement faite sur des moustiques et des criquets, cette observation de l'importance du flux optique *ventral* dans le contrôle du vol, et en particulier le flux optique *préféré*, s'est vue confirmée chez de nombreuses espèces d'insectes (la drosophile : David 1982 ; le papillon : Kuenen and Baker 1982 ; le scarabée : Fadamiro *et al.* 1998 ; l'abeille : Srinivasan *et al.* 2000 ; Barron and Srinivasan 2006 ; Baird *et al.* 2006). La synthèse de ces différents comportements vis à vis du flux optique ventral a permis la modélisation d'un système de contrôle unique (Fig.1.13) précisant et mettant en relation les variables de vol, les capteurs nécessaires, et la dynamique de l'agent considéré (Ruffier and Franceschini, 2003, 2004, 2005 ; Franceschini *et al.*, 2007). Ce système de contrôle de l'altitude, nommé OCTAVE (*Optic flow Control sysTem for Aerial VEhicles*), est une boucle de rétroaction directe

sur le flux optique, en d'autres termes un *régulateur de flux optique ventral*.

En ingénierie, un système maintenant une grandeur mesurée à une valeur préférée (ou valeur de consigne), s'appelle un régulateur, dont maints exemples sont connus dans notre quotidien : régulateur de température ou de vitesse, basé respectivement sur un capteur de température ou de vitesse. Dans le cas présent, il s'agit d'un régulateur de flux optique, dont le fonctionnement exige un véritable capteur de flux optique. Un système qui requiert peu de ressources calculatoires et qui pourrait être présent au sein du système nerveux des insectes, comme par exemple les abeilles.

Ce système de contrôle de l'altitude n'a pas pour but de maintenir une altitude constante (contrairement aux pilotes automatiques de l'aéronautique conventionnelle). Son effet est d'ajuster l'altitude de manière à maintenir la hauteur sol proportionnelle à la vitesse sol, quelle que soit la vitesse. La principale caractéristique (et le principal avantage) de ce système est qu'il fonctionne sans aucune connaissance de la vitesse sol et de la hauteur sol. Ce système a été mis en œuvre sur le robot captif OCTAVE, démontrant la faisabilité d'une "régulation du flux optique" tant pour le décollage que pour le suivi de terrain, la réaction au vent et l'atterrissage (Ruffier and Franceschini, 2004, 2005; Franceschini *et al.*, 2007). Le flux optique ventral est mesuré par un capteur de flux optique (DEM, Chap.1.3.2). Le système agit à chaque instant sur la poussée verticale de façon à maintenir la valeur mesurée du flux optique ventral à une valeur de consigne - valeur "préférée" de flux optique. Ce pilote automatique agit donc à chaque instant sur la hauteur de vol (via la poussée verticale), de façon appropriée aux différentes perturbations rencontrées, afin de maintenir constant le flux optique ventral $\omega_v = V_x/h$. Le simple maintien de ce flux optique ventral par une action permanente sur l'altitude a pour conséquence l'émergence de certains comportements typiques :

- Le décollage : lors d'un décollage la vitesse d'avance V_x augmente et, du fait de la faible hauteur h , la première conséquence est une augmentation rapide du flux optique ventral $\omega_v = V_x/h$. Pour maintenir ce flux optique ventral égal à la valeur préférée ω_{set} , le système (Figure 1.13) agit automatiquement sur la

force de sustentation pour accroître la hauteur de vol. La hauteur de vol h va croître ainsi de manière proportionnelle à la vitesse d'avance V_x . Le coefficient de proportionnalité liant ces deux paramètres n'est autre que l'inverse de la valeur de consigne de flux optique ventral ω_{set} ($h = V_x/\omega_{set}$).

- Le suivi de terrain : en vol de croisière au dessus d'un sol, le relief va venir perturber la distance entre ce sol et l'agent. La hauteur du relief se retranche de l'altitude absolue de vol pour donner la hauteur sol h . Toute modification de cette variable h entraîne une modification du flux optique ventral perçu. Si la vitesse d'avance (vitesse sol) est constante, le régulateur de flux optique va maintenir une hauteur sol constante, quelles que soient les perturbations dues au relief.
- La réaction au vent : un vent de face réduit inévitablement la vitesse d'avance (vitesse-sol) alors qu'un vent arrière l'augmente. Dans les deux cas, le flux optique ventral s'en trouve modifié. Le régulateur va alors agir automatiquement sur la hauteur h , proportionnellement à la vitesse sol pour maintenir encore le flux optique ventral égal à la valeur de consigne. Il en résulte que, par vent de face, l'insecte doit descendre, et monter par vent arrière.
- Le vol au dessus d'une surface dépourvue de contraste : que se passe-t-il si la surface survolée est si peu contrastée qu'aucun flux optique ne peut être mesuré par le capteur DEM ? Dans ce cas, la sortie du capteur de flux optique ω_{Vmes} est égale à 0. On voit alors (Figure 1.13) que l'erreur résultant de la comparaison avec la valeur de consigne en flux optique devient très grande et de signe négatif. Ce qui a pour conséquence une baisse de la poussée verticale, donc une diminution catastrophique de la hauteur h . L'absence de mesure de flux optique ventral s'accompagne donc d'une baisse d'altitude, conduisant à un crash.
- L'atterrissage : initié sur le micro hélicoptère par un simple redressement de l'appareil (réduction du tangage θ_{pitch}). Le redressement a pour effet une rédu-

tion progressive de la vitesse sol. De ce fait, le flux optique ventral, lui aussi, se réduit. En voulant maintenir ce flux optique ventral égal à la consigne ω_{set} , le système agit directement sur la poussée verticale de manière à diminuer la hauteur h . On montre alors que le rapport entre vitesse d'avance et vitesse de descente, en d'autres termes la pente de descente, va rester constante tout au long de l'approche finale. C'est à dire que le micro robot volant décrit un atterrissage à pente constante, comme celui qui a été observé chez les abeilles (Srinivasan *et al.*, 2000).

En se basant sur un ensemble de données comportementales acquises au cours des dernières décennies sur le vol des insectes, Franceschini et collaborateurs (Franceschini *et al.*, 2007) ont comparé ces résultats comportementaux avec ceux d'un micro hélicoptère équipé du pilote automatique OCTAVE dans des conditions expérimentales proches. Les auteurs ont pu mettre en évidence que ce robot volant, équipé de ce pilote automatique basé sur simple un *régulateur de flux optique ventral*, exhibait des comportements de décollage, de vol de croisière, de suivi de terrain, d'évitement d'obstacles ventraux, de réaction aux vents, et d'atterrissage semblables à ceux décrits chez de nombreuses espèces d'insectes volants.

1.5.2 L'hypothèse d'équilibrage des flux optiques

Au début des années 90, à partir de la simple observation que des abeilles volant au travers d'une ouverture étroite avaient tendance à se centrer par rapport aux deux cotés de l'ouverture, une équipe australienne menée par M.V. Srinivasan a élaboré une suite d'expériences visant à tester l'hypothèse selon laquelle les abeilles réalisaient cette prouesse en équilibrant les flux optiques perçus dans leurs champs visuels latéraux (droit et gauche) (Kirchner and Srinivasan, 1989; Srinivasan *et al.*, 1991). Ils entraînèrent des abeilles à voler dans un tunnel étroit dont les murs étaient tapissés de motifs périodiques (Figure 1.14). L'un des deux murs pouvait être mis en mouvement soit dans le même sens que celui du vol des abeilles soit en sens contraire, avec pour effets respectifs une diminution ou un accroissement du flux optique généré par

ce même mur. Les auteurs observèrent que les abeilles volaient en suivant la ligne médiane du corridor (Figure 1.14 A). Lorsqu'un mur était mis en mouvement dans le même sens que celui des abeilles, celles-ci volaient plus proche de ce mur (Figure 1.14 B). Inversement, lorsque le mur était mis en mouvement dans le sens opposé, les abeilles volaient en s'éloignant de ce mur (Figure 1.14 C). Les mêmes comportements furent observés indépendamment de la fréquence des motifs présents sur les murs (Figure 1.14 D,E,F).

Les auteurs déduisirent de ces observations que l'abeille volait dans ce corridor *en équilibrant les flux optiques perçus à droite et à gauche*.

1.5.3 L'hypothèse de régulation du flux optique dans le plan horizontal

Le centrage de l'abeille observé pourrait également résulter du principe de régulation des flux optiques latéraux. Si l'on applique l'hypothèse d'équilibrage des flux optiques chez l'abeille, que se passe-t-il si une ouverture est présente sur l'un des murs ou, en d'autres termes, si le flux optique provenant d'un côté est nul? Si l'on applique *stricto sensu* cette stratégie d'équilibrage, l'abeille tendrait inévitablement à s'engouffrer dans l'ouverture, à la recherche d'un flux optique capable de rivaliser avec celui qu'elle perçoit de l'autre côté. Une telle réaction serait peu satisfaisante dans un environnement naturel pouvant présenter de manière unilatérale une vaste étendue générant peu de flux optique.

Dans le but de tester les limites de cette hypothèse "d'équilibrage des flux optiques", Serres *et al.* (2008b) ont entraîné des abeilles à voler dans un corridor beaucoup plus large ($\sim 1\text{m}$). Les auteurs observèrent que la position latérale moyenne des abeilles était fonction de leur position d'entrée dans le corridor (Figure 1.15). Lorsque les abeilles entraient par le milieu, leurs trajectoires se concentraient suivant la ligne médiane du corridor (Figure 1.15). Lorsque les abeilles entraient du côté droit ou gauche, par contre, leurs trajectoires étaient décalées respectivement à droite ou à gauche. Les abeilles ne volaient donc pas systématiquement centrées le long de la

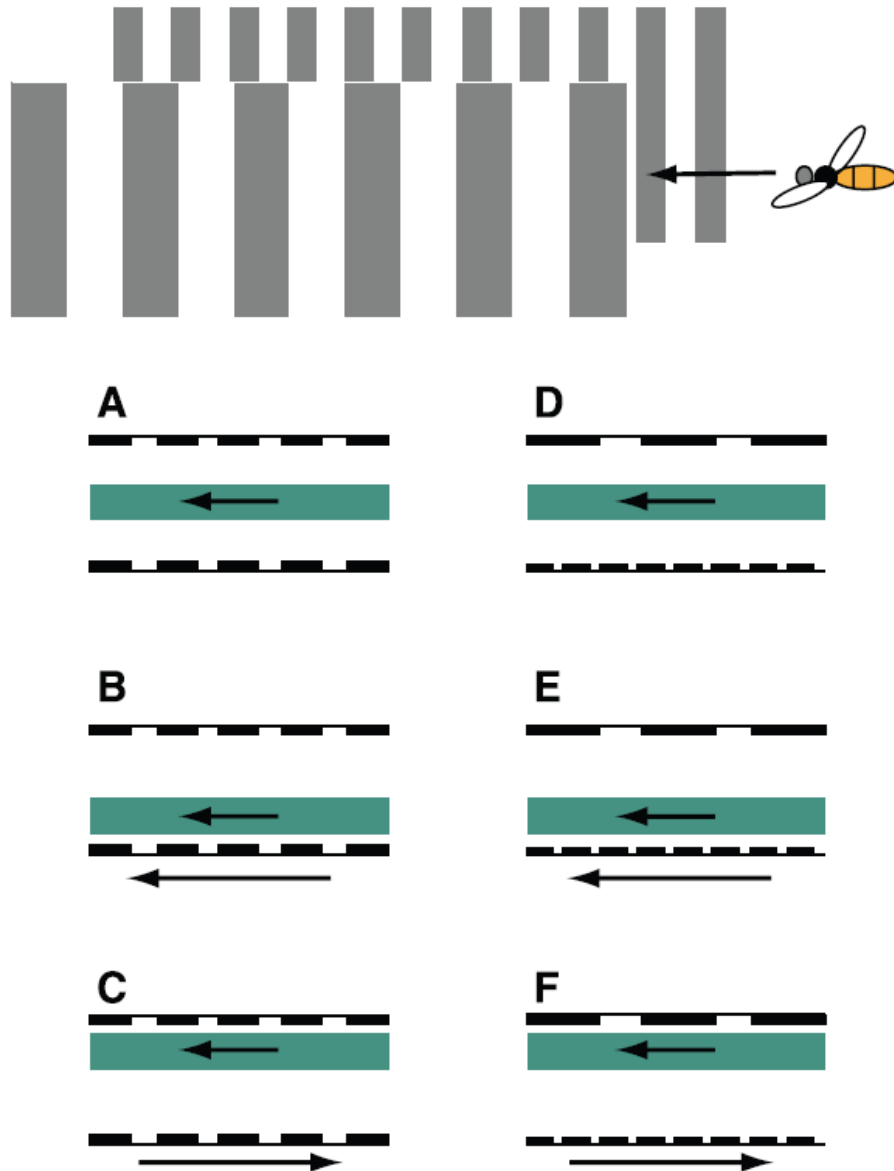


FIGURE 1.14: Dessin montrant que les abeilles dans un corridor étroit équilibreraient les flux optiques perçus dans leurs champs visuels latéraux. Les zones ombrées contenant des flèches montrent les positions moyennes des trajectoires d'abeille. Les abeilles semblent équilibrer les flux optiques latéraux indépendamment de la fréquence spatiale des motifs. (D'après Srinivasan (2011)).

ligne médiane du corridor et exhibaient plutôt un comportement de *suivi de mur*.

Pour expliquer ce comportement particulier de suivi de paroi, ces auteurs ont proposé une nouvelle hypothèse : plutôt que de chercher à équilibrer les flux optiques perçus latéralement, l'abeille maintiendrait constant celui des flux optiques (droit ou gauche) qu'il lui apparaîtrait d'emblée le plus élevé. Ainsi, ils appliquèrent au plan

horizontal l'hypothèse antérieure du *régulateur de flux optique* (Serres *et al.*, 2008a,b).

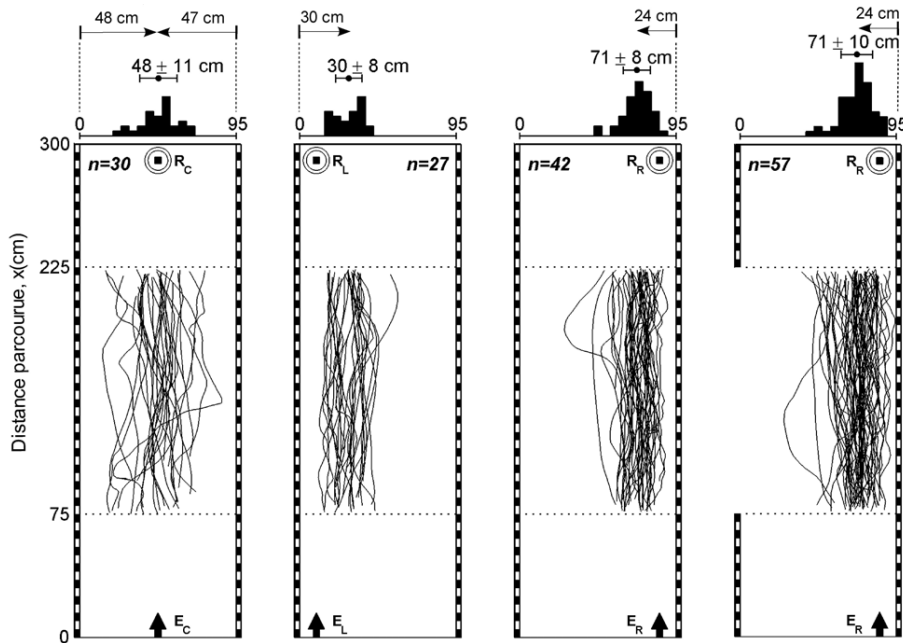


FIGURE 1.15: Trajectoires d'abeilles volant dans un large corridor. En fonction de la position de l'entrée, les abeilles ne sont pas systématiquement centrées et peuvent exhiber un comportement de suivi de paroi. (D'après Serres *et al.* (2008b)).

Cette hypothèse du régulateur de flux optique fut étendue par ailleurs, au contrôle de la vitesse d'avance (Serres *et al.*, 2008a).

1.5.4 Le contrôle de la vitesse d'avance et de la position latérale : LORAI

Comme nous l'avons vu précédemment (Chap. 1.4.2), les abeilles ajustent leur vitesse d'avance (Srinivasan *et al.*, 1996; Baird *et al.*, 2005) ainsi que leur position latérale dans un corridor en fonction des flux optiques latéraux perçus. Elles peuvent voler de façon centrée, à équidistance des deux murs d'un corridor étroit (Kirchner and Srinivasan, 1989; Srinivasan *et al.*, 1991, 1996), ou bien voler en suivant l'un des deux murs lorsque le corridor est large (Serres *et al.*, 2008b). Si le comportement de "centrage", observé initialement par Srinivasan et ses collaborateurs, pouvait s'expliquer par l'hypothèse d'*équilibre des flux optiques* (Chap. 1.5.2), en revanche le comportement de suivi de mur, observé par Serres et ses collaborateurs, ne pouvait en aucun

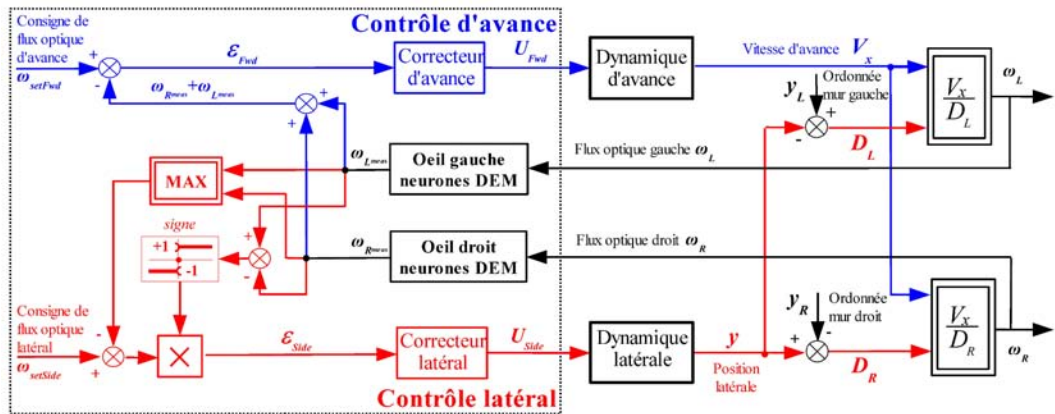


FIGURE 1.16: La boucle visuo-motrice LORAI III est basée sur deux régulateurs de flux optiques latéraux : l'un pilotant la vitesse d'avance, l'autre la position latérale. Ces deux régulateurs agissent de concert pour maintenir les flux optiques droit et gauche constants. (D'après Serres *et al.* (2008a)).

cas se satisfaire de cette hypothèse d'équilibrage. Ne pourrait-il pas exister au sein de l'abeille un seul et unique système de contrôle capable de rendre compte des ces différents comportements? En se basant sur toutes les expériences comportementales antérieures et sur l'hypothèse de *régulation du flux optique* (Chap. 1.5.3), Serres et collaborateurs (Serres *et al.*, 2008a) ont développé un nouveau système de pilotage automatique : LORA III, "*Lateral Optic Flow Regulation Autopilot, mark III*".

Ce schéma de contrôle (Fig. 1.16) met en œuvre une paire de régulateurs de flux optiques latéraux fonctionnant en parallèle, chacun associé à son propre degré de liberté et chacun doté de sa propre consigne de flux optique (valeur de flux optique *préférée*). Tandis que l'un des deux régulateurs contrôle la *vitesse d'avance*, l'autre contrôle la *vitesse de déplacement latéral* (et par conséquent la position latérale). Là encore la principale caractéristique, et le grand intérêt, de ce système est qu'il fonctionne sans aucune connaissance de la vitesse d'avance et de la distance aux murs. Seuls les flux optiques latéraux, mesurés par seulement deux DEM latéraux, sont pris en compte. Il a été montré en simulation qu'un petit robot (un aéroglisseur de 800g légèrement modifié pour que son mouvement d'avance soit indépendant de son mouvement latéral, on dit alors qu'il est *totalemtent actionné*), équipé du pilote automatique LORA III, était capable d'ajuster de façon automatique sa vitesse d'avance

en fonction de l'environnement, tout en maintenant une distance de sécurité par rapport aux murs. Il pouvait également ajuster automatiquement sa vitesse d'avance et sa position latérale, de manière semblable aux observations faites chez l'abeille. Le pilote automatique n'a besoin que de deux paramètres, les valeurs de consigne des deux régulateurs de flux optique : ω_{SetFwd} = valeur de consigne en flux optique pour le régulateur agissant sur la vitesse d'avance, $\omega_{SetSide}$ = valeur de consigne en flux optique pour le régulateur agissant sur la position latérale (Fig. 1.16). C'est la relation entre ces deux paramètres qui dicte le comportement final de l'agent. Il pourra alors aussi bien exhiber un comportement de suivi de mur (pour un couple de valeurs de consignes ω_{SetFwd} et $\omega_{SetSide}$), qu'exhiber un comportement de centrage (lorsque les valeurs de consignes sont telles que $\omega_{SetFwd} \leq \omega_{SetSide}/2$ (Serres *et al.*, 2008a).

Le principe de ce pilote automatique LORA III, composé de ses deux régulateurs de flux optiques agissant en parallèle, peut être décrit ainsi :

- Le premier régulateur de flux optique latéral (boucle rouge, Fig.1.16) ajuste *la vitesse de déplacement latéral* de façon à maintenir la valeur la plus élevée entre les flux optiques gauche et droit, égale à la valeur de consigne en flux optique latéral $\omega_{SetSide}$. Dans un corridor fixe, les distances aux murs deviennent alors proportionnelles à la vitesse d'avance. De ce fait, plus l'agent ira vite, plus la distance aux murs sera élevée.
- Le deuxième régulateur de flux optique latéral (boucle bleue, Fig.1.16) ajuste *la vitesse d'avance axiale* de façon à maintenir la *somme* des flux optiques latéraux ("droit + gauche") égale à la valeur de consigne en flux optique latéral ω_{SetFwd} .

L'association de ces deux boucles créent des comportements extrêmement intéressants : ainsi, dans un corridor fuselé, la vitesse d'avance devient automatiquement proportionnelle à la largeur locale du corridor (sans que soit mesurée cette largeur). De ce fait, moins l'environnement est encombré et plus l'agent ira vite. Ce pilote automatique utilisant un système visuel minimaliste basé sur la perception du flux optique des insectes, et fondé sur le principe de régulation de flux optique, permet donc à un agent de naviguer de façon sécuritaire dans un environnement inconnu sans

avoir besoin de mesurer ni sa propre vitesse d'avance, ni les distances aux objets, ni la largeur du couloir.

1.6 Objectifs de la thèse

Les expériences que nous avons réalisées au cours de cette thèse, ont eu pour objectif de mener plus en avant la compréhension du guidage visuel et de l'évitement d'obstacles chez les insectes volants. Nos investigations montrent que l'abeille adapte son comportement de vol face à des changements inattendus de l'environnement et conserve une trajectoire de sécurité en termes de vitesse et de distances aux obstacles. Les diverses questions abordées dans cette thèse, et qui ont donné lieu chacune à publication scientifique, peuvent être énoncées comme suit :

- En recueillant dans la littérature les divers résultats comportementaux obtenus au cours des dernières décennies, notamment chez l'abeille *Apis Mellifera*, nous avons essayé de concevoir un modèle explicite de contrôle de vol *dans les trois dimensions*, basé sur la vision, et qui rend également compte des observations éparses réalisées sur les insectes volants.

Puis, nous avons mis en place une série d'expérimentations comportementales chez l'abeille *Apis Mellifera*, en utilisant des environnements spécifiques, visant à mettre à l'épreuve le modèle ALIS que nous avons développé.

- Quelle sera la réaction de l'abeille à une perturbation brusque et inattendue de son flux optique *ventral* ? Et comment le modèle *ALIS* réagirait-il dans une telle situation ?
- Quelle sera la réaction de l'abeille à une perturbation brusque et inattendue de son flux optique *dorsal* ? Et comment le modèle *ALIS* réagirait-il dans une telle situation ?
- Comment l'abeille adaptera-t-elle sa vitesse de vol dans un tunnel complexe présentant des fuselages non seulement dans le plan horizontal mais aussi dans le

plan vertical? Et comment le modèle *ALIS* réagirait-il dans une telle situation?

Chapitre 2

Article I. Modelling honeybee visual guidance in a 3-D environment

Article publié en 2010 dans *Journal of Physiology - Paris* : volume 104, pages 27-39.

Auteurs : Geoffrey Portelli, Julien Serres, Franck Ruffier, et Nicolas Franceschini.

Dans cet article, nous avons voulu englobé en un même et unique schéma de contrôle diverses observations comportementales faites au cours des dernières décennies sur les insectes volants. En se basant sur les résultats obtenus en particulier chez l'abeille *Apis mellifera*, ainsi que sur des schémas de contrôle bio-inspirés traitant du contrôle du vol dans le plan vertical (OCTAVE) et dans le plan horizontal (LORAI), nous avons conçu un pilote automatique nommé ALIS (*Autopilot using an Insect based vision System*). Ce schéma de contrôle a le mérite de réunir en un seul système les composantes de perception des flux optiques, de contrôle de la vitesse d'avance, et de contrôle de la position dans les plans verticaux et horizontaux (positionnement dans les trois dimensions). Nous montrons ici comment ce pilote automatique fut conçu à partir de données comportementales sur les dynamiques particulières et les paramètres de vol propres à l'abeille. Par des mises en situation dans des environnements virtuels variés et complexes, nous mettons en évidence la robustesse du système dans son ensemble. Nous montrons aussi l'analogie qui existe entre les comportements de vols simulés et ceux obtenus chez les insectes réels.

Modelling honeybee visual guidance in a 3-D environment¹

2.1 Abstract

In view of the behavioral findings published on bees during the last two decades, it was proposed to decipher the principles underlying bees' autopilot system, focusing in particular on these insects' use of the optic flow (OF). Based on computer-simulated experiments, we developed a vision-based autopilot that enables a "simulated bee" to travel along a tunnel, controlling both its speed and its clearance from the right wall, left wall, ground, and roof. The flying agent thus equipped enjoys three translational degrees of freedom on the surge (x), sway (y), and heave (z) axes, which are uncoupled. This visuo-motor control system, which is called ALIS (AutopiLot using an Insect based vision System), is a *dual OF regulator* consisting of two interdependent feedback loops, each of which has its own OF set-point. The experiments presented here showed that the simulated bee was able to navigate safely along a straight or tapered tunnel and to react appropriately to any untoward OF perturbations, such as those resulting from the occasional lack of texture on one wall or the tapering of the tunnel. The minimalistic visual system used here (involving only eight pixels) suffices to jointly control both the clearance from the four walls and the forward speed without having to measure any speeds or distances. The OF sensors and the simple visuo-motor control system we have developed account well for the results of ethological studies performed on honeybees flying freely along straight and tapered corridors.

¹Portelli, G., Ruffier, F., and Franceschini, N. (2010a). Modelling honeybee visual guidance in a 3-D environment. *J Physiol Paris*, 104(1-2): 27-39.

2.2 Introduction

Winged insects are able to navigate in unfamiliar environments, using the optic flow (OF) (Gibson, 1950) generated by their own motion (Horridge, 1987). Insects make use of the OF to avoid lateral obstacles (Srinivasan *et al.*, 1991; Serres *et al.*, 2008b), control their speed (Preiss, 1987; Baird *et al.*, 2005, 2006) and height (Baird *et al.*, 2006; Franceschini *et al.*, 2007), cruise and land (Srinivasan *et al.*, 1996, 2000; Franceschini *et al.*, 2007). Behavioral studies on flying insects have inspired several researchers to develop visually guided mobile robots (Pichon *et al.*, 1989; Franceschini *et al.*, 1992; Coombs and Roberts, 1992; Duchon and Warren, 1994; Santos-Victor *et al.*, 1995; Weber *et al.*, 1997; Lewis, 1997; Netter and Franceschini, 2002; Ruffier and Franceschini, 2003; Humbert *et al.*, 2007; Beyeler *et al.*, 2007).

The LORA III autopilot we previously developed was based on a pair of lateral OF regulators steering a *fully actuated* hovercraft, in which the surge and sway dynamics were uncoupled (Serres *et al.*, 2008a). The LORA III autopilot was found to account for the behaviors such as *centering* and *speed control* observed in bees flying along stationary and nonstationary corridors (Srinivasan *et al.*, 1991) as well as tapered corridors (Srinivasan *et al.*, 1996). LORA III also accounted for the novel findings on *wall-following* (Serres *et al.*, 2008b), which the previous hypothesis (“optic flow balance” hypothesis) could not explain.

In the ALIS autopilot described here, the LORA III autopilot principle is extended to include the vertical plane. The problem consisted here of developing a functional scheme for a joint speed control and obstacle avoidance system that would take not only *lateral* obstacles but also *ventral* obstacles (Baird *et al.*, 2006; Franceschini *et al.*, 2007), and *dorsal* obstacles (Vickers and Baker, 1994) into account. The ALIS autopilot we designed was used to test a simulated honeybee, in which all the translational degrees of freedom (DOF) (surge, sway, and heave) were uncoupled (Ellington, 1984). In our simulations, the flying agent was endowed with the following novel flight features:

- use of 2-D model for photoreceptor sensitivity,

- use of the walls, ground, and roof, which were all textured with *natural* scenes,
- use of a new linearized model for flying bees' locomotion.
- use of an optic flow regulator based on both the *lateral* and the *vertical* OFs.

The ALIS autopilot regulates the OF thanks to the positioning and forward control systems with which it is equipped, according to the following principles:

(i) the first OF regulator adjusts the bee's forward speed so as to keep whichever sum of the two opposite OFs (i.e., left/right or ventral/dorsal) is maximum equal to a *forward OF set-point*. The outcome is that the bee's forward speed becomes proportional to the smallest dimension (either the width or the height) of the flight tunnel. The forward speed attained will be such that the OF generated equals the value of the *forward OF set-point*.

(ii) the second OF regulator adjusts the bee's lateral or vertical position so as to keep whichever OF is maximum (among the four OFs : left, right, ventral, and dorsal) equal to the *positioning OF set-point*. The outcome is that the clearance from the nearest tunnel surface (the walls, ground, or roof) becomes proportional to the bee's current forward speed, as defined in (i). The clearance from the nearest tunnel will be such that the OF generated equals to the *positioning OF set-point*.

The ALIS autopilot enables the agent to perform obstacle avoidance by performing maneuvers involving only translational DOFs, unlike the obstacle avoidance schemes based on body saccades that involve rotational DOFs (Lewis, 1997; Schilstra and van Hateren, 1999; Tammero and Dickinson, 2002; Beyeler *et al.*, 2007). The ALIS autopilot operates without relying on any speed or distance measurements. It also differs fundamentally from previous "insect-like" navigation systems based on *speed* or *distance regulation* (Dickson *et al.*, 2006).

In section 2, the dynamical model for the simulated bee is described in terms of its three translational DOFs. In section 3, the simulation set-up used to test the ALIS autopilot on board the simulated bee is described. Section 4 describes the ALIS autopilot in detail. Section 5 gives the results of computer-simulated experiments carried out on the simulated bee, which is able to perform various tasks such as

takeoff, straight and tapered tunnel-following, and to react appropriately to any local lack of lateral or dorsal OF.

2.3 Dynamical model for bees' flight

Here we focus on the visuomotor feedback loops that may explain how a flying insect controls its speed and avoids obstacles. A linearized model for the bee's dynamics is proposed in terms of the three *translational* DOFs (surge, sway, and heave dynamics). Linearization was justified here by the limited range of speeds (0-2 m/sec) possible. The value of the three *rotational* DOFs was kept at zero because bees are known to fly straight to their nectar source (von Frisch, 1948; Riley *et al.*, 2003). In our experiments, the simulated insect was not subjected to any wind disturbances: the groundspeed was therefore taken to be equal to the airspeed. The bee's dynamic performances in the three translational DOFs will be described in detail below.

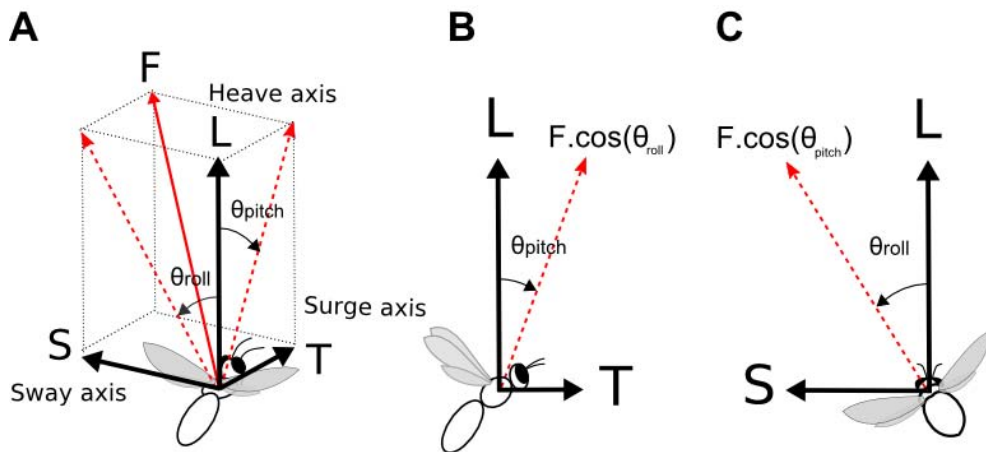


Figure 2.1: (A) Resolution of the mean flight-force vector \vec{F} along the surge X-axis giving the forward thrust T , along the sway Y-axis giving the side thrust S , and along the heave Z-axis giving the vertical lift L . (B) Pitching the mean flight-force vector \vec{F} by an angle θ_{pitch} generates a forward thrust T . (C) Rolling the mean flight-force vector \vec{F} by an angle θ_{roll} generates a side thrust S .

2.3.1 Bees' Surge dynamics

Experiments on fruitflies (David, 1978) and honeybees (Nachtigall *et al.*, 1971; Esch *et al.*, 1975) have shown that flying insects gain forward speed by pitching their mean flight-force vector \vec{F} forward at a small angle θ_{pitch} (≤ 20 deg) with respect to the vertical (Fig. 2.1A, B). By slightly changing the wing stroke plane pitch angle θ_{pitch} , the insect generates a forward Thrust T , which hardly affects the vertical Lift L (Ellington, 1984). In bees, the mean flight-force vector orientation differs from the body orientation, forming a fixed angle (Nachtigall *et al.*, 1971; Ellington, 1984).

2.3.2 Bees' Sway dynamics

In flying hymenopterans, sideslip motion results from roll changes (Ellington, 1984; Zeil *et al.*, 2008). The wing stroke plane roll angle θ_{roll} therefore drives the Sideways thrust S (Fig. 2.1A, C).

2.3.3 Bees' Heave dynamics

The mean flight-force vector \vec{F} (Eq. 1) resulting from the wing stroke amplitude Φ (Dillon and Dudley, 2004; Altshuler *et al.*, 2005) can be expressed in terms of forward Thrust T , Side thrust S , and vertical Lift L .

$$\vec{F} = \begin{Bmatrix} T \\ S \\ L \end{Bmatrix} = \begin{Bmatrix} F(\Phi) \cdot \sin \theta_{pitch} \cdot \cos \theta_{roll} \\ F(\Phi) \cdot \cos \theta_{pitch} \cdot \sin \theta_{roll} \\ F(\Phi) \cdot \cos \theta_{pitch} \cdot \cos \theta_{roll} \end{Bmatrix} \quad (2.1)$$

where $F(\Phi)$ is the force generated by an amplitude Φ of the wing stroke. At small angles (θ_{pitch} and θ_{roll}) angles, L is roughly equal to F . The wing stroke amplitude Φ therefore mainly drives the vertical lift L .

2.3.4 Calculating the gain between the wing stroke amplitude and the lift

The lift produced by a bee depends on both the density ρ of the air and the wing stroke amplitude Φ (Dudley, 1995). In order to determine the gain K_{wing} between the wing stroke amplitude Φ and the lift L , we used the results of experiments on *hovering bees* that were carried out in media with different densities. Hovering bees were filmed in normal air ($\rho_{Air} = 1,21 \text{ kg/m}^3$) and in heliox ($\rho_{Heliox} = 0,41 \text{ kg/m}^3$) (Altshuler *et al.*, 2005). In the low density heliox, bees were found to increase their wing stroke amplitude Φ from 90 deg to 130 deg, while keeping their wingbeat frequency constant. In these two hovering situations ($\theta_{pitch} = \theta_{roll} = 0^\circ$), the lift L is equal to the weight:

$$L_{Heliox}(\Phi = 130 \text{ deg}) = L_{Air}(\Phi = 90 \text{ deg}) = m \cdot g \cong 1 \text{ mN}$$

In a steady state analysis, the lift is proportional to the density at a given stroke amplitude $\Phi = 130 \text{ deg}$ (Ellington, 1984; Sane and Dickinson, 2002):

$$L_{Air}(\Phi = 130 \text{ deg})/\rho_{Air} = L_{Heliox}(\Phi = 130 \text{ deg})/\rho_{Heliox}$$

We therefore calculated $L_{Air}(\Phi = 130 \text{ deg}) \cong 3 \text{ mN}$, and obtained the mean sensitivity of the lift production to the wing stroke amplitude, $K_{wing} = \partial L_{Air}/\partial \Phi = 50 \mu\text{N/deg}$ in hovering bees ($\Phi_{Hover} = 90 \text{ deg}$).

2.3.5 The Linearized Flying Bee model

At small pitch levels $|\theta_{pitch}| \leq 20 \text{ deg}$ and roll $|\theta_{roll}| \leq 20 \text{ deg}$ angles, each component of the mean flight-force vector \vec{F} can be linearized on the surge, sway, and heave axes (Eq. 2) as a function of the pitch angle θ_{pitch} , the roll angle θ_{roll} , and the wing stroke amplitude $\Phi = \Phi_{Hover} + \Delta\Phi$, respectively:

$$\vec{F} = \begin{Bmatrix} T \\ S \\ L \end{Bmatrix} = \begin{Bmatrix} m \cdot g \cdot \theta_{pitch} \\ m \cdot g \cdot \theta_{roll} \\ K_{wing} \cdot (\Phi_{Hover} + \Delta\Phi) \end{Bmatrix} \quad \text{with } K_{wing} \cdot \Phi_{Hover} = m \cdot g \quad (2.2)$$

The following linearized system of equations was referred to the bee's center of gravity as follows:

$$m \cdot d\vec{V}/dt + Z \cdot \vec{V} = \vec{F} + m \cdot \vec{g} \quad (2.3)$$

where \vec{V} is the mean speed vector, \vec{F} is the mean flight force vector, \vec{g} is the gravity constant, $m = 100 \text{ mg}$ (the bee's mass), and Z is the translational viscous

$$\text{friction matrix } Z = \begin{bmatrix} \zeta & 0 & 0 \\ 0 & \zeta & 0 \\ 0 & 0 & \zeta \end{bmatrix}.$$

The time constant along a translational DOF can be defined by the ratio between the mass and the translational viscous friction coefficient. To the best of our knowledge, no data are available so far on the *sway* and *heave time constants* in the case of freely flying honeybees but these values are likely to be of the same order as the *surge time constant*. The *bee's surge time constant* $\tau = m/\zeta = 0.22 \text{ sec}$ can be estimated from bees' landing data (Srinivasan *et al.*, 2000) and from bees OF based autopilot system (Franceschini *et al.*, 2007). In what follows, *bee sway* and *bee heave time constants* are assumed to be equal to the *bee surge time constant*.

Equation 3 can be written as follows:

$$\begin{cases} \tau \cdot dV_x/dt + V_x = (m \cdot g)/\zeta \cdot \theta_{pitch} \\ \tau \cdot dV_y/dt + V_y = (m \cdot g)/\zeta \cdot \theta_{roll} \\ \tau \cdot dV_z/dt + V_z = (K_{wing}/\zeta) \cdot \Delta\Phi \end{cases} \quad (2.4)$$

The sensitivity K_{surge} of the forward speed V_x to the pitch angle θ_{pitch} can be determined from **figure 2b** in Esch *et al.* (1975) and estimated as follows:

$$K_{surge} = \left| \partial V_x / \partial \theta_{pitch} \right| = 0.10 \text{ m} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{deg}^{-1}$$

K_{sway} is assumed to have a similar value: $K_{sway} = K_{surge}$

The Laplace transfer functions giving the bee's surge dynamics $G_{V_x}(s)$, sway dynamics $G_{V_y}(s)$, and heave dynamics $G_{V_z}(s)$ can therefore be written as follows:

$$\begin{cases} G_{V_x}(s) = \frac{V_x(s)}{\theta_{pitch}(s)} = \frac{K_{surge}}{1 + \tau_{surge} \cdot s} = \frac{0.10}{1 + 0.22 \cdot s} & (2.5a) \\ G_{V_y}(s) = \frac{V_y(s)}{\theta_{roll}(s)} = \frac{K_{sway}}{1 + \tau_{sway} \cdot s} = \frac{0.10}{1 + 0.22 \cdot s} & (2.5b) \\ G_{V_z}(s) = \frac{V_z(s)}{\Delta\Phi(s)} = \frac{K_{wing}/\zeta_z}{1 + \tau_{heave} \cdot s} = \frac{0.11}{1 + 0.22 \cdot s} & (2.5c) \end{cases}$$

The pitch angle was limited here to $|\theta_{pitch}| \leq 20$ deg so as to keep the maximum forward speed range to $V_{xMax} = 2$ m/sec, and the roll angle was limited to $|\theta_{roll}| \leq 5$ deg so as to keep the maximum lateral speed range to $V_{yMax} = 0.5$ m/sec. Bees are thought to reach the maximum stroke amplitude $\Phi_{max} = 140$ deg and the minimum stroke amplitude $\Phi_{min} = 70$ deg (Dudley, 2002; Dillon and Dudley, 2004). The maximum ascent speed V_{zUpMax} and the maximum descent speed $V_{zDownMax}$ on the heave-axis are therefore:

$$\begin{cases} V_{zUpMax} = & (2.6a) \\ (K_{wing}/\zeta_z) \cdot (\Phi_{max} - \Phi_{Hover}) = 5.5 \text{ m/sec} \\ V_{zDownMax} = & (2.6b) \\ (K_{wing}/\zeta_z) \cdot (\Phi_{Hover} - \Phi_{min}) = -2.2 \text{ m/sec} \end{cases}$$

The bees' ascent speed, was calculated from **figure 7b** in Srinivasan *et al.* (2000) and found to be equal to ≈ 2 m/sec. The bees' descent speed measured during landing manoeuvres reaches a value of 2 m/sec (**figure 6d** in Srinivasan *et al.* (2000)): this value is quite similar to our own predictions (Eq. 6). In order to limit the vertical speed ($|V_z| = 2$ m/sec), we set the maximum stroke amplitude at $|\Delta\Phi| \leq 18$ deg.

2.4 Simulation set-up

2.4.1 Simulated 3-D environment

The simulated 3-D visual environment consisted of a straight or tapered flight tunnel (6 meters long, 1 meter wide, and 1 meter high), the four walls of which were lined with high resolution photographs of natural panoramic scenes (Brinkworth and O'Carroll, 2007). These images were converted into 256 grayscale levels and resized keeping the original size ratios. One image pixel corresponded to one millimeter of the simulated environment (Fig. 2.2). The four natural grayscale images are shown in Fig. 2.2: right wall (Fig. 2.2A), left wall (Fig. 2.2B), roof (Fig. 2.2C), and ground (Fig. 2.2D).

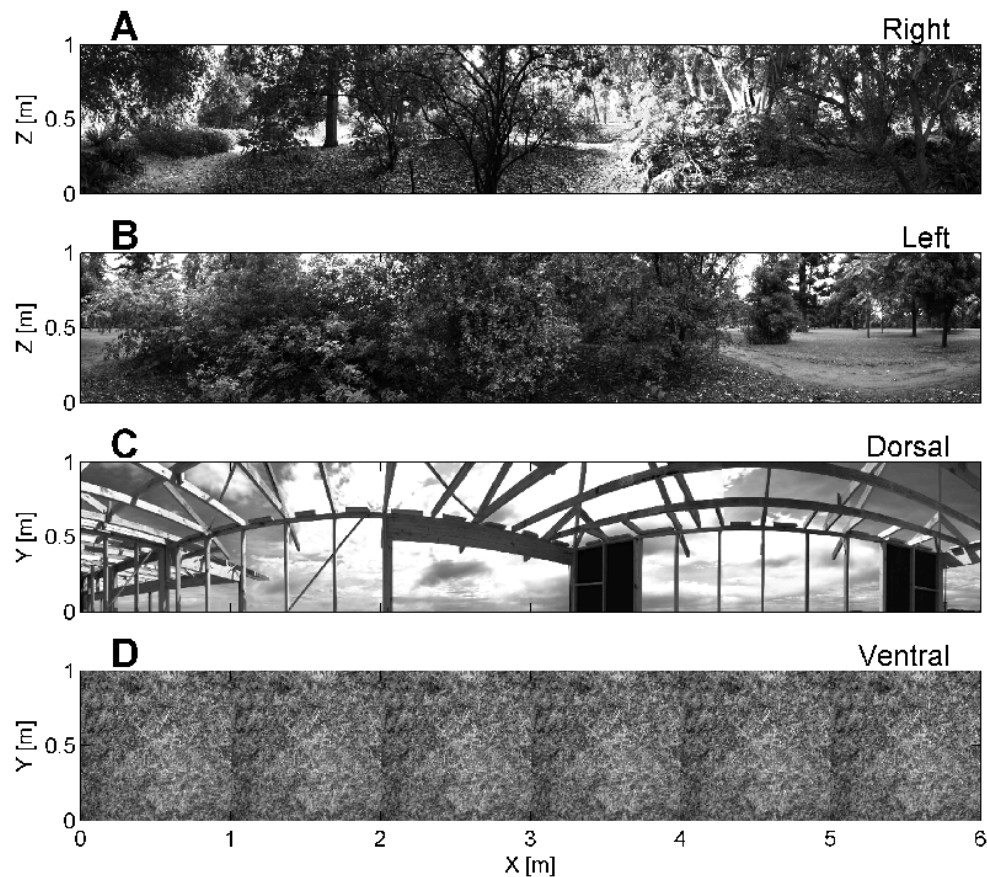


Figure 2.2: The grayscale natural scenes used to line the 4 internal faces of the simulated tunnel. Resolution of the images was 1000×6000 pixels (1 pixel = 1 mm^2). Images are therefore 1×6 -meter in size. All four faces of the tunnel were lined with different images: right wall (A), left wall (B), roof (C), and ground (D).

2.4.2 Optic flow generated by the bee's own motion

The simulated bee was assumed to be flying at a speed vector \vec{V} along the flight tunnel covered with natural-scene textures (Fig. 2.2). It has been shown that hymenopterans stabilize their gaze by compensating for any body rotations (Zeil *et al.*, 2008), in much the same way as the blowfly does (Schilstra and van Hateren, 1999). The bee's head orientation was therefore assumed to be locked to the X-axis of the tunnel. Since any rotation is compensated for, each OF sensor will receive a purely translational OF, which is the angular velocity of the environmental features detected by the lateral (diametrically opposed) and vertical (also diametrically opposed) OF sensors (Fig. 2.3).

The translational OF can be defined simply as the forward speed-to-distance ratio (expressed in rad/sec) in line with (7).

$$\omega_i = V_x/D_i, \quad \text{with } i \in \{Rght, Left, Vtrl, Drsl\} \quad (2.7)$$

where V_x is the bee's forward speed, D_{Rght} , D_{Left} are the distances to the side (right and left) walls, and D_{Vtrl} , D_{Drsl} are the distances to the ground (ventral eye) and to the roof (dorsal eye) (Fig. 3). Each OF sensor receives its own OF, which can be a right OF (ω_{Rght}), a left OF (ω_{Left}), a ventral OF (ω_{Vtrl}), or a dorsal OF (ω_{Drsl}).

2.4.3 OF sensors on board the simulated bee

Bees are endowed with two compound eyes, each of which is composed of 4500 ommatidia. The visual axes of two adjacent ommatidia are separated by an interommatidial angle $\Delta\varphi$, which varies from one region of the eye to another (Seidl and Kaiser, 1981). Each ommatidium is composed of a lens and nine photoreceptor cells with identical receptive fields. Six of these cells have a green spectral sensitivity (Wakakuwa *et al.*, 2005) and are involved in motion vision. These photoreceptor cells are connected to three successive visual optic lobes: the lamina, the medulla, and the lobula. Further down the visual processing chain, descending neurons have been found to respond to object velocity (Velocity-Tuned motion-sensitive neurons

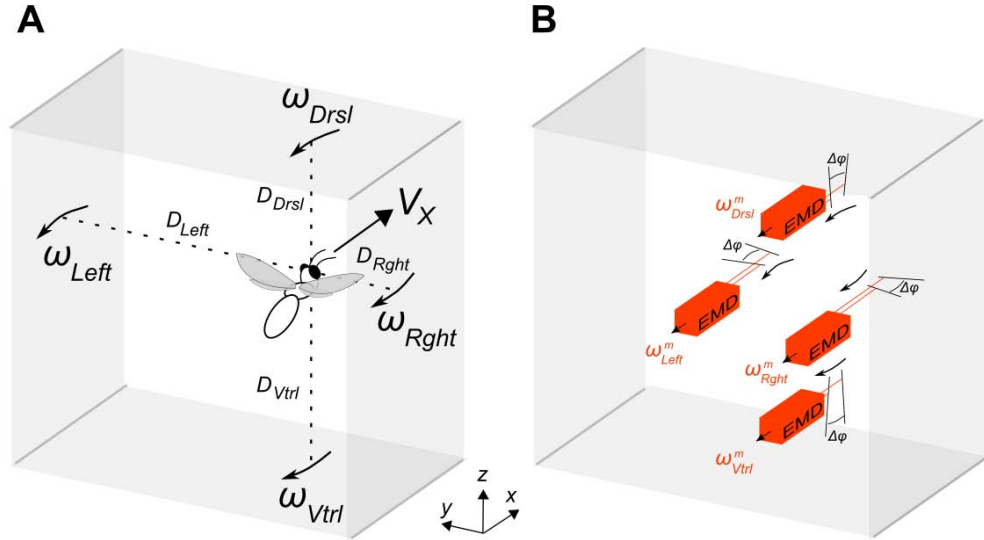


Figure 2.3: (A) A simulated bee flying at forward speed V_x along a tunnel generates an OF (Eq. 8) that depends on the perpendicular distance (right D_{Right} , left D_{Left} , ventral D_{Vtrl} , dorsal D_{Drsl}) from the tunnel surfaces. The simulated bee is equipped with four OF sensors. The sensors' axes are always oriented at fixed roll and pitch orientations, perpendicular to the walls, ground and roof, respectively, and the OF is generated laterally (ω_{Left} and ω_{Right}), ventrally (ω_{Vtrl}) and dorsally (ω_{Drsl}). (B) Each OF sensor consists of only two photoreceptors (two pixels) driving an Elementary Motion Detector (EMD). The visual axes of the two photoreceptors are separated by an interreceptor angle $\Delta\phi = 4$ deg.

VT cells in Ibbotson (2001)). VT neurons respond monotonically to front-to-back translational movements, and therefore act like real *OF sensors*. Our simulated bee is equipped with only four OF sensors (two lateral, one ventral, and one dorsal sensor, Fig. 2.3A). Each of these sensors consists of only two photoreceptors (two pixels) driving an Elementary Motion Detector (EMD). The visual axes of the two photoreceptors are assumed to be separated by an angle $\Delta\phi = 4$ deg. Each photoreceptor's angular sensitivity is assumed to be a Gaussoid function with an acceptance angle (angular width at half height) $\Delta\rho = 4$ deg, and a total field of view of 10.4 deg \times 10.4 deg. The photoreceptors' output was computed at each time step (0.5 msec) by multiplying two matrixes:

- a matrix representing the visible local natural scene (Fig. 2.2),
- a matrix representing the insect-like photoreceptor Gaussoid sensitivity.

The “time-of-travel” scheme of the bio-inspired EMD developed by Franceschini’s research group has been previously described in detail (Blanes, 1986; Pudas *et al.*, 2007; Aubépart and Franceschini, 2007; Franceschini *et al.*, 2009). The response of this OF sensor is a monotonic function of the angular velocity within a 10-fold range (from 40 deg/sec to 400 deg/sec) (Ruffier and Franceschini, 2005), resembling that of the Velocity-Tuned motion-sensitive descending neurons found to exist in honeybees (VT neurons: Ibbotson, 2001).

2.5 The ALIS autopilot

The simulated bee is controlled by an autopilot called ALIS (which stands for Autopilot using an Insect-based vision System), which is reminiscent of both the OCTAVE autopilot for ground avoidance (Ruffier and Franceschini, 2005) and the LORA III autopilot for speed control and lateral obstacle avoidance (Serres *et al.*, 2008a) previously developed at our laboratory. The ALIS autopilot relies, however, on four OF measurements: right, left, ventral, and dorsal. We designed the ALIS autopilot assuming that speed control and obstacle avoidance problems could be solved in a similar way in both the horizontal and vertical planes. The ALIS autopilot consists of two visuomotor feedback loops: the *speed control* loop (on the surge axis) and the *positioning control* loop (on the sway and heave axes). These two loops work in parallel and are *interdependent*. Each of them involves multiple processing stages (Fig. 2.4), and each has its own OF set-point: the *forward OF set-point* and the *positioning OF set-point*, respectively. In this dual control system, neither the speed nor the distance from the tunnel surfaces (walls, ground, or roof) need to be *measured*. The simulated bee will react to any changes in the OFs by selectively adjusting the three orthogonal components V_x , V_y , and V_z of its speed vector \vec{V} .

2.5.1 Forward speed control and forward speed criterion

The *speed control* loop was designed to hold the maximum sum of the two diametrically opposed OFs (measured in the horizontal and vertical planes) constant and

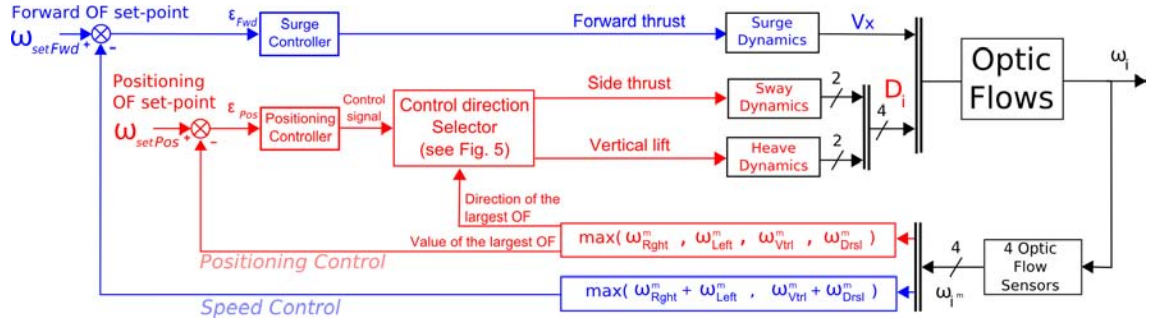


Figure 2.4: The ALIS autopilot is based on two interdependent visual feedback loops, each with its own OF set-point: a *speed control* loop (in blue) and a *positioning control* loop (in red). The surge controller adjusts the pitch angle θ_{pitch} (that determines V_x via the bees' surge dynamics) on the basis of whichever sum of the two coplanar (horizontal or vertical) OFs measured is the largest. This value is compared with the forward OF set-point ω_{setFwd} . The surge controller commands the forward speed so as to minimize the error ε_{Fwd} . The positioning controller controls the roll angle θ_{roll} (or the stroke amplitude $\Delta\Phi$), which determines the distances to the walls (or the distances to the ground and to the roof), depending on the sway (or heave) dynamics on the basis of whichever of the four measured OFs is the largest. The latter value is compared with the positioning OF set-point ω_{setPos} . At any time, the direction of avoidance is given by a *Control direction Selector* that multiplies the control signal by a *direction factor* depending on the *direction of the maximum OF* signal (see Fig. 5). The positioning controller (Proportional-Derivative, PD) commands the sway (or heave) dynamics so as to minimize the error ε_{Pos} . The dash across the connection lines indicates the number of variables involved. D_i is the distance to the surface involved (see Eq. 7).

equal to a forward OF set-point ω_{setFwd} . The ALIS autopilot does so by adjusting the forward thrust T (that will determine the forward speed V_x). In other words, this regulation process consists in first determining whether the sum of the OFs measured in the horizontal plane ($\omega_{Rght}^m + \omega_{Left}^m$) or the sum of those measured in the vertical plane ($\omega_{Vtrl}^m + \omega_{Drsl}^m$), is the larger of the two. The larger of the two sums is then compared with the forward OF set-point ω_{setFwd} (blue loop, Fig. 2.4). The forward OF set-point was set at: $\omega_{setFwd} = 4.57$ V (i.e., 540 deg/sec). This value was based on that recorded in freely flying bees (Baird *et al.*, 2005). The error signal ε_{Fwd} (the input to the surge controller) is calculated as follows:

$$\varepsilon_{Fwd} = \omega_{setFwd} - \max[(\omega_{Rght}^m + \omega_{Left}^m), (\omega_{Vtrl}^m + \omega_{Drsl}^m)] \quad (2.8)$$

The surge controller was tuned using the same procedures as those previously described in the case of the LORA III autopilot (Serres *et al.*, 2008a).

2.5.2 Positioning control and positioning criterion

The *positioning control* loop is in charge of positioning the bee with respect to either the side walls or the ground or the roof of the tunnel. Whether this positioning involves motion on the sway or the heave axis depends on whether the maximum OF measured is in the horizontal or vertical plane. The regulation process adopted here is based on the maximum value of the four OFs measured ($\max(\omega_{Rght}^m, \omega_{Left}^m, \omega_{Vtrl}^m, \omega_{Drsl}^m)$, the red loop in Fig. 2.4), i.e., the value given by the nearest tunnel surface (walls, ground, or roof). This OF regulator is designed to maintain whichever of the four OFs measured is the larger equal to the positioning OF set-point ω_{setPos} . The larger OF measured is compared with ω_{setPos} , which was set at: $\omega_{setPos} = 2.4$ V (i.e., 315 deg/sec). This value was again based on that recorded in freely flying bees (Baird *et al.*, 2005). The error signal ε_{Pos} (the input to the positioning controller) is calculated as follows:

$$\varepsilon_{Pos} = \omega_{setPos} - \max(\omega_{Rght}^m, \omega_{Left}^m, \omega_{Vtrl}^m, \omega_{Drsl}^m) \quad (2.9)$$

The positioning controller was tuned using the same procedures as those previously described in the case of the LORA III autopilot (Serres *et al.*, 2008a).

The surface that will be followed (walls, ground or roof) is specified by a *Control direction Selector* (Fig. 2.4, 2.5). The positioning control signal is multiplied by a *direction factor* that corresponds to the *direction of the maximum OF* signal. Note that the sway and heave dynamics can be driven alternately, depending on whichever (lateral or vertical) OF is maximum at any given time. The input to the type of dynamics is *not* commanded is then set at zero (Fig. 2.5) (Side thrust = 0 or Vertical lift = 0). The simulated bee will react to any unexpected changes in the OFs measured by adjusting either its lateral speed V_y (and hence its lateral position) or its vertical speed V_z (and hence its vertical position). The OF regulator will always react to the nearest of the four tunnel surfaces.

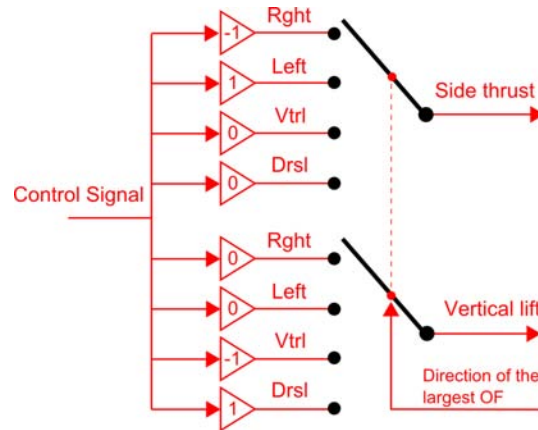


Figure 2.5: The *Control direction Selector* automatically selects the tunnel surface to be followed (wall, ground or roof) by multiplying the control signal (the output from the *Positioning controller*) by a *direction factor* that depends on the *direction of the largest OF* signal. Note that the sway and heave dynamics can be driven alternately, depending on which OF (side or vertical) is the largest at any given time. The input to the sway or heave dynamics that is not relevant is set to zero. In the example shown here, the direction of the maximum OF is “right”. Consequently, the output for the Side thrust is the control signal multiplied by -1 and the output for the Vertical thrust is the control signal multiplied by 0.

2.6 Simulation results

2.6.1 Automatic tunnel-following

In Fig. 2.6, the simulated environment is a straight tunnel 6 meters long, 1 meter wide, and 1 meter high. Fig. 2.6A shows a perspective view. Walls, ground, and roof were lined with natural grayscale images (Fig. 2.2). The simulated bee enters the tunnel at the speed $V_{x_0} = 0.2$ m/sec and with the initial coordinates $x_0 = 0.1$ m, and various couples of y_0 and z_0 (Fig. 2.6B). Fig. 2.6C shows the five trajectories in the vertical plane (x, z) and Fig. 2.6D in the horizontal plane (x, y), plotted every 500 msec. Each bar indicates the honeybee’s body orientation, which is known to form a fixed angle with the orientation of the mean flight-force vector (Nachtigall *et al.*, 1971; David, 1978).

The simulated bee can be seen to have gradually increased both its height of flight (Fig. 2.6C) and its right clearance (Fig. 2.6D) to 0.33 m, while the forward speed (Fig. 2.6E) increased automatically up to 2 m/sec (i.e., the maximum speed

allowed) whichever is the initial positions.

These results show that the ALIS autopilot caused the simulated bee to travel safely along the tunnel, while reaching a given forward speed and a given clearance from the walls.

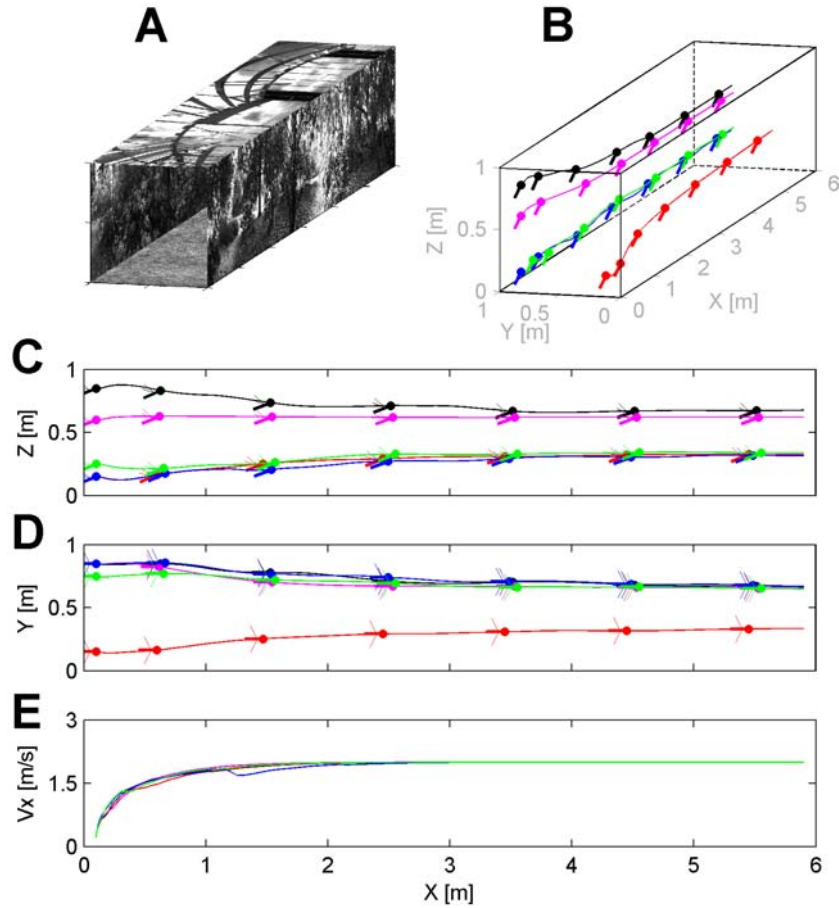


Figure 2.6: (A) Perspective view of the straight flight tunnel. (B) Simulated bee's 3-D trajectory starting at $x_0 = 0.1$ m, with initial speed $V_{x0} = 0.2$ m/sec, and various y_0 and z_0 , plotted every 500 msec. (C) Trajectory in the vertical plane (x, z), every 500 msec. (D) Flight track in the horizontal plane (x, y), plotted every 500 msec. (E) Forward speed V_x profile.

2.6.2 Effect of the local absence of contrast on one of the internal faces of the tunnel

Fig. 2.7 shows successful tests on the behavior of the simulated bee in the presence of “no contrast” zones on the left wall or the roof of the tunnel. These “no contrast”

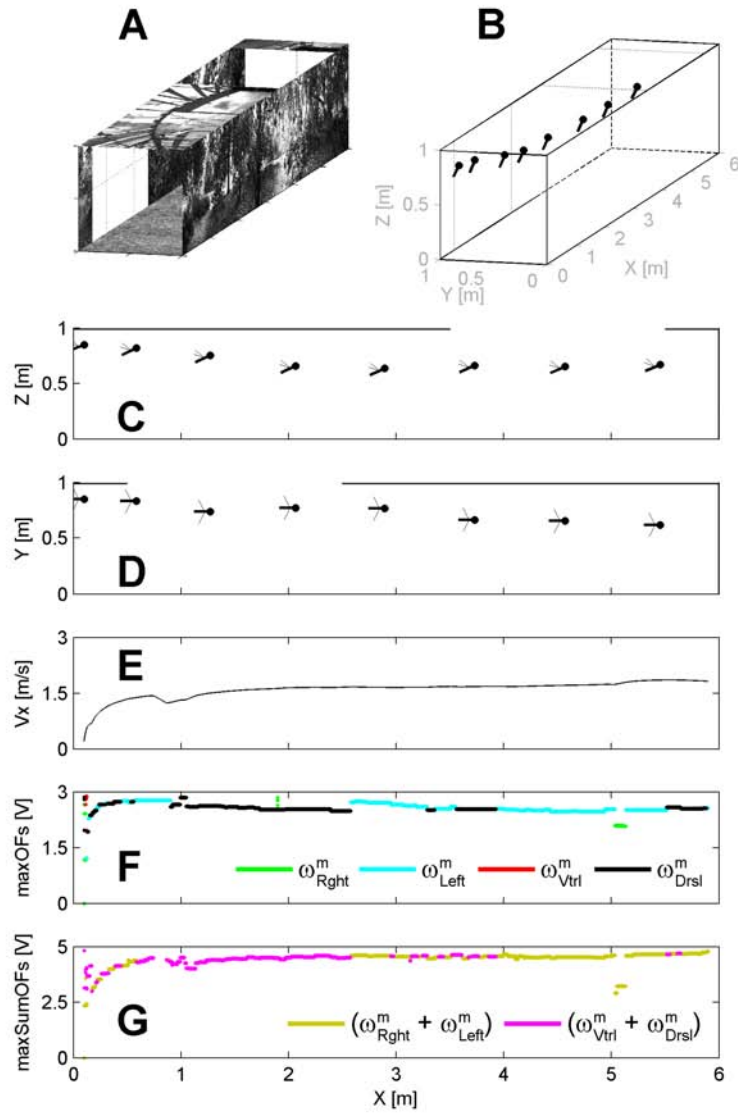


Figure 2.7: (A) Perspective view of the straight flight tunnel including two "no contrast" zones. (B) Simulated bee's 3-D trajectory starting at $x_0 = 0.1$ m, $y_0 = 0.85$ m, $z_0 = 0.85$ m, at the forward speed $V_{x0} = 0.2$ m/sec, plotted every 500 msec. (C) Trajectory in the vertical plane (x, z), every 500 msec. (D) Trajectory in the horizontal plane (x, y), plotted every 500 msec. (E) Forward speed V_x profile. (F) Positioning feedback signal determined by the largest output from the four OF sensors (right OF sensor = green; left OF sensor = cyan; ventral OF sensor = red; dorsal OF sensor = black). (G) Forward feedback signal determined by the largest sum of the two diametrically opposed OF sensors (horizontal OF sensors = yellow; vertical OF sensors = magenta).

zones could be either a real aperture or a lack of texture (Fig. 2.7A). The simulated bee was made to enter the tunnel at speed $V_{x0} = 0.2$ m/sec with the initial coordinates $x_0 = 0.1$ m, $y_0 = 0.85$ m, $z_0 = 0.85$ m (Fig. 2.7B). Fig. 2.7C shows the trajectory in the vertical plane (x, z) and Fig. 2.7D in the horizontal plane (x, y), plotted every 500 msec.

As can be seen from Fig. 2.7, the simulated bee was not greatly disturbed by either the 2-meter long aperture encountered on its left-hand side (at the beginning of the tunnel) or a similar aperture entering its dorsal field of view (at the end of the tunnel).

The positioning criterion (Fig. 2.7F) could select either the left or dorsal EMD output (ω_{Left}^m or ω_{DrsL}^m) when there were no lateral or vertical OF outputs because of the presence of “no contrast” zones (from X= 0.5 m to X= 2.5 m and from X= 3.5 m to X= 5.5 m). The positioning criterion caused the simulated bee to keep a dorsal clearance $D_{DrsL} = 0.35$ m (Fig. 2.7C) and a left clearance $D_{Left} = 0.39$ m (Fig. 2.7D) throughout its journey.

The forward criterion (Fig. 2.7G) could select either the vertical or horizontal EMD output when there were no lateral or vertical OF outputs because of the “no contrast” zones encountered (from X= 0.5 m to X= 2.5 m and from X= 3.5 m to X= 5.5 m). This criterion caused the simulated bee to maintain a relatively constant speed $V_x = 1.85$ m/sec throughout its journey (Fig. 2.7E).

These results show that the ALIS autopilot enabled the simulated bee to travel safely along the tunnel without being greatly disturbed by the presence of a lateral or dorsal “no contrast” zone.

2.6.3 Automatic terrain-following

Fig. 2.8 shows successful tests on the behaviour of the simulated bee on a sloping terrain (slope angle 7,deg). As this sloping zone gradually affected the relative distance from the bee to the ground D_{Vtrl} , it acted like an OF perturbation (Fig. 2.8A). The simulated bee was made to enter the tunnel at the speed $V_{x0} = 0.2$ m/sec with the

initial coordinates $x_0 = 0.1$ m, $y_0 = 0.85$ m, $z_0 = 0.15$ m (Fig. 2.8B). Fig. 2.8C shows the trajectory in the vertical plane (x, z) and Fig. 2.8D in the horizontal plane (x, y), plotted every 500 msec.

As can be seen from Fig. 2.8, the simulated bee was not greatly disturbed by the ramp-like slope occurring below its flight path.

The positioning criterion (Fig. 2.8F) could select either the ventral or left EMD output ($\omega_{V_{tlr}}^m$ and $\omega_{L_{eft}}^m$). This automatic choice caused the simulated bee to maintain both a ventral clearance and a left clearance (Fig. 2.8D) throughout its journey.

The forward criterion can be seen to have mostly opted for vertical EMD outputs ($\omega_{V_{tlr}}^m + \omega_{D_{rsl}}^m$, Fig. 2.8G) because the ventral slope made the vertical section of the tunnel smaller than its horizontal section. This criterion caused the simulated bee to maintain a relatively constant speed $V_x = 1.45$ m/sec throughout its journey (Fig. 2.8E).

These results show that the ALIS autopilot made the simulated bee travel along the tunnel without being greatly disturbed by the sloping ground encountered.

2.6.4 Automatic speed control in horizontally and/or vertically tapered tunnels

The simulated tunnels used here were 6-meter long, 1-meter high tapered tunnels with a 1-meter wide entrance and a 0.25-meter constriction halfway along the tunnel. This constriction could occur in either the horizontal plane (Fig. 2.9A) the vertical plane (Fig. 2.10A), or both planes together (Fig. 2.11A). These tunnels were designed to test the ability of the ALIS autopilot to overcome several strong OF disturbances at the same time.

As shown in Fig. 2.9, the simulated bee was made to enter a tunnel with a midway constriction in the *horizontal* plane, at the speed $V_{x0} = 0.2$ m/sec and with the initial coordinates $x_0 = 0.1$ m, $y_0 = 0.85$ m, $z_0 = 0.15$ m (Fig. 2.9B). Fig. 2.9C shows the trajectory in the vertical plane (x, z) and Fig. 2.9D in the horizontal plane (x, y), plotted every 500 msec.

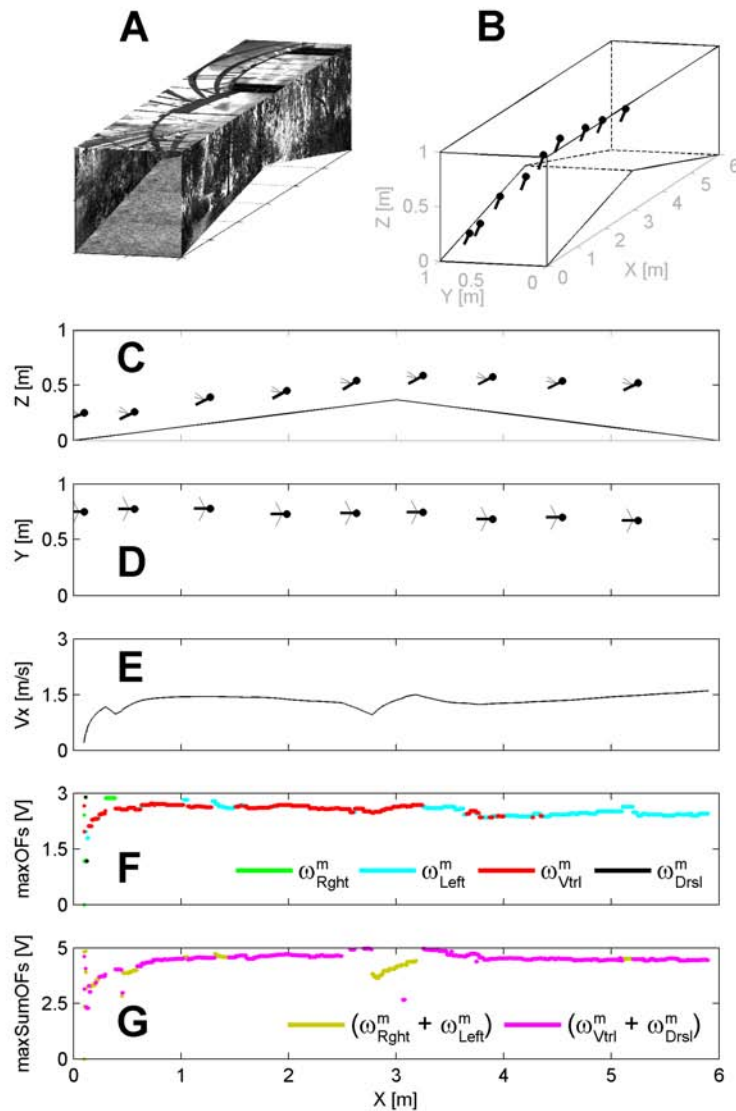


Figure 2.8: (A) Perspective view of the tapered tunnel. (B) Simulated bee's 3-D trajectory starting at the initial coordinates $x_0 = 0.1$ m, $y_0 = 0.75$ m, $z_0 = 0.25$ m, and at the speed $V_{x_0} = 0.2$ m/sec, plotted every 500 msec. (C) Trajectory in the vertical plane (x, z), every 500 msec. (D) Trajectory in the horizontal plane (x, y), plotted every 500 msec. (E) Forward speed V_x profile. (F) Positioning feedback signal determined by the largest output from the four OF sensors (right OF sensor = green; left OF sensor = cyan; ventral OF sensor = red; dorsal OF sensor = black). (G) Forward feedback signal determined by the largest sum of the two diametrically opposed OF sensors (horizontal OF sensors = yellow; vertical OF sensors = magenta).

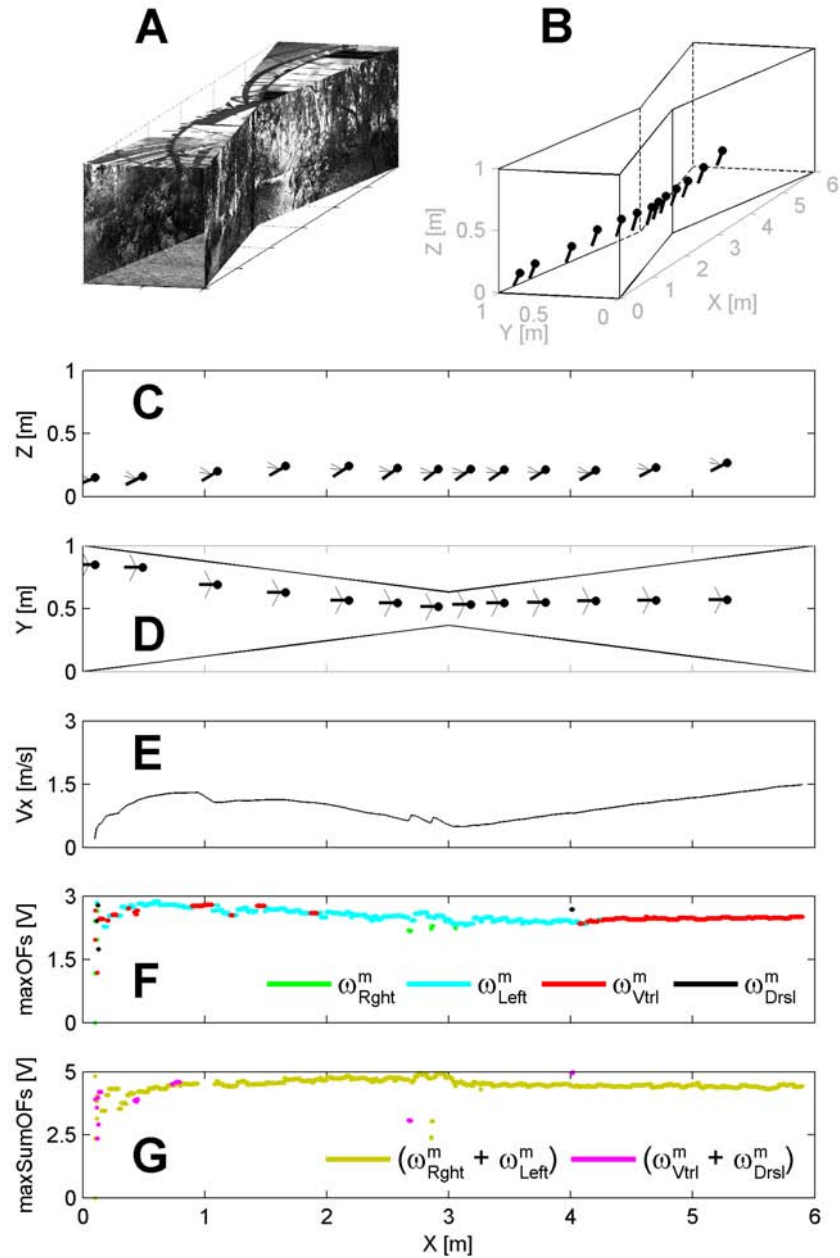


Figure 2.9: (A) Perspective view of the tapered tunnel. (B) Simulated bee's 3-D trajectory starting at the initial coordinates $x_0 = 0.1$ m, $y_0 = 0.85$ m, $z_0 = 0.15$ m, and at the speed $V_{x_0} = 0.2$ m/sec, plotted every 500 msec. (C) Trajectory in the vertical plane (x , z), every 500 msec. (D) Trajectory in the horizontal plane (x , y), plotted every 500 msec. (E) Forward speed V_x profile. (F) Positioning feedback signal determined by the largest output from the four OF sensors (right OF sensor = green; left OF sensor = cyan; ventral OF sensor = red; dorsal OF sensor = black). (G) Forward feedback signal determined by the largest sum of the two diametrically opposed OF sensors (horizontal OF sensors = yellow; vertical OF sensors = magenta).

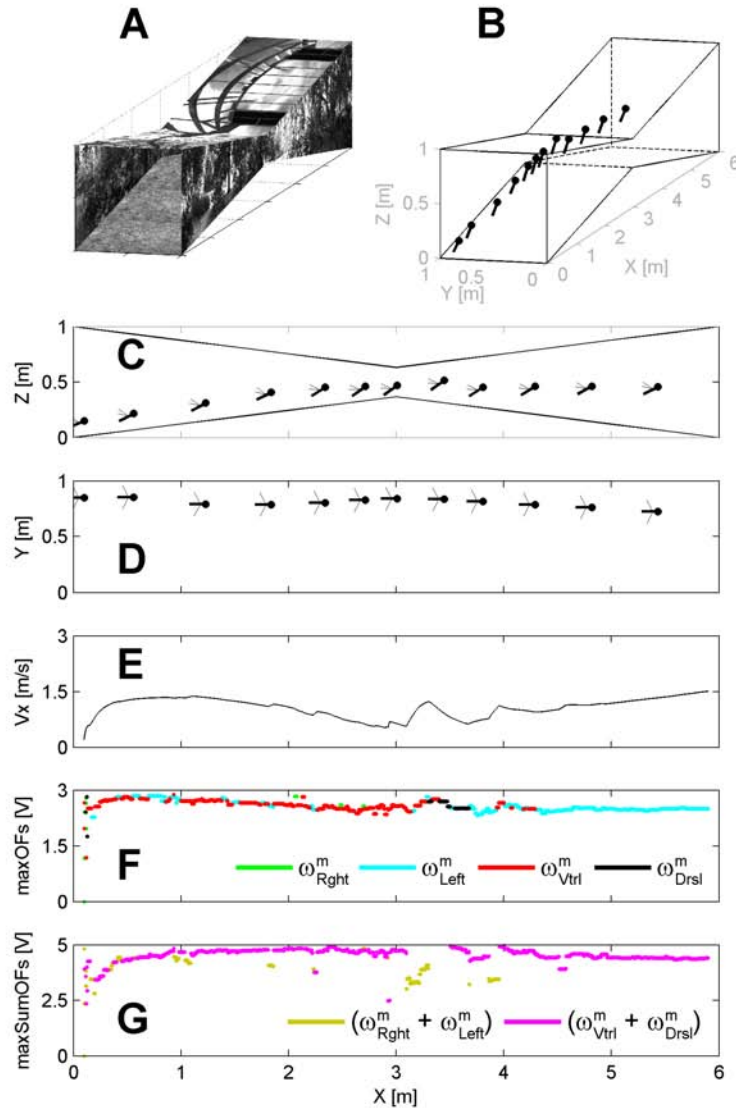


Figure 2.10: (A) Perspective view of the tapered tunnel. (B) Simulated bee's 3-D trajectory starting at the initial coordinates $x_0 = 0.1$ m, $y_0 = 0.85$ m, $z_0 = 0.15$ m, and at the speed $V_{x_0} = 0.2$ m/sec, plotted every 500 msec. (C) Trajectory in the vertical plane (x , z), every 500 msec. (D) Trajectory in the horizontal plane (x , y), plotted every 500 msec. (E) Forward speed V_x profile. (F) Positioning feedback signal determined by the largest output from the four OF sensors (right OF sensor = green; left OF sensor = cyan; ventral OF sensor = red; dorsal OF sensor = black). (G) Forward feedback signal determined by the largest sum of the two diametrically opposed OF sensors (horizontal OF sensors = yellow; vertical OF sensors = magenta).

The simulated bee followed the left wall of the tapered tunnel, simply because its starting point was close to that wall. The positioning criterion (Fig. 2.9F) selected the left EMD output (ω_{left}^m), which remained approximately equal to the *positioning OF set-point* throughout the journey (Fig. 2.9F). The simulated bee kept a safe left clearance throughout its journey. The simulated bee automatically slowed down as it approached the narrowest section of the tapered tunnel, and accelerated again when the tunnel widened out beyond that point (Fig. 2.9E). Since the tunnel narrowed only in the horizontal plane, the OF in the vertical plane was of little relevance to the speed control part of the ALIS autopilot. The forward speed depended mostly on the OF in the horizontal plane ($\omega_{Left}^m + \omega_{Right}^m$, Fig. 2.9G) because the horizontal section of the tunnel was smaller than its vertical section.

The ALIS autopilot made the simulated bee travel safely along the “horizontal” tapered tunnel (tapering angle 7 deg) without being greatly perturbed by the major OF disturbance concomitantly detected by both its left and right OF sensors.

As shown in Fig. 2.10, the simulated bee was then made to enter a tunnel with a midway constriction in the vertical plane, at the speed $V_{x0} = 0.2$ m/sec, with the initial coordinates $x_0 = 0.1$ m, $y_0 = 0.85$ m, $z_0 = 0.15$ m (Fig. 2.10B). Fig. 2.10C shows the trajectory in the vertical plane (x, z) and Fig. 2.10D in the horizontal plane (x, y), plotted every 500 msec. In this case, the simulated bee followed both the ground and the left wall of the tapered tunnel, simply because its starting point was near to the ground and the left wall. The positioning criterion could select either the ventral or left OF measured (ω_{Vtr}^m and ω_{Left}^m), which remained approximately equal to the *positioning OF set-point* throughout the journey (Fig. 2.10F). The simulated bee kept a safe ventral and left clearance throughout its journey.

The simulated bee automatically slowed down as it approached the narrowest section of the tapered tunnel, and accelerated again when the tunnel widened out beyond that point (Fig. 2.10E). As the tunnel narrowed only in the vertical plane, the OF in the horizontal plane was of little relevance to the speed control part of the ALIS autopilot. The forward speed depended mostly on the OF in the vertical plane ($\omega_{vtrl}^m + \omega_{Drsl}^m$, Fig. 2.10G) because the vertical section of the tunnel was smaller than

its horizontal section.

The ALIS autopilot made the simulated bee travel along the vertically tapered tunnel (tapering angle 7 deg) without being greatly perturbed by the major OF disturbance concomitantly detected by both its ventral and dorsal OF sensors.

As shown in Fig. 2.11, the simulated bee was then made to enter the tunnel with midway constrictions in both the horizontal and vertical planes. The bee entered at the speed $V_{x0} = 0.2$ m/sec with the initial coordinates $x_0 = 0.1$ m, $y_0 = 0.85$ m, $z_0 = 0.15$ m (Fig. 2.11B). Fig. 2.11C shows the trajectory in the vertical plane (x, z) and Fig. 2.11D in the horizontal plane (x, y), plotted every 500 msec. The simulated bee followed both the ground and the left wall of the tapered tunnel, simply because its starting point was near the ground and the left wall. The positioning criterion could select either the ventral or the left OF measured (ω_{Vtrl}^m and ω_{Left}^m), which remained approximately equal to the *positioning OF set-point* throughout the trajectory (Fig. 2.11F). The simulated bee kept a safe ventral and left clearance throughout its journey.

The simulated bee automatically slowed down as it approached the narrowest section of the tapered tunnel and accelerated again when the tunnel widened out beyond this point (Fig. 2.11E). As the tunnel narrowed in both the horizontal and vertical planes, the OFs in the horizontal and vertical planes were both equally relevant to the speed control part of the ALIS autopilot. The forward speed depended on the OFs in both the horizontal and vertical planes ($\omega_{Rght}^m + \omega_{Left}^m$ and $\omega_{Vtr}^m + \omega_{Drs}^m$, Fig. 2.11G) because the horizontal and the vertical sections of the tunnel both varied to an equal extent.

The ALIS autopilot made the simulated bee cross the "horizontal and vertical" tapered tunnel (tapering angle 7 deg in both planes) without being greatly perturbed by a major overall OF disturbance concomitantly affecting its lateral, ventral, and dorsal OF sensors.

All in all, these results show that the ALIS autopilot made the simulated bee:

- adopt a cruise speed that will automatically adjust to whichever section (horizontal or vertical) produces the largest optic flow, and

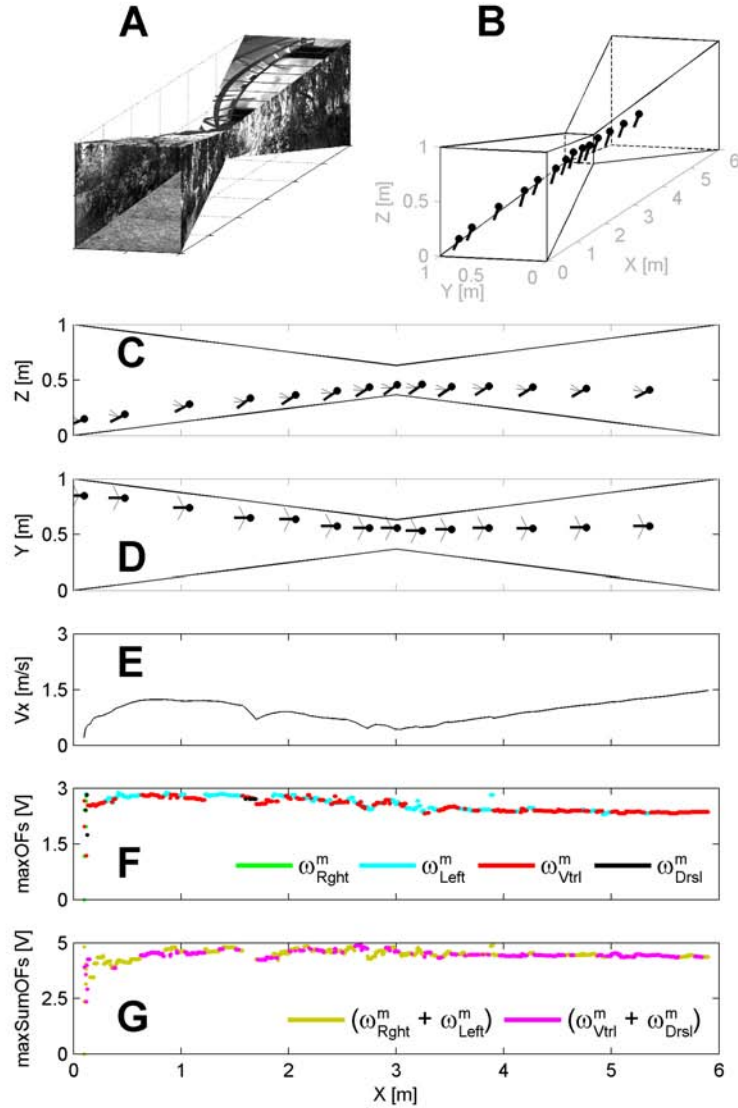


Figure 2.11: (A) Perspective view of the tapered tunnel. (B) Simulated bee's 3-D trajectory starting at initial coordinates $x_0 = 0.1$ m, $y_0 = 0.85$ m, $z_0 = 0.15$ m, and at the speed $V_{x0} = 0.2$ m/sec, plotted every 500 msec. (C) Trajectory in the vertical plane (x, z), every 500 msec. (D) Trajectory in the horizontal plane (x, y), plotted every 500 msec. (E) Forward speed V_x profile. (F) Positioning feedback signal determined by the largest output from the four OF sensors (right OF sensor = green; left OF sensor = cyan; ventral OF sensor = red; dorsal OF sensor = black). (G) Forward feedback signal determined by the largest sum of the two diametrically opposed OF sensors (horizontal OF sensors = yellow; vertical OF sensors = magenta).

- adopt a clearance from one of the tunnel surfaces (the ground or the roof or one wall) that will be proportional to the animal’s ground speed, thus automatically generating both *terrain-following* and *wall-following* behavior.

2.7 Conclusions

Here we have presented an OF-based 3D autopilot called ALIS. The results of the computer simulations described above show that a simulated bee equipped with the ALIS autopilot can navigate safely under purely visual control along a straight tunnel (Fig. 2.6), occurs even when part of the wall or the roof is devoid of texture (Fig. 2.7) and when the tunnel narrows or expands, in either the horizontal or vertical plane (Fig. 2.8A, 2.9A, 2.10A), or in both planes (Fig. 2.11A). Here we have not investigated dynamical disturbances such as wind perturbations but tested ALIS’s robustness to strong OF perturbations. Absence of contrast on one side (as Fig. 2.7) and tapered tunnels (Fig. 2.9- 2.11) are considered by the ALIS control system (Fig. 2.4) as strong perturbations. The autopilot manages to cope with these major perturbations, allowing the simulated bee to fly safely in these tunnels.

These feats can all be achieved with a really minimalistic visual system consisting of only eight pixels forming four EMDs (two EMDs in the horizontal plane and two in the vertical plane). The ALIS autopilot enables the agent to avoid obstacles by performing maneuvers involving only translational DOFs (along x , y , z). The key to the performances of the ALIS autopilot is a pair of *OF regulators* designed to hold the perceived OF constant by adjusting the forward, side, and vertical thrusts. More specifically, these two *OF regulators* operate as follows:

(i) The first *OF regulator* adjusts the bee’s forward speed so as to keep *whichever sum* of the two opposite OFs (i.e., left+right or ventral+dorsal) is maximum equal to a *forward OF set-point*. The outcome is that the bee’s forward speed becomes proportional to the smallest dimension (width or height, or both) of the corridor (Fig. 2.9E, 2.10E, 2.11E). Further simulations showed (data not shown) that this occurs regardless of the position of the bee’s starting point at the tunnel entrance.

The forward speed attained by the simulated bee depends also on the forward OF set-point ω_{setFwd} .

(ii) The second *OF regulator* adjusts the bee's lateral and vertical position so as to keep the *largest OF value* (from any of the four tunnel surfaces: walls, ground, or roof) equal to the *positioning OF set-point*. The outcome is that the clearance from the nearest wall (or ground or roof) becomes proportional to the bee's forward speed as defined in (i). The clearance from the nearest tunnel surface depends on the positioning OF set-point ω_{setPos} .

The main advantage of this visuomotor control system is that it operates efficiently without any needs for explicit speed or distance information, and hence without any needs for speed or range sensors. The emphasis here is on behavior rather than metrics: the simulated bee behaves appropriately although it is completely “unaware” of its ground speed and its distance from the walls, ground, and roof. The simulated bee navigates on the basis of two parameters alone: the forward OF set-point ω_{setFwd} and the positioning OF set-point ω_{setPos} (Fig. 2.4). The *explicit* ALIS control scheme presented here (Fig. 2.4) can be viewed as a working hypothesis and is very much in line with the ecological approach (Gibson, 1950), according to which an animal's visual system is thought to drive the locomotor system directly, without requiring any “representation” of the environment (Franceschini *et al.*, 1992; Duchon and Warren, 1994). The ALIS control scheme (Fig. 2.4) readily accounts for the behavior observed on real bees flying along a stationary corridor (Srinivasan *et al.*, 1991; Baird *et al.*, 2006; Serres *et al.*, 2008b) or a tapered corridor (Srinivasan *et al.*, 1996). It also accounts for the *wall-following* behavior observed in straight or tapered corridors (Serres *et al.*, 2008b).

Real bees have 4500 ommatidia, per eye and obviously more than four OF sensors. These large number of OF sensors therefore enable them to measure the OF in many directions and an elaborated autopilot could make them to avoid obstacles occurring in many directions. An OF regulator is little demanding in terms of its neural (or electronic) implementation since it requires only a few *linear* operations (such as adding, subtracting, and applying various filters) and *nonlinear* operations (such as

minimum and maximum detection). The minimalist control scheme described in this paper could be implemented in a micro-controller running at 1kHz. In this way, the “computation time” could be up to 1 msec.

In terms of the potential applications of these findings, biomimetic solutions of the kind described here may pave the way for the design of computation-lean, lightweight visual guidance systems for autonomous aerial, underwater, and space vehicles.

2.8 Acknowledgments

We thank S. Viollet and L. Kerhuel for their fruitful comments and suggestions during this work, R. Brinkworth and D. O’Carroll (Adelaide Uni., Australia) for kindly making their panoramic images available to us, and J. Blanc for improving the English manuscript. This work was supported partly by CNRS (Life Science; Information and Engineering Science and Technology), by the Aix-Marseille University, by the French Defense Agency (DGA, 05 34 022), by the French Agency for Research (ANR, RETINAE project), and by the European Space Agency (ESA) under contract n° 08-6303b.

Chapitre 3

Article II. Honeybees change their height to restore their optic flow

Article publié en 2010 dans *Journal of Comparative Physiology* : volume 196, pages 307-313.

Auteurs : Geoffrey Portelli, Franck Ruffier, et Nicolas Franceschini.

Si l'on admet que l'abeille recherche une vitesse de défilement préférée (un flux optique préféré) dans son champ visuel ventral, alors, en réponse au survol d'un affaissement inattendu du sol ou bien en réponse à un vent frontal venant la freiner, l'abeille devrait ajuster sa vitesse par rapport au sol ou bien sa hauteur de vol afin de maintenir constant le flux optique perçu. C'est en gardant à l'esprit cette hypothèse motivée par de précédentes études que nous avons conçu le pilote automatique décrit dans l'article précédent. Dans l'article présenté ci-après, nous avons voulu questionner directement les abeilles en les soumettant à une perturbation importante de leur flux optique ventral. A l'instar des premières expériences comportementales où les abeilles volaient dans des corridors équipés de murs mobiles, nous avons conçu un tunnel de vol dont une partie du sol pouvait être mise en mouvement. Ce mouvement du sol, effectué dans le même sens que celui du vol des abeilles, équivaut à une perturbation du flux optique ventral engendrée par le survol soudain d'un creux dans le sol ou bien par un vent frontal. Ainsi, nous avons voulu répondre à la question : quelle est la réaction de l'abeille à une diminution inattendue de flux optique ventral ? L'abeille va-t-elle ajuster sa vitesse, sa hauteur, ou bien les deux variables simultanément ? La réponse

dictée par le comportement de l'insecte en situation venant se confronter directement avec les hypothèses énoncées, et avec le modèle ALIS élaboré précédemment.

Honeybees change their height to restore their optic flow¹

3.1 Abstract

To further elucidate the mechanisms underlying insects' height and speed control, we trained outdoor honeybees to fly along a high-roofed tunnel, part of which was equipped with a moving floor. Honeybees followed the stationary part of the floor at a given height. On encountering the moving part of the floor, which moved in the same direction as their flight, honeybees descended and flew at a lower height, thus gradually restoring their ventral optic flow (OF) to a similar value to that they had perceived when flying over the stationary part of the floor. This was therefore achieved not by increasing their airspeed, but by lowering their height of flight. These results can be accounted for by a control system called an optic flow regulator, as proposed in previous studies. This visuo-motor control scheme explains how honeybees can navigate safely along tunnels on the sole basis of OF measurements, without any need to measure either their speed or the clearance from the surrounding walls.

3.2 Introduction

Flying insects make extensive use of their visual system to navigate efficiently in unfamiliar environments. To control their flight, insects rely mostly on the optic flow (OF), which is, the angular velocity at which any environmental feature sweeps past their eyes as the result of the insects' locomotion (Kennedy, 1951; David, 1979, 1982; Taylor and Krapp, 2007). On the basis of the OF, insects control their lateral position (Kirchner and Srinivasan, 1989; Srinivasan *et al.*, 1991; Serres *et al.*, 2008b),

¹Portelli, G., Ruffier, F., and Franceschini, N. (2010b). Honeybees change their height to restore their optic flow. *J Comp Physiol A*, 196(4): 307-313.

their speed (Preiss and Kramer, 1984; Srinivasan *et al.*, 1996; Baird *et al.*, 2006; Fry *et al.*, 2009) and their height (Kennedy, 1951; Kuenen and Baker, 1982; Srinivasan *et al.*, 1996; Fadamiro *et al.*, 1998; Srinivasan *et al.*, 2000; Franceschini *et al.*, 2007). Recent studies have confirmed that the ventral OF, plays a particularly important role in honeybees' flight control processes (Srinivasan *et al.*, 1996, 2000; Baird *et al.*, 2006; Barron and Srinivasan, 2006). The latter authors used various tunnels, the floor of which was lined with stationary patterns of various kinds, such as 2-D patterns providing many ventral OF cues, axial patterns providing a few ventral OF cues or a homogeneous pattern providing hardly any OF cues. Honeybees were found to fly on average at a lower height and a higher speed when only a few ventral OF cues were available (Baird *et al.*, 2006; Barron and Srinivasan, 2006). In the outdoor experiments described below, freely flying honeybees were subjected to a major step perturbation in their ventral OF, using a moving floor lined with contrasting patterns moving in the same direction as the flight (Fig. 3.1a, b). The bees' behavior was quantified in terms of their individual trajectories in the vertical (longitudinal) plane and statistical analyses were performed on the data obtained. Special attention was paid to the changes in the bees' behavior occurring at the transition between the stationary and moving parts of the floor.

3.3 Materials and methods

3.3.1 Flight tunnel

The floor, the high roof and the left wall of the outdoor flight tunnel (220-cm long, 100-cm high and 25-cm wide) consisted mainly of planks lined with printed red and white stripes. The right wall consisted of a thin white insect netting lined with stripes consisting of a red gelatin filter (Lee Filters HT019), through which the honeybees' flight paths could be seen and video-recorded. Part of the floor (between abscissa $x = 60$ cm and $x = 210$ cm) consisted of a belt printed with the same red and white pattern, stretched between two drums. A speed regulated, brushless motor coupled

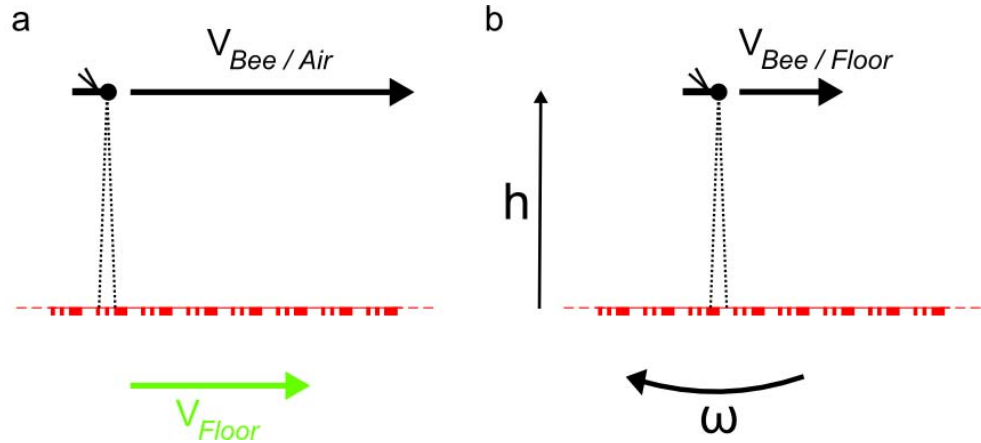


Figure 3.1: **(a)** The bee was flying at an airspeed of $V_{Bee/Air}$, which was equal to the ground speed since there was no wind. However, the floor could be set in motion at speed V_{Floor} in the same direction as the flight. The bee's speed relative to the floor $V_{Bee/Floor}$ is therefore given by : $V_{Bee/Floor} = V_{Bee/Air} - V_{Floor}$. **(b)** The ventral OF perceived in the vertical downward direction by the bee flying at height h and speed $V_{Bee/Floor}$ is the angular speed defined as $\omega = V_{Bee/Floor} \div h_{Bee/Floor}$ [rad/s].

to one of the drums drove the belt at a speed of 0140 cm/s. The tunnel was closed with a white plank at each end. Two openings (5×5 cm) placed 10 cm above the floor gave the bees entry to the tunnel and access to the reward, respectively. They were opened and closed manually by the experimenter. The outdoor flight tunnel was oriented to the north and received only indirect illumination (no direct sunlight).

3.3.2 Pattern

The patterns consisted of red and white stripes oriented perpendicularly to the direction of flight. As honeybees do not possess red-sensitive photoreceptors (Menzel and Backhaus, 1991), they perceive the red stripes like gray shades. These red stripes had two different widths (1 cm and 3 cm) and formed a simple 10 cm-wide pattern that was repeated regularly, as shown in Fig. 3.1. The angular subtends of the stripes ranged from 5.7° to 53° (110 cmwide pattern viewed from a distance of 10 cm, respectively) and from 0.5° to 5.3° (110 cm-wide pattern viewed from 1 m, respectively). The Michelson contrast between the red and white stripes was $m = 0.47$ on the planks and $m = 0.25$ on the insect netting. Contrast was measured using a photodi-

ode equipped with a green band-pass filter (Kodak Wratten n° 61), the transmission spectrum of which closely matched the spectral sensitivity of the honeybee's green receptors, the receptors involved in motion detection (Bishop, 1970). A red filter placed in front of the camcorder monitoring the honeybees' trajectories (through the insect netting) made it possible to optimize the contrast between the honeybee and the background.

3.3.3 Experimental procedure

Groups of four to six freely flying honeybees (*Apis mellifera*) were marked and trained outdoors to enter the tunnel and fly along it to collect sugar solution at the opposite end. During the training phase, the floor was always kept stationary. Once bees had received about 30 rewards, their flight path was recorded with the digital camera from the insect-netting side, on their way to the reward. Only one bee at a time was recorded under two conditions: (1) stationary floor and (2) floor set in motion in the same direction as the honeybees' flight, at a speed of 0.5 m/s. The two experimental conditions were balanced to prevent any effects of prior exposure to ventral OF disturbances on the subsequent flight path. The camcorder and the floor motion were triggered at the moment when the honeybee entered the corridor. The short rise time of the motorized drum (0.3 s) ensured that the floor was already moving at a constant speed by the time the bees arrived above it. During the recordings, the white door giving access to the reward remained seamlessly closed to rule out the presence of any uncontrolled attractive cues.

3.3.4 Video recordings and flight path analysis

The honeybees' trajectories were filmed at a rate of 20 frames per second ($T_s = 50$ ms) with a high-resolution black-and-white CMOS camera (Prosilica EC1280). The camera was placed sideways, 2.3 m from the insect netting. The field of view extended over the entire tunnel height (100 cm), from abscissa $x = 20$ cm to abscissa $x = 180$ cm. In both experimental conditions, the bees first flew over the stationary part of the

floor (from $x = 0$ cm to $x = 60$ cm), and then over the longer part (150 cm) that could be either kept stationary or set in motion (from $x = 60$ cm to $x = 210$ cm). Image sequences were processed using ImageJ macros and analyzed using the Matlab script program to determine the bee's flight height (h) as a function of the abscissa (x) along the tunnel axis in each frame. Each trajectory was mapped, based on the successive (x , h) positions of the bee. The airspeed of each trajectory was computed at each abscissa x , using a four-point derivative smoothing filter ($V_{Bee/Air}(t) = (2x_{Bee}(t-2) + x_{Bee}(t-1) - x_{Bee}(t+1) - 2x_{Bee}(t+2))/10Ts$).

3.3.5 Statistical analysis

The parameters used in the analysis were the bee's airspeed ($V_{Bee/Air}$), the bee's speed with respect to the floor ($V_{Bee/Floor}$) and the floor speed (V_{Floor}). $V_{Bee/Floor}$ was obviously obtained by subtracting V_{Floor} from $V_{Bee/Air}$ (Fig. 3.1a, b): $V_{Bee/Floor} = V_{Bee/Air} - V_{Floor}$.

All the individual trajectories recorded have been plotted in Fig. 3.2a, b. The histograms on the right were computed using the average flight height of individual honeybees between $x = 60$ cm and $x = 180$ cm. A paired sample *t-test* was used to compare the means of the averaged individual flight heights.

In Fig. 3.3, the flight height ($h_{Bee/Floor}$), the bee's airspeed ($V_{Bee/Air}$) and the ventral OF (calculated as $V_{Bee/Floor} \div h_{Bee/Floor}$) have been plotted in the two conditions. Flight height, airspeed and ventral OF were averaged over a distance of 10 cm and each dot gives the mean value of these individual averages. A two-way repeated-measures ANOVA was used to analyze the height, airspeed and the ventral OF versus the x position in the tunnel in the two experimental conditions. In these analyses, the significance level was taken to be $\alpha = 0.05$. All error bars are given as \pm standard error of the mean (SEM).

In Fig. 3.4, the average flight height $h_{Bee/Floor}$ is plotted versus the average flight speed relative to the floor $V_{Bee/Floor}$ in the two parts of the tunnel. A regression analysis was performed to determine whether any linear correlations existed between

the two variables.

3.4 Results

Figure 3.2 shows the two side views of all the honeybees' trajectories obtained in the two conditions: with a stationary floor (Fig. 3.2a), and with the floor steadily moving in the same direction as the bee, at the speed $V_{Floor} = 0.5$ m/s (Fig. 3.2b).

Over the initial, stationary part of the floor (i.e., up to $x = 60$ cm), honeybees flew at virtually the same height in both conditions (14.8 ± 1.1 cm and 13.6 ± 0.9 cm, respectively, $df = 38.3$, $P = 0.44$). Over the mobile part of the floor, bees descended conspicuously when the floor was set in motion and flew at a lower height on average (10.7 ± 0.7 cm vs. 16 ± 1.3 cm, $df = 30.1$, $P < 0.01$) (Fig. 3.2b). The first result obtained was therefore that moving the floor in the flight direction forced the honeybees to descend and fly closer to the ground.

In Fig. 3.3, the flight height (a), the honeybees' airspeed (b) and the actual ventral OF perceived by the honeybees (c) were plotted versus the distance x traveled along the tunnel. The airspeed profile turned out to be remarkably similar in both conditions (Fig. 3.3b, $F(1) = 0.67$, $P = 0.41$), showing a slight but significant increase along the tunnel, up to $x = 130$ cm (Fig. 3.3b, $F(15) = 5.73$, $P < 0.001$). Two phases stand out from the honeybees' flight patterns. In the first phase (from $60 \text{ cm} \leq x \leq 130 \text{ cm}$), the bees gradually descend from 13.2 ± 0.8 cm down to 8.5 ± 0.7 cm (Fig. 3.3a, green curve). By flying lower and lower, they gradually restore their ventral OF to about 366° /s until reaching the abscissa $x = 125$ cm (Fig. 3.3c, green curve, $F(1,15) = 2.69$, $P < 0.001$). In the second phase ($130 \text{ cm} \leq x \leq 180 \text{ cm}$), where the bees approached the end of the tunnel, they seem to have slightly decelerated, whether or not the ground below was moving (Fig. 3.3b). This second phase was characterized by the fact that the bees gained height (Fig. 3.3a) and the ventral OF therefore decreased, especially in the moving floor condition (green curve in Fig. 3.3c).

In Fig. 3.4, the average honeybees' height and speed relative to the floor have been

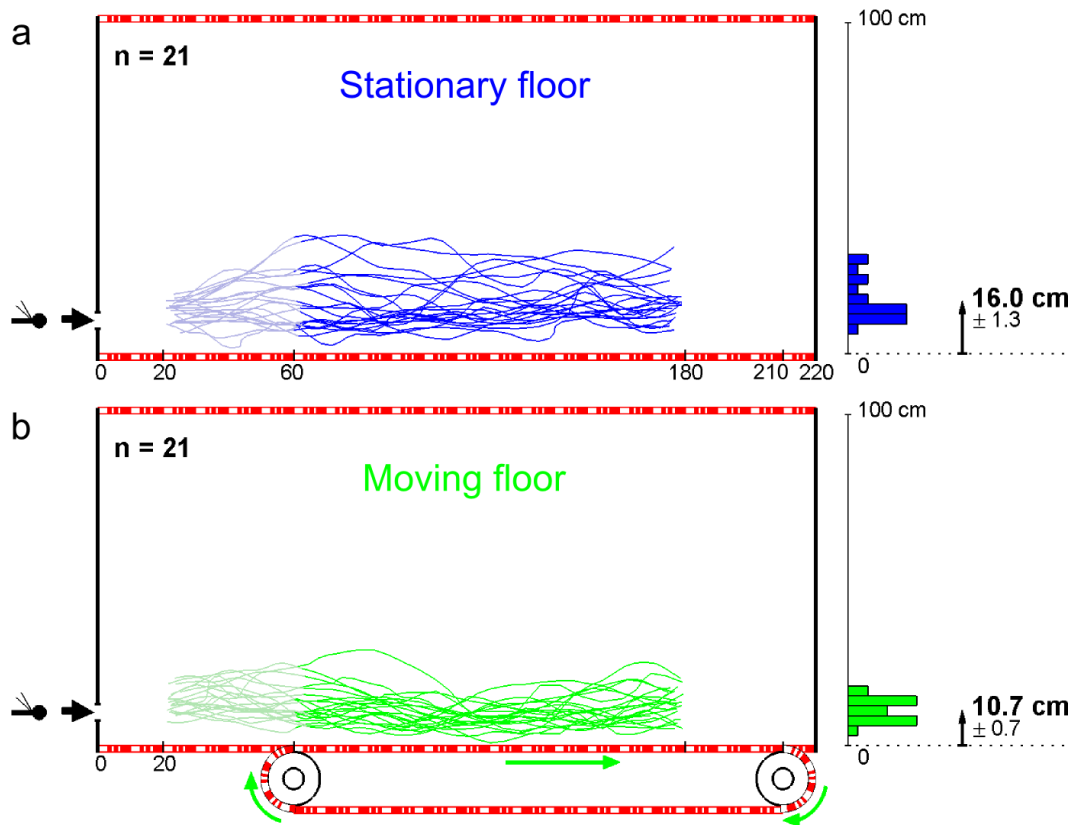


Figure 3.2: Side view of the trajectories of 21 individual honeybees flying freely along the tunnel under two conditions : over a stationary or partially moving part of the floor. The horizontal visual field of the camera ($20 \text{ cm} < x < 180 \text{ cm}$) covered the transition between the stationary and moving parts. The latter extended up to $x = 210 \text{ cm}$. The blue trajectories were recorded over the stationary floor, and the green trajectories, over the part of the floor set in motion. All error bars are \pm SEM. (a) When the floor was stationary, the honeybees flew at a height of $16 \pm 1.3 \text{ cm}$ above the floor. (b) When the floor was set in motion (at a speed of $V_{Floor} = 0.5 \text{ m/s}$) in the same direction as the honeybees' flight, the insects descended and flew at a height of only $10.9 \pm 0.7 \text{ cm}$ above the floor.

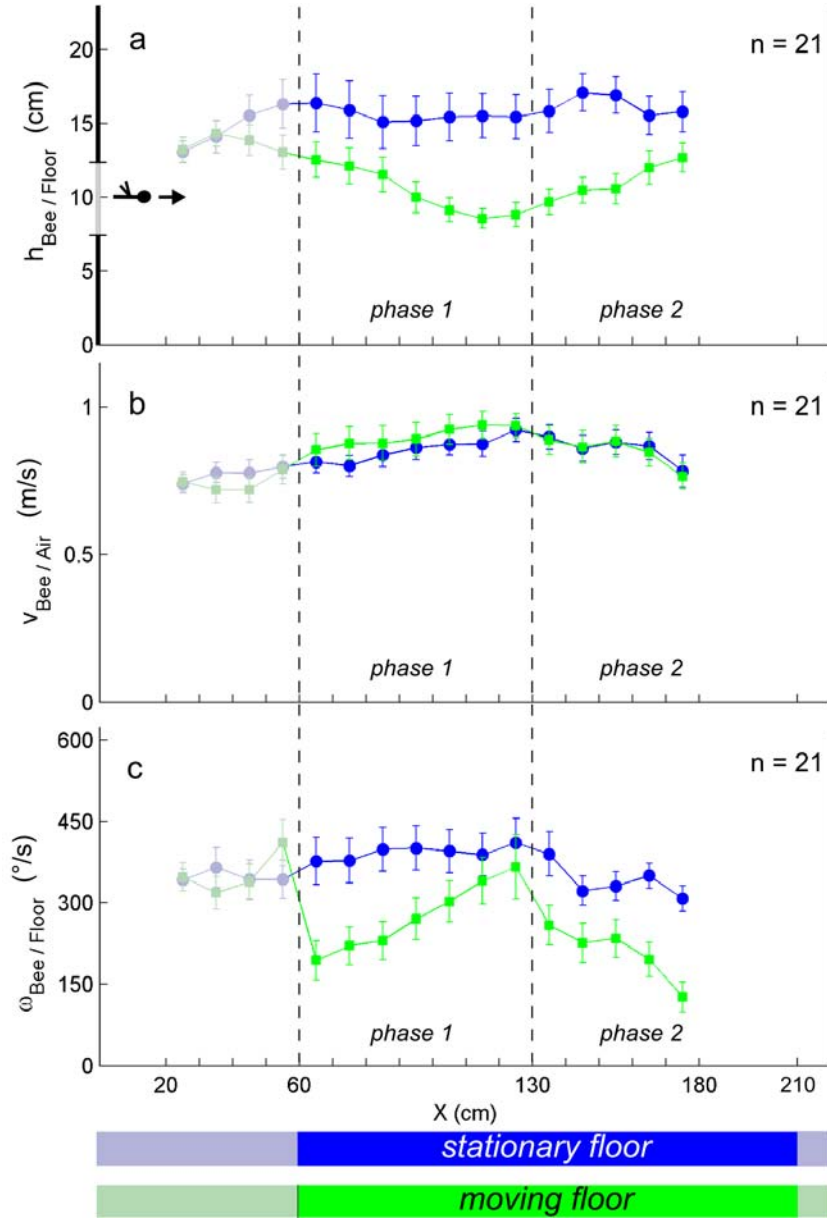


Figure 3.3: Mean flight parameters of 21 individual honeybees flying freely along the tunnel under two conditions: over the stationary floor (in *blue*) and over the part of the floor set in motion (at a speed $V_{Floor} = 0.5$ m/s) in the same direction as the flight (in *green*). All *error bars* are \pm SEM. (a) Mean flight height was plotted every 10 cm. The honeybees flew over the stationary floor at a practically constant height, but gradually descended when flying over the moving part of the floor. (b) Mean honeybees' airspeed plotted every 10 cm under both conditions. (c) Mean ventral OF perceived by the honeybees in the vertical downward direction. The OF ω was calculated at each point as follows : $V_{Bee/Floor} \div h_{Bee/Floor}$ and expressed in [$^{\circ}/s$]. From $x = 60$ cm to $x = 130$ cm, every honeybee reacted to the suddenly perceived decrease in the ventral OF caused by the motion of the floor in the flight direction, by gradually restoring its ventral OF to a similar value to that perceived over the stationary part of the floor.

plotted in the various flight conditions. When the bees were flying over the moving floor (Fig. 3.3c, green curve), we plotted only the height and speed corresponding to the abscissa $x = 125$ cm, where the bees had restored (after 0.8 s) their original OF. All in all, the average height of flight over either the stationary or the moving part of the floor was found to be linearly correlated with the speed ($y = 0.216x - 0.007$, $R = 0.99$, $P < 0.01$) provided the bee's speed relative to the floor $V_{Bee/Floor}$ was taken into consideration rather than their airspeed. This linear relationship shows that honeybees consistently kept the ground speed-to-ground height ratio constant. In other words, they maintained their ventral OF constant. The relation between the height $\bar{h}_{Bee/Floor}$ and the speed $\bar{V}_{Bee/Floor}$ is simply $\bar{h}_{Bee/Floor} = 1/\omega_0 \times \bar{V}_{Bee/Floor} + constant$, where ω_0 (rad/s) is the ventral OF. From Fig. 3.4, we calculated that $\omega_0 = 4.63$ rad/sec = 265° /s.

3.5 Discussion

The following three noteworthy points emerge from this study: (1) honeybees reacted to a ventral OF perturbation by gradually restoring their ventral OF to the value they had previously perceived, (2) honeybees restored their ventral OF mainly by adjusting their flight height while keeping their airspeed relatively constant, (3) when approaching the end of the tunnel, honeybees behaved in such a way that their optic flow decreased. These three findings will now be discussed.

3.5.1 Ventral optic flow is restored during the first phase

Freely flying honeybees react to a ventral OF perturbation. In response to a stepwise decrease in the ventral OF, honeybees first reacted by gradually descending without slowing down (Fig. 3.3a, b), thus gradually restoring their original ventral OF, as calculated in terms of the actual ground speed-to-ground height ratio (Fig. 3.3c).

Restoring a variable to its initial level when a perturbation occurs is the typical response of a feedback control system called a regulator. The regulator in question here, however, is neither an airspeed regulator nor a ground speed regulator, nor an

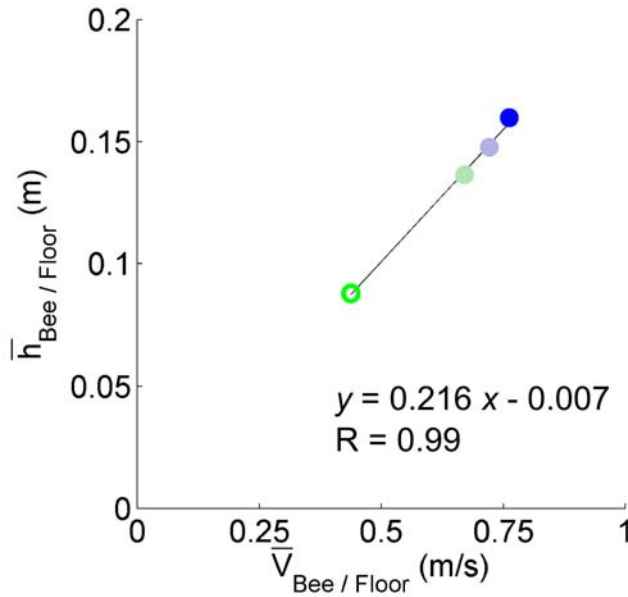


Figure 3.4: Bees' mean flight height $\bar{h}_{Bee/Floor}$ as a function of bees' mean speed relative to the floor $\bar{V}_{Bee/Floor}$, when bees were flying over the stationary parts of the floor and after restoring their ventral OF (at $x = 125$ cm, *green empty circle*) (colors correspond to those in Figs. 3.2 and 3.3). The *solid line* gives the linear regression. A significant correlation was observed between $\bar{h}_{Bee/Floor}$ and $\bar{V}_{Bee/Floor}$ ($y = 0.216x - 0.007$, $R = 0.996$, $P < 0.01$). The ratio between the bees speed relative to the floor and their flight height (i.e., the ventral OF) can be seen to have been constant: $\bar{h}_{Bee/Floor} = 1/\omega_0 \times \bar{V}_{Bee/Floor} + \text{constant}$, where ω_0 is equal to the ventral OF (in this case, $\omega_0 = 1/0.216$ rad/s = 265° /s).

altitude regulator, such as those used, for example, in aircraft autopilots. It is actually a ventral OF regulator, a type of control system that was previously found to account for insects' height control abilities (Ruffier and Franceschini, 2003, 2005; Franceschini *et al.*, 2007). The OF regulator holds the OF at a set point. It requires a feedback signal provided by an OF sensor. Motion-sensitive neurons in the descending nerve cord of bees may well play the role of OF sensors (Ibbotson, 2001). These neurons are sensitive to progressive (front-to-back) motion not only in the lateral parts but also in the ventral part of the eyes (Ibbotson, 1991).

Honeybees are rarely disturbed by a largefield moving ground when foraging, whereas ventral OF tends to be reduced whenever their height h above ground increases suddenly, as occurs when they happen to fly over a ditch. We can express out the height h' of the "equivalent ditch" that would cause a similar decrease in the OF to that caused by the artificial ground motion that we imposed on them as follows:

$$\omega = (V_{Bee/Air} - V_{Floor})/h = V_{Bee/Air}/h' \text{ which gives } h' = V_{Bee/Air} \times h / (V_{Bee/Air} - V_{Floor}) = 76 \times 16/26 = 46 \text{ cm.}$$

Therefore, a bee flying at a height of 16 cm above ground, as in Fig. 3.2a, would perceive a similar decrease in the OF if instead of suddenly encountering a moving floor at abscissa $x = 60$ cm, as in Fig. 3.2b, it suddenly encountered a ditch $46 - 16 = 30$ cm deep. The way in which a microhelicopter equipped with a ventral OF regulator gradually descended and restored its original OF when flying over a ditch was previously shown in (Ruffier and Franceschini, 2003, Figure 9b). Moving the ground in the flight direction at 50 cm/s is also equivalent to presenting the insect with a headwind of 50 cm/s (David, 1982), since the latter would produce a similar reduction in the groundspeed $V_{Bee/Floor}$ (Fig. 3.1b). Interestingly, when facing a headwind of 50 cm/s, the micro-helicopter equipped with the ventral OF-regulator reacted by descending, so as to restore its ventral OF (Ruffier and Franceschini, 2005, Figure 13), in agreement with the data presented here, as well as with field data obtained in several insect species (Franceschini *et al.*, 2007).

3.5.2 Height control versus speed control

In our experimental tunnel, honeybees reacted to the ventral OF disturbance by adjusting their flight height and not their airspeed. Starting with a ground clearance of 16 cm, they descended and eventually hugged the moving floor at a height of only 11 cm while keeping their airspeed at around 80 cm/s. Using various patterns on the floor, Baird *et al.* (2006) established that bees fly significantly faster when the ventral optic flow cues are weak (axial stripe patterns) and lower when the ventral optic flow cues are strong (checkerboard pattern). Based on the studies by Baird *et al.* (2005, 2006), one would expect the lateral OF to affect the flight speed and the ventral optic flow to affect both the flight speed and the flight height. In our experimental tunnel, however, the ventral optic flow affected only the flight height and the bees flew at practically the same airspeed whether or not the floor was moving. How can this be explained?

We recently developed the ALIS control scheme (Portelli *et al.*, 2010b), in which a simulated bee's airspeed is controlled by a second OF regulator that deals with the sum of the opposite OFs, holding constant whichever OF sum ("left + right" or "ventral + dorsal") is the larger: the larger of these two OF sums obviously corresponds to the shorter of the two tunnel cross-sections (i.e., the lateral or the vertical cross-section).

In the tunnel used here, the larger OF sum was always the sum of the left and right OFs, as the horizontal section of the tunnel (width = 25 cm) was narrower than its height (100 cm). ALIS would therefore predict that the bees' airspeed should be governed by the lateral OF sum, regardless of whether or not the floor was moving. This accounts for the fact that the honeybees' airspeed was the same both with and without a moving floor.

3.5.3 Decrease in the optic flow during the 2nd phase

In the second phase of their flight (starting at abscissa 130 cm), the ventral OF perceived by honeybees in the vertical downward direction can be seen to have decreased

in both conditions. Even at the last recorded position (Fig. 3.3, $x = 175$ cm, $h = 12.8$ cm), the bees could still see the moving floor in their ventral visual field, from 23° to 174° in the sagittal plane and 90° in the transversal plane. The number of ommatidia able to perceive stationary parts of the tunnel increased as the bees approached the end, and this may have sufficed to elicit the change in behavior observed after $x = 130$ cm. In this second phase of flight, we also observed that the bees gradually increased their flight height in the moving floor condition (Fig. 3.3a, green curve), while keeping their airspeed relatively constant (Fig. 3.3b). The ventral OF consequently decreased in both conditions (Fig. 3.3c). Again, these changes in height and ventral optic flow occurring during the second flight phase are likely to have been caused by the looming end of the tunnel.

In conclusion, the present findings can be said to provide the most direct evidence available to date on height control in honeybees. The data obtained here show that honeybees alter their flight height so as to keep the ventral angular speed (OF) they perceive constant, and that they do so even when their control system is subjected to a major perturbation of the ventral angular speed (OF), such as that induced by the artificially triggered movement of the floor. This is in line with previous findings made in various flight tunnels, the floors and sides of which were lined with various patterns (Srinivasan *et al.*, 1996, 2000; Baird *et al.*, 2005, 2006; Barron and Srinivasan, 2006). Moreover, the findings presented here are perfectly in line with the previous assumptions about the OF regulator piloting height, which accounted for various flight patterns observed in insects during the last 70 years (Franceschini *et al.*, 2007). The enhanced control system (ALIS) that we recently modelled (Portelli *et al.*, 2010b) suggests that the bees' vertical and horizontal positions may be piloted by one OF regulator, while their airspeed is piloted by another OF regulator. The first one uses the largest OF perceived (left, right, ventral or dorsal) to pilot the bees' vertical and horizontal positions and the second one uses the larger sum of the opposite OFs ("left + right" or "ventral + dorsal") to pilot the airspeed. This model (Portelli *et al.*, 2010b) is also consistent with the results of previous behavioral studies:

- The changes of height made by bees in the study by Srinivasan *et al.* (2000) and in the present study may have been piloted by the first OF regulator (in the vertical plane), which uses the larger of the two OFs perceived (in this case, the ventral one).
- The lateral position of bees flying along a wide corridor described in the study by Serres *et al.* (2008a,b) may likewise have been piloted by the first OF regulator (in the horizontal plane) which uses the larger of the two OFs perceived (in this case, the right one or the left one).
- The changes of speed occurring in the tapered corridor in the study by Srinivasan *et al.* (1996) on bees may have been piloted by the second OF regulator, based on the larger sum of the two pairs of OFs (in this case, the sum of the lateral OFs).
- The changes of speed observed in the study by Baird *et al.* (2006) may likewise have been piloted by the second OF regulator, since the larger sum of the two lateral OFs was probably affected by the moving sidewalls.

In the context of insects' autopilots, the great advantage of the OF regulator concept is that it makes an insect automatically select both a safe speed and a safe lateral position, without any need for onboard speed sensors or height sensors. This provides a new, minimalistic and much cheaper way of piloting an aircraft or a spacecraft, provided there are photons and contrasting features in the environment (Franceschini, 2009; Valette *et al.*, 2010). Further behavioral experiments are now required to challenge this autopilot model and thus improve our understanding of honeybees' flight control systems. It is tempting to draw a parallel between insects' visual control systems and those used by human pilots in the daunting task of high-speed, low-altitude flight. Here too, the pilot's OF sensors seem to prevail over the other flight instruments available on board for piloting the altitude and preventing deadly crashes (Warren 1988).

3.6 Acknowledgments

We thank J. Serres, S. Viollet, and L. Kerhuel for their fruitful comments and suggestions during this study, D. Dray for designing the rotating drums, Y. Luparini, for designing the highroof tunnel, M. Boyron for his expertise in electronics and J. Blanc for improving the English manuscript. We are grateful to the two anonymous referees for their suggestions, which have greatly improved the manuscript. This research was supported by CNRS (Life Science; Information and Engineering Science and Technology), the Aix- Marseille University, the French Defense Agency (DGA, 05 34 022), the French Agency for Research (ANR, RETINAE project), the European Space Agency (ESA) under contract n°08-6303b and the European Commission via the CURVACE project. The project CURVACE acknowledges the financial support of the Future and Emerging Technologies (FET) program within the Seventh Framework Program for Research of the European Commission, under FETOpen grant number: 237940.



Chapitre 4

Article III. Honeybees follow the surface, floor or roof, providing the highest experienced optic flow during training

Article en préparation.

Auteurs : Geoffrey Portelli, Franck Ruffier, et Nicolas Franceschini.

Dans leur environnement naturel, les insectes volants sont soumis à des stimulations de flux optique sur toute la sphère de leur champ visuel. La compréhension du principe visuo-moteur utilisé par les insectes pour contrôler leur vol de façon efficace n'est pas accessible directement. L'étude de l'intégration omnidirectionnelle du flux optique pour le contrôle du vol a été abordée en étudiant l'effet du flux optique perçu dans diverses régions visuelles. On a ainsi montré l'influence de certaines régions du champ visuel sur le contrôle du vol, par exemple l'influence du flux optique *latéral* dans le contrôle de la position latérale (Serres *et al.*, 2008b) et l'influence du flux optique *ventral* dans le contrôle de la hauteur de vol (Portelli *et al.*, 2010a). La question du rôle du flux optique dorsal dans le contrôle du vol n'a pratiquement pas été abordée dans la littérature.

Dans l'étude qui suit, nous avons voulu répondre à la question particulière du rôle potentiel du flux optique *dorsal* dans le contrôle du vol des insectes. Notre motivation était d'autant plus grande que notre modèle ALIS prédisait un rôle important du flux

optique dorsal. Pour ce faire, nous avons entraîné des abeilles à voler librement dans un tunnel équipé d'un faux-plafond dans sa deuxième moitié. Ce tunnel particulier pouvait offrir deux configurations : une première dans laquelle le faux plafond était en place, donnant une hauteur de plafond constante tout au long du tunnel, et une deuxième configuration dans laquelle le faux plafond de la deuxième moitié du tunnel était retiré laissant place sans transition à un plafond plus élevé qui créait une soudaine « marche vers le haut ». Les abeilles étaient toujours entraînées à récolter de la solution sucrée au fond du tunnel dans la configuration avec le faux plafond en place. Leur entrée dans le tunnel pouvait se faire soit à proximité du sol, soit à proximité du plafond, selon le groupe expérimental. A la fin de l'entraînement, nous avons enregistré les trajectoires individuelles des abeilles dans la configuration "faux plafond présent", ainsi que dans la configuration "faux plafond retiré", qui présente donc une marche vers le haut.

La question se posait de savoir si, à l'instar des comportements de suivi de mur et de suivi de sol déjà observés, l'abeille pourrait suivre un plafond. Quelle serait la réaction de l'abeille à une diminution marquée et inattendue du flux optique dorsal comme celle qu'engendre la soudaine marche vers le haut ? En d'autres termes, le flux optique dorsal serait-il impliqué dans le contrôle du vol chez l'abeille ?

Honeybees follow the surface, floor or roof, providing the highest experienced optic flow during training

4.1 Abstract

There have been extensive studies on the use of optic flow (OF) cues in insect flight control processes. Major results thus far concern the particular role played by the lateral and ventral OF in controlling the insect's position, height and speed. The question as to which particular role the dorsal OF may play in the flight control mechanism has scarcely been addressed, however. With a view to answering this question, we trained honeybees to fly in a double-roofed tunnel. Honeybees that were trained to enter near the roof or near the floor of the tunnel kept following either the roof or the floor, depending on their original entrance position, in "constant low-roof" condition. Their flight path were then recorded under two conditions:

1. The "constant low roof" condition consists of the roof of the flight tunnel set at a constant height of 54-cm,
2. The "low-to-high roof" condition consists of the roof of the flight tunnel being set at 54 cm height its first half and at 1 m in its second half.

Under "low-to-high roof condition", the honeybees therefore encountered a sudden and strong decrease in their dorsal OF. They coped with this OF disturbance by rapidly rising to the higher roof which they hugged at a distance similar to the one they attained under the "low-roof" condition. By contrast, honeybees trained to follow the floor, kept following the floor regardless of whether the roof was low or high. When honeybees were allowed to enter the tunnel at a position opposite to that of their training, they were seen to rapidly reach the surface they had been used to follow, as if they had learned which surface they should follow to reach the reward. These findings show that flying insects succeed in keeping a safe clearance

from objects in their complex foraging environments, where dorsally located objects abound and have to be sensed just as much as laterally or ventrally perceived objects. The ALIS model presented in a previous study accounts partially for these findings. Here we propose an improvement of the original model by adding a learning process in order to take into account the optic flow that insect experienced.

4.2 Introduction

Insects, like other animals, are able to move in their environment. As a result of their bodily motion, all contrasting features of the environment that project on their retina move in a certain direction at a certain angular velocity, making up what is called the optic flow (OF). Insects are known to sense and use these OF cues to control their flight (Kennedy, 1951; David, 1978, 1979, 1982; Preiss, 1987; Kirchner and Srinivasan, 1989; Collett *et al.*, 1993; Srinivasan and Zhang, 2004). The OF vector field perceived by a moving animal depends in particular on the structure of the environment (Koenderink, 1986; Koenderink and van Doorn, 1987a). The *translational* OF, which describes the front-to-back motion occurring when the insect move forward, depends on the ratio between the relative speed and the distance from the contrasting objects of the environment. This sensitivity to the OF enables insects to navigate safely and efficiently in unfamiliar environments. Extensive studies have been performed to show how OF perceived in various regions of the insect's visual field may affect their flight. In 2007, Franceschini *et al* suggested that an "optic flow regulator" may explain how flying insects may take off, cruise, react to wind and land at constant slope on the sole basis of the OF they perceive ventrally. In a recent study, Straw *et al.* (2010) observed that *Drosophila* placed in a virtual environment do not change their height as predicted by the "optic flow regulator" hypothesis but follow instead salient horizontal contrasts.

In honeybees, evidence for sensitivity to the OF was demonstrated using narrow corridors providing OF cues in the lateral regions of the eyes (Kirchner and Srinivasan, 1989; Srinivasan *et al.*, 1996). It has been shown that honeybees use the lateral OF

to control their lateral position (Kirchner and Srinivasan, 1989; Srinivasan *et al.*, 1996; Serres *et al.*, 2008b), and their flight speed (Srinivasan *et al.*, 1996; Baird *et al.*, 2005; Portelli *et al.*, 2011). Furthermore, OF cues in the ventral regions of the eyes contribute significantly to speed control (Srinivasan *et al.*, 1996; Baird *et al.*, 2005; Barron and Srinivasan, 2006) and height control (Baird *et al.*, 2006; Portelli *et al.*, 2010a). In their natural environment, honeybees are well able to fly in cluttered spaces, for instance among trees, flowers or bushes, which all provide them with rich OF cues over their entire (right, left, ventral, and dorsal) visual field. The question as to whether and how the dorsal OF may affect the honeybees' flight is still largely unanswered, however.

It has been shown recently that honeybees flying in a wide corridor do not necessarily fly along the midline of the corridor but rather follow one wall, namely the wall closer to the entrance position (Serres *et al.*, 2008b). Honeybees were also shown to follow the floor (Portelli *et al.*, 2010a). In all cases they seem to maintain the OF provided by the closest surface (i.e. the walls or the floor) at a constant value. The ALIS model (Portelli *et al.*, 2010b) accounted for these observations, which extends the concept of *OF regulation* (Ruffier and Franceschini, 2005; Franceschini *et al.*, 2007; Serres *et al.*, 2008a) by assuming that the OF cues from the lateral, ventral, and dorsal regions of the eyes are all involved. The ALIS model predicts that a honeybee flying in a tunnel will follow the closest surface with respect to the entrance position, even if the closest surface is the ceiling. The question which arises is whether honeybees are able to follow the roof of a tunnel in the same way they follow a wall or the floor. Are dorsal OF cues really involved in the flight control system? With a view to answering these questions, we trained honeybees to fly along a straight tunnel and tested them in the same tunnel modified so that they would encounter a sudden and strong dorsal OF perturbation. We also tested them by inverting their entrance with respect to the situation during training. Their trajectories were recorded and special attention was paid to the way the honeybees coped with the OF disturbance and adjusted their vertical position in the tunnel depending on the vertical position of their entrance.

4.3 Materials and methods

4.3.1 Flight tunnel

The floor, roof and left wall of the flight tunnel used in this study consisted mainly of planks lined with red and white stripes. The right wall was made of a thin white insect netting lined with stripes consisting of a red Gelatin filter (Lee Filters HT019), through which the honeybee's flight paths in the vertical plane could be seen and video-recorded. The flight tunnel was 220 cm long, 54 cm high and 25 cm wide at the entrance. The tunnel consisted of two parts: (i) the first half (part 1 : from 0cm to 110cm) of the tunnel had a permanent 54-cm high roof, and (ii) the second half (part 2 : from 110cm to 220cm) has a double roof consisting of a removable inner part set at a height of 54cm and a permanent upper part set at a height of 1m. When the inner roof was removed, the second part of the tunnel was therefore 1-m high (Fig.4.1). Thus, depending on the experimental condition, the tunnel was straight (54 cm high) or had an upward recess up to 1m in its second part (Fig.4.1).

The tunnel was closed with a white plank at each end, and two manually operated openings (5 x 5 cm) placed either at 5 cm from the roof or at 5cm from the ground gave single honeybees entry to the tunnel and access to the reward, respectively. The flight tunnel was placed outdoors and oriented to the north. It received only indirect lighting (no direct sunlight).

4.3.2 Pattern

The pattern on the walls of the tunnel consisted of red and white stripes oriented perpendicularly to the flight direction. Since honeybees are devoid of red-sensitive photo-receptors (Menzel and Backhaus, 1991), they perceive the red stripes as gray shades. These red stripes had two different widths (1 cm and 3 cm), forming a uniform 10cm-wide pattern that was repeated periodically, as shown in Fig. 5.1. The angle subtended by the stripes ranged from 5.7° to 53° (a 1-10 cm pattern viewed from a distance of 10 cm, respectively) and from 0.5° to 5.3° (a 1-10 cm pattern viewed from

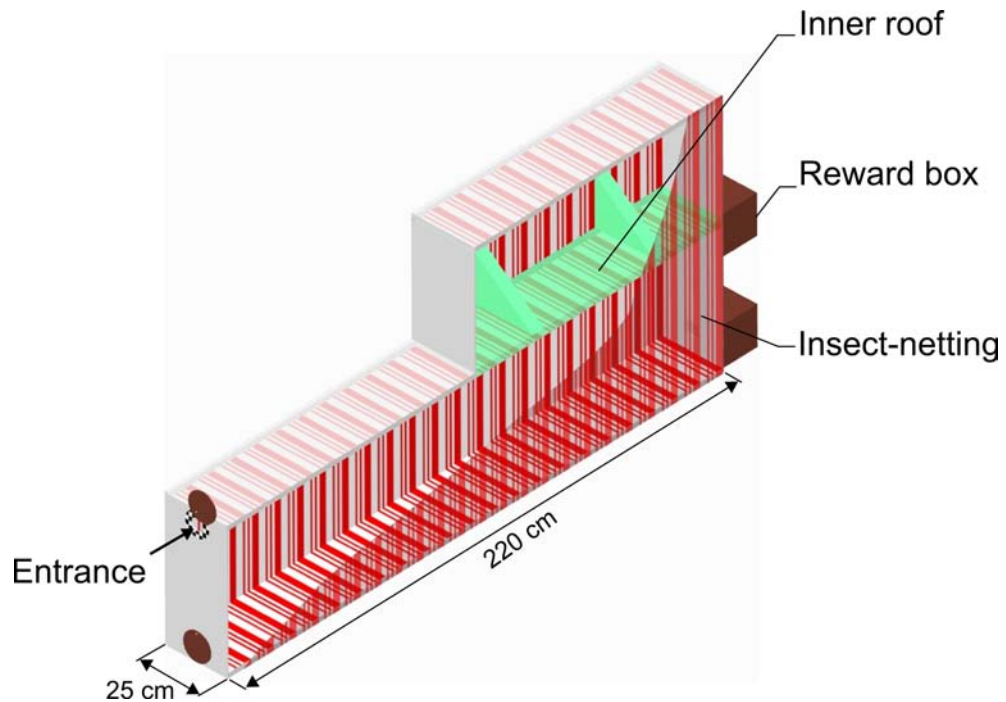


Figure 4.1: Perspective view of the double-roofed flight tunnel. The 25cm-wide and 220cm-long tunnel consists of two parts: (i) the first half of the tunnel has a permanent 54-cm high roof, and (ii) the second half has a double roof consisting of a removable inner part set at a height of 54cm and a permanent upper part set at a height of 1m. When the inner roof is removed, the second part of the tunnel is therefore 1-m high. The second half that include a removable inner-roof is maintained at the same height (54cm) during all training sessions. During the recordings, this inner-roof can be removed and set the roof at 1m high so as to produce a major perturbation in the honeybee's dorsal OF. Honeybees were trained to enter the straight tunnel either near the roof or near the floor, depending on the experiment. They collect sugar solution placed in a box at the end of the tunnel, either near the roof or near the floor.

a distance of 1 m, respectively). The Michelson contrast between the red and white stripes was $m = 0.47$ on the planks and $m = 0.25$ on the insect netting. Contrast was measured using a photodiode equipped with a green band-pass filter (Kodak Wratten N°61), the transmission spectrum of which closely matched the spectral sensitivity of the honeybee's green photoreceptors (Menzel and Backhaus, 1991), which are the receptors involved in motion vision (Bishop, 1970; Menzel, 1973; Kaiser and Liske, 1974; Zhang *et al.*, 1990). A red filter placed in front of the camcorder monitoring the honeybees' trajectories through the insect netting was used to optimize the contrast between the honeybee and the background.

4.3.3 Experimental procedure

Groups of four to six freely flying honeybees (*Apis mellifera*) were color-marked and trained to enter the outdoor tunnel and fly along it to collect sugar solution at the opposite end. Their flight path was recorded with the digital camera from the insect-netting side, on their way to the reward, under two conditions:

1. The "constant low roof" condition means that the roof is set at a constant height of 54 cm, throughout the tunnel.
2. The "low-to-high roof" condition means that the roof of the flight tunnel is set at a 54-cm height in its first half and rises abruptly to 1-m height in its second half.

The trajectories of single honeybees were recorded under the low-roof condition, once they had received about 30 rewards. Under "low-to-high roof" condition, only the very first flight of the single honeybee was recorded.

In a first set of experiments, one group of honeybees was trained to enter and to collect the reward near the roof of the tunnel. A second group of honeybees was trained in the reverse conditions : to enter and to collect the reward near the floor of the tunnel. The trajectories of these honeybees were recorded under both "constant low-roof" and "low-to-high roof" conditions in the very first flight.

In a second set of experiments, two other groups of honeybees were trained under the same procedure and the trajectories were recorded under both "constant low-roof" and "low-to-high roof" conditions in the very first flight. In the "low-to-high roof" condition, the honeybee's entrance was opposite to that of the training condition.

We tagged the entrances with the same "checkerboard" pattern to facilitate the honeybee learning. Thanks to this entrance tag, honeybees were able to easily come around and find the entrance. In addition, it allowed the experimentator to "attract" honeybees to enter in the opposite entrance of the training condition. In this case, the experimentator hid the training entrance and its tag and displayed the opposite tagged entrance.

Only one honeybee at a time was allowed to enter the tunnel during each recording session. The camcorder was triggered at the moment when the honeybee entered the tunnel. The experimental conditions ("low roof" and "low-to-high roof") were balanced to prevent any effects of prior exposure to dorsal OF disturbances on the subsequent flight path. During the recordings, the white door giving access to the reward remained seamlessly closed to rule out the presence of any uncontrolled attractive cues.

4.3.4 Video recordings and flight path analysis

The honeybees' trajectories were filmed at a rate of 20 frames per second (sampling time $T_s = 50$ ms) with a high-resolution black-and-white CMOS camera (Prosilica EC1280). The camera was placed sideways, 2.3 m from the insect netting. The field of view (160 cm in width, 100 cm in height) cover the whole height of the tunnel, from abscissa $x = 30$ cm to abscissa $x = 190$ cm in the first set of experiments, and from abscissa $x = 0$ cm to abscissa $x = 160$ cm in the second set of experiments. Image sequences were processed and analyzed using a custom-made Matlab program. In any sequence of images, this program automatically determines the honeybees' flight height (h) in each frame as a function of the abscissa (x) along the tunnel axis, thus allowing the honeybee's trajectory in the vertical plane to be reconstructed.

The parameter used in the analysis was the distance to the closest surface in the vertical plane, that is, either the distance to the roof ($D_{bee/roof}$) or the distance to the ground ($D_{bee/ground}$). The distance to either surface was averaged over the last 20 cm of the first half of the tunnel ("part 1": from $x = 90$ cm to $x = 110$ cm, in all sets of experiments) and over the last 20 cm of field of view ("part 2": from $x = 170$ cm to $x = 190$ cm in the first set of experiments, and from $x = 140$ cm to $x = 160$ cm in the second set of experiments). The average distances are given \pm standard error of the mean (s.e.m).

4.4 Results

Figure 4.2 shows the trajectories of honeybees in the first set of experiments. When honeybees ($n = 22$) had been trained to enter near the roof of the tunnel (Fig.4.2a), they kept following the roof during recordings. They flew at an average distance from the roof $D_{bee/roof_{lowroof}}^{part1} = 18.5 \pm 1.5$ cm (as measured at the end of the first half of the tunnel), a value close to the one $D_{bee/roof_{lowroof}}^{part2} = 17.4 \pm 1.1$ cm obtained the end of the field of view. When the roof of the second half of the tunnel was set at 1m-height (Fig.4.2b), the same honeybees were observed to rise conspicuously. They finally hugged the novel roof at an average distance $D_{bee/roof_{low-to-highroof}}^{part2} = 18.5 \pm 1.3$ cm.

Honeybees ($n = 24$) trained to enter near the ground of the tunnel (Fig.4.2c) were observed to follow the ground throughout the tunnel, maintaining an average clearance from the ground $D_{bee/ground_{lowroof}}^{part1} = 12.6 \pm 1.1$ cm (as measured at the end of the first half of the tunnel), and $D_{bee/ground_{lowroof}}^{part2} = 15.9 \pm 1.1$ cm (as measured at the end of the field of view). But when, in addition, the inner-roof of the second half of the tunnel was set at 1m-height (Fig.4.2d), the same honeybees were observed to keep following the ground at approximately the same distance ($D_{bee/ground_{low-to-highroof}}^{part1} = 13.7 \pm 1.1$ cm and $D_{bee/ground_{low-to-highroof}}^{part2} = 14.7 \pm 1$ cm as measured at the end of the first half of the tunnel and at the end of the field of view, respectively, as if they would not care about the novel, upward recessed roof.

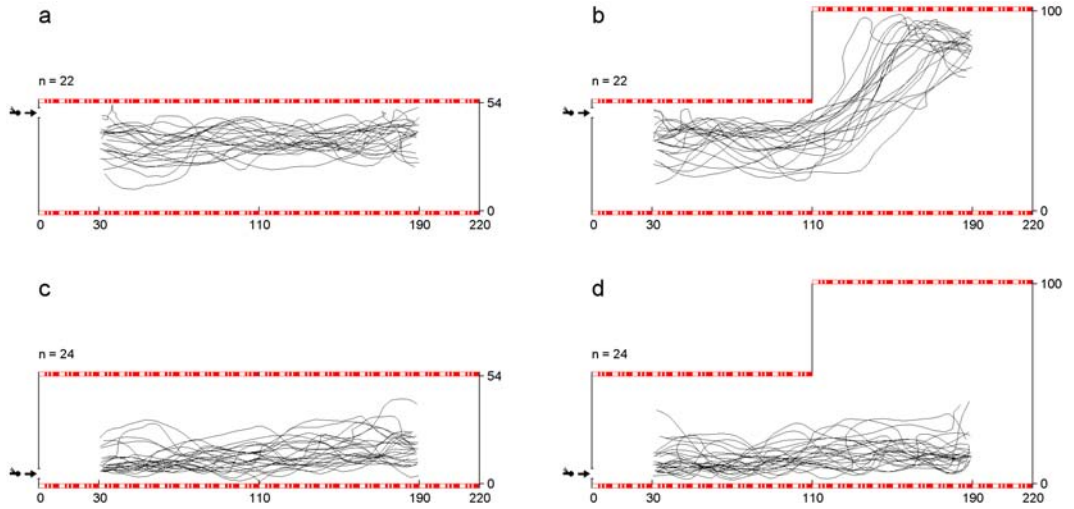


Figure 4.2: First set of experiments: trajectories of honeybees in the vertical plane, video-recorded sideways through the insect netting. **(a)** Under "constant low roof" condition, honeybees ($n = 22$) trained to enter near the roof flew along the tunnel by following the roof. **(b)** Under "low-to-high roof" condition, the honeybees rose and followed the novel roof at an average distance equal to the one they had before the vertical recess. **(c)** Under "constant low roof" condition, honeybees ($n = 24$) trained to enter near the floor of the tunnel followed the floor. **(d)** Under "low-to-high roof" condition, the honeybees kept following the floor at a similar distance.

Figure 4.3 shows the trajectories of honeybees of the second set of experiments. When honeybees ($n = 12$) had been trained to enter near the roof of the tunnel (Fig.4.3a), they flew along the tunnel by following the roof. They hugged the roof at an average distance $D_{bee/roof_{lowroof}}^{part1} = 16.7 \pm 1$ cm as measured at the end of the first half of the tunnel, which is close to the average distance from the roof $D_{bee/roof_{lowroof}}^{part2} = 18 \pm 1.2$ cm measured at the end of the field of view. Under "low-to-high roof" condition (Fig.4.3b), and in addition, when the same honeybees were forced to enter near the floor (that is, at an entrance distinct from the one they took in the training session), the latter were observed to rise until reaching a distance from the roof close to the one attained in the "low roof" condition $D_{bee/roof_{low-to-highroof}}^{part1} = 16.7 \pm 1.6$ cm and $D_{bee/roof_{low-to-highroof}}^{part2} = 17.7 \pm 1.8$ cm as measured at the end of the first half of the tunnel and for the end of the field of view, respectively.

When honeybees ($n = 11$) had been trained to enter near the floor of the tunnel (Fig.4.3c), they flew along the tunnel by following the floor. They hugged the floor at

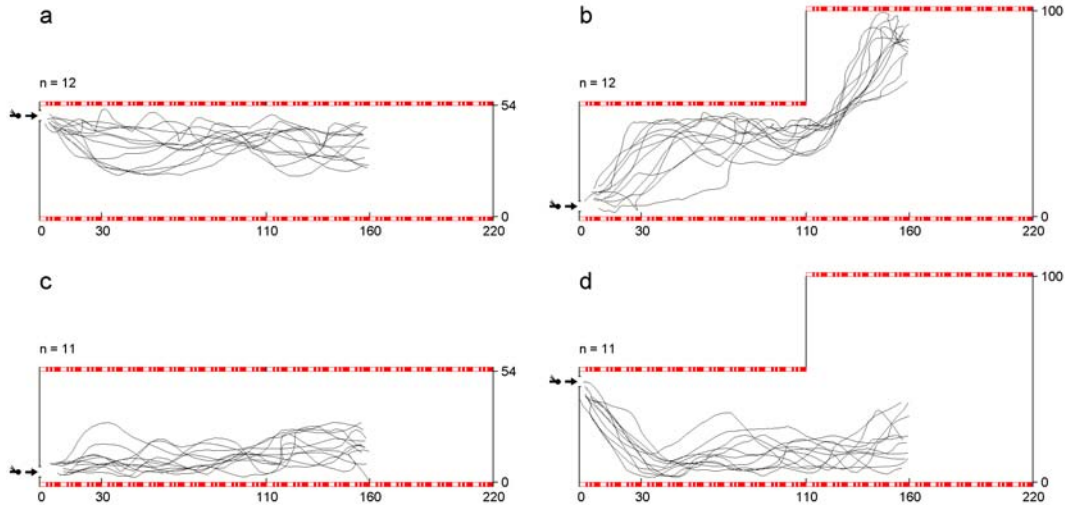


Figure 4.3: Second set of experiments: trajectories of honeybees in the vertical plane of the tunnel. (a) Under "constant low roof" condition, honeybees ($n = 12$) trained to enter near the roof of the tunnel, flew along the tunnel by following the roof. (b) Under "low-to-high roof" condition, when the honeybees were forced to take a novel entrance (here, near the floor instead of the roof), they rapidly rose and hugged the roof at a distance close to the one experienced in the "constant low roof" condition. And they rose further upon encountering the recessed roof, maintaining a distance from it equal to the one experienced ahead of the recess. (c) Under "constant low roof" condition, honeybees ($n = 11$) trained to enter near the floor of the tunnel flew along the tunnel by following the floor, as in Fig.4.2c. (d) Under "low-to-high roof" condition, when the honeybees were forced to take a novel entrance (here, near the roof instead of the floor), they rapidly descended, maintaining a clearance from the floor equal to the one attained in the "constant low roof" condition.

an average distance $D_{bee/floor_{lowroof}}^{part1} = 12.5 \pm 1$ cm as measured at the end of the first half of the tunnel, and $D_{bee/floor_{lowroof}}^{part2} = 15.4 \pm 1.3$ cm as measured at the end of the field of view. Under "low-to-high roof" condition, (Fig.4.3d), and, in addition, when the same honeybees were forced to enter near the roof (instead of the floor), the latter were observed to rapidly descend until reaching a distance from the floor close to the one attained in the "low roof" condition $D_{bee/floor_{low-to-highroof}}^{part1} = 14.2 \pm 1.7$ cm and $D_{bee/floor_{low-to-highroof}}^{part2} = 17 \pm 1.9$ cm as measured at the end of the first half of the tunnel and at the end of the field of view, respectively. Interestingly, they maintained a similar clearance from the floor when they flew under the upward recessed roof.

4.5 Discussion

In the experiments described in this study, honeybees were trained to fly along a straight tunnel and subsequently tested in a tunnel with an upward recessed roof that brought about an unexpected perturbation in their dorsal OF (Fig.4.2). During the recordings, the honeybees strikingly followed the closest surface, floor or roof, depending on whether they entered the tunnel close to the floor or close to the roof (Fig.4.3). Honeybees trained to enter close to the floor followed the floor (Fig.4.2c); those trained to enter close to the roof followed the roof (Fig.4.2a). Those honeybees following the floor did not react to the recessed roof and kept following the floor at the same distance as under the "low roof" condition (Fig. 4.2d). By contrast, those honeybees following the roof reacted to the recessed roof by rapidly rising towards it and maintaining a clearance from the roof close to the one attained during the "low roof" condition (Fig.4.2b). Most interestingly, honeybees forced to enter the tunnel at an entrance opposite to that of the training session reacted so as to rapidly retrieve the surface (floor or roof) they were following during the training session and hugged that surface at a distance close to the one attained before (Fig.4.3b, d).

Three main points emerge from this study, which call for discussion :

1. Honeybees follow the closest surface (i.e. floor or roof) depending on the position of the entrance of the tunnel.
2. Honeybees react to a recessed roof by acting upon their height: dorsal optic flow is involved in the flight control process.
3. The surface to be followed seems to be influenced by the position of the highest optic flow during the learning process.

4.5.1 Honeybees follow the floor or the roof

Upon training honeybees to fly along a wide horizontal corridor, Serres *et al.* (2008b) showed that *honeybees do not systematically fly along the corridor midline*. Honeybees adopted a wall-following behavior whenever both the entrance and the reward

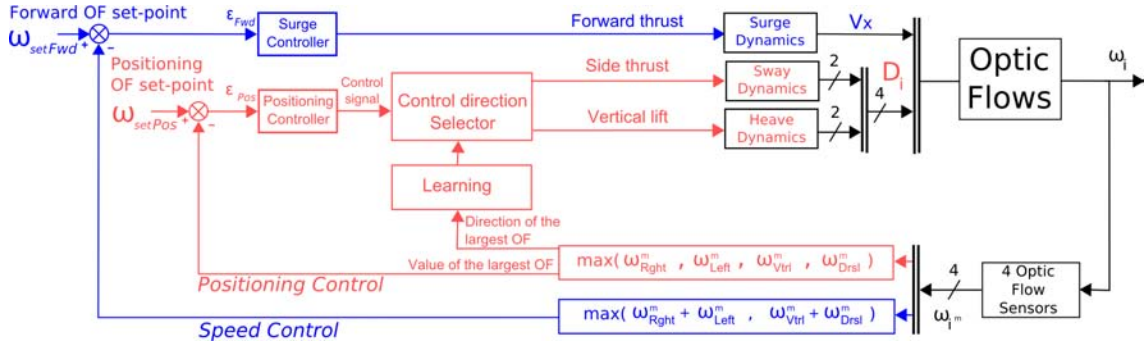


Figure 4.4: The ALIS II autopilot, like the original ALIS autopilot (Portelli *et al.*, 2010b), is a tentative control scheme inspired by the results of many recent behavioural experiments performed on honeybees in flight tunnels and meant to account for the translational control (surge, sway and heave) of the honeybee. This control scheme is based on two interdependent visual feedback loops, each with its own OF set-point: a speed control loop (in blue) and a positioning control loop (in red). The surge controller adjusts the forward thrust (that determines V_x via the bees' surge dynamics) on the basis of whichever sum ("left OF + right OF" or "dorsal OF + ventral OF") of the two coplanar OFs measured is the larger. This value is compared with the forward OF set-point ω_{setFwd} . The surge controller commands the forward speed so as to minimize the error ϵ_{Fwd} . The positioning controller controls the side thrust (or the vertical lift), on which depends the lateral and vertical position of the bees in the tunnel via the sway (or heave) dynamics, on the basis of whichever of the four measured OFs is the largest. The latter value is compared with the positioning OF set-point ω_{setPos} . The direction of avoidance is given at all times by a Control direction Selector that selects the controlled direction depending on the direction of the maximum OF signal. The particular feature of ALIS II is that the direction of the maximum OF signal can be modified by learning. The positioning controller commands the sway (or heave) dynamics so as to minimize the error ϵ_{Pos} . The dash across the connection lines indicates the number of variables involved. D_i is the distance from the surface involved. Adapted from Portelli *et al.* (2010b).

source were located near the same wall. In the experiment described here, we trained honeybees to fly along a double-roofed tunnel. Again we observed that whenever the entrance and the reward source were located near the same surface (floor or roof) during the training session, the bee would keep following the floor or roof during the trials. Honeybees can therefore follow the closest surface in the vertical plane, as it was previously observed in the horizontal plane. This supports the hypothesis that, as regards OF measurement, the dorsal and ventral parts of the compound eye may not be fundamentally different. Depending on the entrance position, honeybees are not only able to follow the ground or the roof, but they maintain at all times a constant clearance from the surface they follow (Fig.4.2, 4.3). From these observations, one could assume that honeybees flying in a tunnel would follow the closest surface with respect to the location of the entrance. The closest surface would provide the largest OF in the visual field. This assumption is in line with the ALIS model (Portelli *et al.*, 2010b) where the position of the insect is controlled by the largest OF perceived (left, right, ventral, or dorsal) (Fig.4.4).

4.5.2 Dorsal optic flow is involved in the flight control

Vickers and Baker (1994) have investigated the relative importance of different areas of the visual field to the flight control system of free-flying moths (*H. virescens* males) during pheromone-mediated upwind flight. In one of their experiments, they lined the flight tunnel with black and white dotted patterns either in the lateral parts, or in the ventral part, or in the dorsal part. They observed that the moths were able to reach the end of the tunnel in all cases, even when only the dorsal part of the tunnel was lined with the pattern, thus showing that the dorsal OF could be involved and even sufficient to control flight. In a previous study, Portelli *et al.* (2010a), we trained honeybees to fly in a high-roof tunnel the floor of which could be set in motion locally. When during the trials the honeybees flew over that part of the floor set in motion in the same direction as the honeybees' flight, they were observed to fly at a lower height, and in so doing gradually restored the previously experienced ventral OF.

Motion of the floor actually acted as a strong decrease in their ventral OF, which was equivalent to flying over a 30 cm high ditch. This former experiment somehow has its pendant in the experiments presented here, where the upward recessed roof play the role of a 50 cm high "reversed ditch" that brings about likewise a major decrease in the dorsal OF, sensed by the dorsal ommatidia. When encountering this unexpected dorsal "ditch", the honeybees were seen to act upon their height until they would follow it and reach a clearance from the novel roof equal to the one attained before. From these two observations one is tempted to conclude that honeybees react in the same way to OF disturbances in their ventral and dorsal field of view. Given that their forward speed remains relatively constant throughout the tunnel, they seem to do so in an attempt to maintain the OF they perceive at a constant value, which can be estimated here at approximately $400^\circ/\text{s}$. These observations are in line with the ALIS model (Portelli *et al.*, 2010b), an explicit control scheme that makes use of OF sensors exclusively and relies on two interdependent visual feedback loops called *OF regulators*. In this model, both the vertical and lateral positions of the insect are controlled by a single OF regulator that strives to keep constant the largest OF perceived in the visual field (left, right, ventral, or dorsal).

4.5.3 Flight control is influenced by learning

In the second set of experiments described here, honeybees learned to fly along the double-roofed tunnel, entering either at the top or at the bottom of the tunnel. When, during recordings, they were allowed to enter the tunnel at an entrance opposite to that of the training session, they acted upon their height to reach a correct clearance from the very surface they had learned to follow (Fig.4.3). For example, honeybees that had been released near the roof during the training session, once released near the floor, rose rapidly towards the "learned" surface (i.e. the roof) and followed it with the usual clearance. They certainly did not learn the absolute height of the roof since upon encountering the upward recessed roof (Fig.4.3b) they took it as if it were the original roof and rose again to reach it, hugging it with a similar clearance again,

up to the end of the tunnel (Fig.4.3a,b). How can these particular features of the honeybees' behavior be explained ?

In their natural environment, honeybees are known to use landmarks to guide their flight toward a reward source (Collett and Rees, 1997; Fry and Wehner, 2005). Recently, Dittmar *et al.* (2010) showed that *honeybees could use the relative motion cues between the landmarks and the background* in a goal-localization task. They explained the navigation performance by a matching scheme including snapshots of experienced OF pattern, a scheme the authors called "Optic flow matching". On the assumption that the honeybees would store an OF pattern snapshot, they could *locate precisely the reward source by increasing the similarity between the current and the memorized OF snapshot*. Based on these observations, we could hypothesize that during the training session the honeybees would have associated a specific OF pattern, sensed in a specific (dorsal or ventral) region of the eye, and the reward. By maintaining the similarity between the learned OF pattern that allowed them to reach the reward and the current OF pattern, honeybees could solve the task of flying through the tunnel until reaching the reward. Setting the roof further up would alter the current OF pattern. Those honeybees having entered the tunnel close to the roof would aim to restore again and again the learned OF pattern by rising toward the recessed roof. Clearly the original ALIS model (Portelli *et al.*, 2010b) is not sufficient to account for all the data resulting from our second set of experiments (Fig.4.3). The ALIS model just takes into account the largest OF perceived (left, right, ventral, or dorsal) to control the lateral or the vertical position of the insect. It does so by regulating this largest OF at a constant value. If an insect equipped with a simple ALIS autopilot entered close to the floor of the tunnel, it would necessarily follow the floor, regardless of whether it was originally "trained" to enter closer to the roof. If the same insect entered close to the roof, it would consistently follow the roof, regardless of its previous experience.

To improve the ALIS model, we propose to add in the *positioning control* loop a learning process box (Fig.4.4). This learning process could act on the signal of the direction of the larger OF perceived, dorsal or ventral. During the learning session,

the direction of the larger OF perceived could be reinforced and stored. During the trials, when the honeybee is released into the tunnel at an entrance opposite to that of the training session (Fig.4.3b,d), a choice between the learned direction of the larger of the two OFs and the current one could occur.

All in all it appears that the OFs perceived in the lateral, ventral and dorsal directions are all involved in the honeybees' flight control. The draconian ecological constraints imposed upon honeybees, led them to keep a safe clearance from dorsally located objects which abound in their complex foraging environments, where flowers, foliage and bushes need to be sensed just as much as laterally or ventrally located objects. Based on the concept of OF regulation and enhanced by a learning process, the *ALIS II* model presented here (Fig.4.4) does account for honeybees behavior in tunnels. Further studies are now required to challenge this model in more natural environments and to improve our understanding of insects' flight control systems.

4.6 Acknowledgments

We thank J. Serres, and S. Viollet for their fruitful comments and suggestions during this study, F.L. Roubieu for the software analysis expertise, Y. Luparini, for designing the high-roof tunnel, and F. Roubieu, for taking part in the programming of a custom Matlab-based software used to analyse the bees' trajectories. This research was supported by CNRS (Life Science; Information and Engineering Science and Technology), the Aix- Marseille University, the French Defense Agency (DGA, 05 34 022), the French Agency for Research (ANR, RETINAE project), the European Space Agency (ESA) under contract n°08-6303b and the European Commission via the CURVACE project. The project CURVACE acknowledges the financial support of the Future and Emerging Technologies (FET) program within the Seventh Framework Program for Research of the European Commission, under FETOpen grant number: 237940.

Chapitre 5

Article IV. Honeybees' speed depends on dorsal as well as lateral, ventral and frontal optic flows

Article publié en 2011 dans *PLoS ONE* : volume 6, pages e19486.

Auteurs : Geoffrey Portelli, Franck Ruffier, Frédéric Roubieu, et Nicolas Franceschini.

Nous avons vu précédemment (Chap.1), que les insectes utilisaient le flux optique pour contrôler leur vol. Et en particulier, ces insectes ajusteraient leur comportement, que ce soit en position latérale, hauteur, et vitesse de vol de façon à toujours maintenir une valeur préférée de flux optique. Nous avons proposé un modèle basé sur l'hypothèse d'une *régulation du flux optique* (Chap.2) liant les observations faites sur le vol des insectes et le contrôle d'une part, de la position de l'insecte dans l'environnement (position latérale, hauteur), et d'autre part de la vitesse d'avance. Nous avons vu (Chap.3) que l'abeille semblait pouvoir ajuster sa hauteur de vol indépendamment de sa vitesse de vol, et ce, en fonction du flux optique perçu dans les régions ventrales de son champ visuel. Ces premières observations confortent en partie le contrôle de la position proposée par notre modèle. Pour aller plus loin dans l'examen de ce modèle et des performances réelles des insectes et en particulier celles des abeilles, nous avons voulu analyser comment le flux optique est utilisé pour contrôler *la vitesse d'avance*. De nombreuses études ont montré que les flux optiques latéraux et ventraux joueraient un rôle prépondérant dans ce contrôle. Mais la question de savoir comment,

et plus précisément quelles sont les stratégies utilisées pour accomplir ce pilotage fin, reste en suspend. Dans l'article présenté ici, nous avons voulu questionner les abeilles en les soumettant à des perturbations de flux optique sur l'ensemble de leur champ visuel (aussi bien des flux optiques latéraux que verticaux) dans l'optique de découvrir comment l'abeille réagirait à de telles perturbations. Va-t-elle ajuster sa vitesse indépendamment de sa position ? La réponse dictée par le comportement de l'insecte en situation venant se confronter directement avec les hypothèses décrites par le modèle ALIS proposé.

Honeybees' speed depends on dorsal as well as lateral, ventral and frontal optic flows¹

5.1 Abstract

Flying insects use the optic flow to navigate safely in unfamiliar environments, especially by adjusting their speed and their clearance from surrounding objects. It has not yet been established, however, which specific parts of the optical flow field insects use to control their speed. With a view to answering this question, freely flying honeybees were trained to fly along a specially designed tunnel including two successive tapering parts: the first part was tapered in the vertical plane and the second one, in the horizontal plane. The honeybees were found to adjust their speed on the basis of the optic flow they perceived not only in the lateral and ventral parts of their visual field, but also in the dorsal part. More specifically, the honeybees speed varied monotonically, depending on the minimum cross-section of the tunnel, regardless of whether the narrowing occurred in the horizontal or vertical plane. The honeybees' speed decreased or increased whenever the minimum cross-section decreased or increased. In other words, the larger sum of the two opposite optic flows in the horizontal and vertical planes was kept practically constant thanks to the speed control performed by the honeybees upon encountering a narrowing of the tunnel. The previously described ALIS ("AutopiLot using an Insect-based vision System") model nicely matches the present behavioral findings. The ALIS model is based on a feedback control scheme that explains how honeybees may keep their speed proportional to the minimum local cross-section of a tunnel, based solely on optic flow processing, without any need for speedometers or rangefinders. The present behavioral findings

¹Portelli, G., Ruffier, F., Roubieu, F. L., and Franceschini, N. (2011). Honeybees' speed depends on dorsal as well as lateral, ventral and frontal optic flows. *PLoS ONE*, 6(5): e19486.

suggest how flying insects may succeed in adjusting their speed in their complex foraging environments, while at the same time adjusting their distance not only from lateral and ventral objects but also from those located in their dorsal visual field.

5.2 Introduction

There exists strong evidence that flying insects perceive and use the optic flow to control their flight (Kennedy, 1951; David, 1978, 1979, 1982; Preiss, 1992; Kirchner and Srinivasan, 1989; Collett *et al.*, 1993; Srinivasan and Zhang, 2004). The optic flow is the *angular velocity* at which any environmental feature sweeps past the insects eyes as the result of its own motion (Kennedy, 1951; David, 1979; Buchner, 1984; Kirchner and Srinivasan, 1989; Taylor and Krapp, 2007). The *translational* optic flow perceived in a given direction depends on the ratio between the relative speed and the distance to the environment in that direction (Koenderink, 1986). This sensitivity to the translational optic flow enables insects to navigate safely and efficiently in unfamiliar environments. Insects' terrain following and landing abilities have been explained in terms of holding the *ventral optic flow* constant by consistently adjusting the *lift* (Franceschini *et al.*, 2007). It has also been established that honeybees flying along a corridor keep a safe clearance from the walls (Kirchner and Srinivasan, 1989; Srinivasan *et al.*, 1991; Serres *et al.*, 2008b) and from the ground (Portelli *et al.*, 2010a). However, although many studies have focused on this topic, it is not yet clear how insects manage to adjust their speed based on the visually perceived optic flow (David, 1982; Srinivasan *et al.*, 1996; Baird *et al.*, 2005; Fry *et al.*, 2009; Baird *et al.*, 2010). Honeybees trained to fly along a tapered tunnel were found to reduce their speed when the tunnel narrowed and to accelerate when the tunnel widened (Srinivasan *et al.*, 1996). The authors of the latter study concluded that "honeybees strive to hold the angular velocity of the image in the lateral region of the eyes constant" (Srinivasan *et al.*, 1996). When flying through a tunnel equipped with moving walls, honeybees have also been found to adjust their speed "so as to hold constant the image angular velocity in the eye" (Baird *et al.*, 2005, 2006). Other

evidence suggests that the ventral optic flow also contributes significantly to the speed control process (Srinivasan *et al.*, 1996; Baird *et al.*, 2006; Barron and Srinivasan, 2006). The latter authors used various tunnels, the floor of which was lined with stationary patterns of various kinds, such as 2-D patterns providing abundant ventral optic flow cues, axial patterns providing only a few ventral optic flow cues and a homogeneous pattern providing hardly any optic flow cues. Honeybees were found to fly at a lower height and a higher speed on average when few ventral optic flow cues were available.

Based on these studies, one might expect the *lateral* optic flow to affect honeybees' flight speed and the *ventral* optic flow to affect both their flight speed and their flight height. In order to combine all these findings in a single control model, we recently developed the ALIS autopilot (Portelli *et al.*, 2010b) (ALIS stands for "AutopiLot using an Insect based vision System"), which is based on the concept of *optic flow regulation* (Ruffier and Franceschini, 2005). The *optic flow regulator* is a feedback control system that strives to maintain the perceived optic flow at a constant reference value: the optic flow set point. The ALIS control scheme actually incorporates two optic flow regulators: the first one controls the vertical and horizontal positions, while the second one controls the speed. The first optic flow regulator relies on the largest optic flow (left, right, dorsal, or ventral), and the second one relies on *the larger of the two sums of opposite optic flows* (i.e., "left + right" optic flows or "ventral + dorsal" optic flows). Consequently, it is the plane (horizontal or vertical) affording the larger of the two optic flow sums that will constrain the bee's speed. To test the relevance of the ALIS model, we designed a doubly-tapered flight tunnel comprising two successive tapering parts that freely flying honeybees would encounter: in the first part, a gradual constriction occurred in the vertical plane, and in the second one, a gradual constriction occurred in the horizontal plane (see figure 5.1C-D, see also an overall perspective sketch of the tunnel in figure 5.6A and a photograph of a honeybee flying along the doubly-tapered tunnel in supplemental figure 5.2, as well as an animated 3D view of the doubly-tapered tunnel in supplemental data S2). The ALIS model predicts that a honeybee flying along either of these two tapered sections

will adjust its speed at all times on the basis of the minimum local cross-section of the tunnel, whether the latter occurs in the vertical or horizontal plane.

In the experiments carried out here, freely flying honeybees were trained to fly along the doubly-tapered tunnel. Their trajectories were recorded and special attention was paid to how the honeybees adjusted their speed as they crossed the various sections of the tunnel. Lastly, the flight performances of a bee were simulated in the same doubly-tapered tunnel on the basis of our ALIS model, and the actual and the simulated flight profiles were compared.

5.3 Materials and methods

5.3.1 Doubly tapered flight tunnel

The floor, roof and left wall of the outdoor flight tunnel used in this study consisted mainly of planks lined with red and white stripes. The right wall consisted of thin white insect netting lined with stripes consisting of a red Gelatin filter (Lee Filters HT019), through which the honeybees flight paths could be seen and video-recorded. The flight tunnel was 220 cm long, 40 cm high and 25 cm wide at the entrance. The tunnel comprised two successive tapering parts (Figure 1C-1D). In the first of these parts, the narrowing occurred in the vertical plane with a 14 deg tapering angle (Figure 5.3B) and involved both the roof and the floor. It started 30 cm from the entrance and the maximum constriction (15 cm high by 25 cm wide) occurred 80 cm from the entrance. In the second tapering part, the narrowing occurred in the horizontal plane with a tapering angle of 18 deg (Figure 5.3A) and involved only the left wall (the right wall made of insect netting remained straight). This part started 80 cm from the entrance and the maximum constriction (15 cm high by 5 cm wide) was reached in this case 140 cm from the entrance. Beyond the second constriction, the tunnel widened out horizontally until reaching a section 15 cm high by 25 cm wide at a distance of 200 cm from the entrance. From 200 cm to 220 cm, the tunnel then widened vertically until reaching a section 25 cm high by 25 cm wide. The

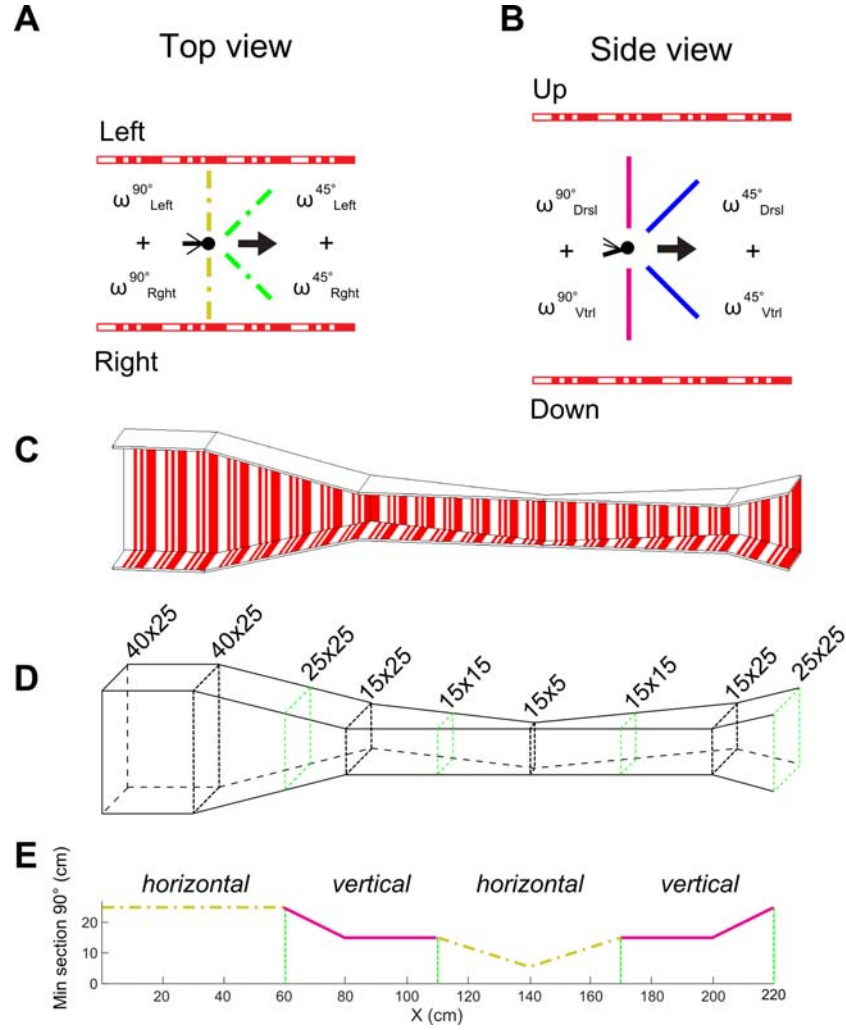


Figure 5.1: Experimental flight tunnel. (A) Top view of the tunnel. The honeybee flies into the tunnel. The left optical flow (OF) $\omega_{Lft}^{90^\circ}$ and the right OF $\omega_{Rght}^{90^\circ}$ are generated by the contrasts on the side walls. The sum of these opposite OFs at 90° is $\sum \omega_{Lat}^{90^\circ}$ (dash-dotted yellow line). The left optical flow $\omega_{Lft}^{45^\circ}$ and the right optical flow $\omega_{Rght}^{45^\circ}$ are generated at an angle of 45° with respect to the forward heading direction. Their sum is $\sum \omega_{Lat}^{45^\circ}$ (dash-dotted green line). (B) Side view of the tunnel. The honeybee flies into the tunnel. The dorsal OF $\omega_{Drsl}^{90^\circ}$ and the ventral optical flow $\omega_{Vtrl}^{90^\circ}$ are generated by the contrasting stripes on the ceiling and the floor of the tunnel, respectively. The sum of these OFs at an angle of 90° is $\sum \omega_{Vert}^{90^\circ}$ (magenta line). The dorsal OF $\omega_{Drsl}^{45^\circ}$ and the ventral optical flow $\omega_{Vtrl}^{45^\circ}$ are generated at an angle of 45° with respect to the forward heading direction. Their sum is $\sum \omega_{Vert}^{45^\circ}$ (blue line). (C-D) Perspective view of the whole tapered tunnel. Two tapered zones occur in this tunnel: the first one is tapered in the vertical plane (from 30cm to 80cm, tapering angle 14°), and the second, in the lateral plane (from 80cm to 200cm, tapering angle 18°). (E) Minimum section of the tapered tunnel along the abscissa. Because of the way this particular tunnel was designed, the minimum section was encountered alternately in the lateral plane (dash-dotted yellow line) and the vertical plane (magenta line).

diagram in figure 5.1E shows that the minimum section was first the horizontal section (dash-dotted yellow line), then the vertical section (continuous magenta line), then the horizontal section again (dash-dotted yellow line) and lastly, the vertical section (continuous magenta line). Two manually operated openings (5 x 5 cm) centered at mid height and mid width gave single honeybees entry to the tunnel and access to the reward, respectively (only the entrance opening is shown in figures 5.3A,B). This outdoor flight tunnel was oriented to the north and received only indirect illumination (and no direct sunlight). A photograph of a honeybee flying along the doubly-tapered tunnel is presented in supplemental figure 5.2; an animated 3D view shows the overall geometry of the doubly-tapered tunnel in supplemental data S2.

5.3.2 Pattern

The pattern on the walls of the tunnel consisted of red and white stripes oriented perpendicularly to the flight direction. Since honeybees are devoid of red-sensitive photoreceptors (Menzel and Backhaus, 1991), they perceive red stripes as gray shades. These red stripes had two different widths (1 cm and 3 cm), forming a uniform 10cm-wide pattern that was repeated periodically, as shown in Figure 5.1. The angle subtended by the stripes ranged from 5.7° to 53° (a 1-10 cm pattern viewed from a distance of 10 cm, respectively) and from 1.4° to 14.2° (a 1-10 cm pattern viewed from a distance of 40 cm, respectively). The Michelson contrast between the red and white stripes was $m = 0.47$ on the planks and $m = 0.25$ on the insect netting. Contrast was measured using a photodiode equipped with a green band-pass filter (Kodak Wratten N°61), the transmission spectrum of which closely matched the spectral sensitivity of the honeybee's green photoreceptors (Menzel and Backhaus, 1991), which are the receptors involved in motion vision (Bishop, 1970; Menzel, 1973; Kaiser and Liske, 1974; Zhang *et al.*, 1990). A red filter placed in front of the camcorder monitoring the honeybees' trajectories through the insect netting was used to optimize the contrast between the honeybee and the background.

5.3.3 Experimental procedure

Groups of four to six freely flying honeybees (*Apis mellifera*) were color-marked and trained outdoors to enter the tunnel and fly along it to collect sugar solution at the opposite end (see Figure 5.2). Once honeybees had received about 30 rewards, their flight path was recorded with the digital camera from the insect-netting side, on their way to the reward. Only one honeybee at a time was allowed to enter the tunnel during each recording session. The camcorder was triggered at the moment the honeybee entered the tunnel. During the recordings, the white door giving access to the reward remained seamlessly closed to rule out the presence of any uncontrolled attractive cues.



Figure 5.2: A honeybee flying along the doubly-tapered tunnel. The photograph was taken at the entrance of the tunnel. (Published as a supplementary Figure. *Copyright DGA/F. Vrignaux*)

5.3.4 Video recordings and flight path analysis

The honeybees' trajectories were filmed at a rate of 20 frames per second ($T_s = 50$ ms) with a high-resolution digital black-and-white CMOS camera (Prosilica EC1280, 1/3" sensor size) equipped with a Fujinon HF12.5HA-1B lens. The camera was placed

sideways, 265 cm from the insect netting. The small field of view ($21^{\circ}44' \times 16^{\circ}23'$) covered the whole height of the tunnel, from abscissa $x = 20$ cm to abscissa $x = 210$ cm. The lens had a maximum barrel distortion of 1.48% along x on the extreme upper border of the field of view and a maximum barrel distortion of 0.8%, vertically, on the extreme right and left border of the field of view. However, the trajectories were recorded in the middle of the field of view, where the maximum lens distortion was only 0.23% along x and 0.8%, vertically. The effect of perspective foreshortening was therefore neglected. Image sequences were processed and analyzed using a custom-made Matlab program. In any sequence of images, this program automatically determines the honeybees' flight height (h) in each frame as a function of the abscissa (x) along the tunnel axis, thus allowing the honeybee's trajectory in the vertical plane to be reconstructed. The honeybees' instantaneous forward speed (Vx_{Bee}) was computed on each abscissa x using a four-point derivative smoothing filter ($Vx_{Bee}(t) = (2x_{Bee}(t-2) + x_{Bee}(t-1)x_{Bee}(t+1)2x_{Bee}(t+2))/10Ts$), as was the honeybees' instantaneous vertical speed ($Vh_{Bee}(t) = (2h_{Bee}(t-2) + h_{Bee}(t-1)h_{Bee}(t+1)2h_{Bee}(t+2))/10Ts$).

5.3.5 Analysis

The honeybees were assumed to fly taking a laterally centered course, aligned with the tunnel's x -axis, as found to occur in similar (narrow) tunnels (Kirchner and Srinivasan, 1989; Srinivasan *et al.*, 1991, 1996; Baird *et al.*, 2010). Their head orientation was also assumed to remain practically fixed and aligned with the tunnel axis. This assumption is supported by findings obtained on another hymenopteran (Zeil *et al.*, 2008) and on Dipterans (Hengstenberg, 1988, 1992; Schilstra and van Hateren, 1999; Hateren and Schilstra, 1999; Hengstenberg, 2001), showing that insects produce consistent head counter-rotations that compensate for their body's yaw, pitch and roll motions, and thereby stabilize their gaze relative to the environment. These gaze locking properties have been observed in many species (Zeil *et al.*, 2008). The parameters used in the present analysis were the honeybees' flight height (h) and their flight

speed (V_{Bee}). The latter was resolved into the ground speed Vx_{Bee} and the vertical speed Vh_{Bee} . Depending on the honeybees' position (x, h), their distances from the four walls of the tunnel were determined at a viewing angle of 90° ($D_{Lft}^{90^\circ}$ = distance from the left wall, $D_{Rght}^{90^\circ}$ = distance from the right wall, $D_{Drsl}^{90^\circ}$ = distance from the roof, and $D_{Vtrl}^{90^\circ}$ = distance from the floor). The translational optic flows perceived at viewing angles of 90° can be defined as the speed-to-distance ratio according to the following equation: $\omega_i^{90^\circ} = Vx_{Bee} \times D_i^{90^\circ}$, where $i \in \text{Rght, Lft, Drsl, Vtrl}$, taking the distances from the walls at an angle of 90° and $VxBee$ the bee's ground speed (Figure 5.1A,B).

Experiments by Srinivasan *et al.* (1991) have provided evidence that honeybees flying along a tunnel monitor the optic flow chiefly via the lateral parts of their visual field. However, the honeybee's panoramic compound eye is able to perceive the environment in many other directions, which provides the bee with relevant optic flow information to control their speed, as recently shown for the frontal visual field by Baird *et al.* (2010). Studies on recently designed insect-inspired aerial robots based on optic flow sensing mechanisms showed that the optic flow perceived at 45° from the heading direction is a particularly relevant and reliable parameter for controlling the course of a micro aircraft (Beyeler *et al.*, 2009). It can also be used for anticipation purposes and to improve the efficiency in terms of obstacle avoidance (Ruffier and Franceschini, 2008). We therefore investigated the possible role of the optic flow perceived by honeybees at an angle of 45° , either laterally, ventrally or dorsally in the context of honeybees' speed control. The translational optic flows generated at 45° in the honeybees' frontal field of view can be defined according to the following equation: $\omega_i^{45^\circ} = (V_{Bee} \times \sin\Psi_i) / D_i^{45^\circ}$ with $i \in \text{Rght, Lft, Drsl, Vtrl}$, where V_{Bee} is the honeybee's speed, resolved into the ground speed Vx_{Bee} and vertical speed Vh_{Bee} , and Ψ_i is the angle between the honeybees speed vector and the gaze direction under consideration ($\Psi_i = 45^\circ + \text{atan}(Vh_{Bee}/Vx_{Bee})$ for $i \in \text{Drsl, Vtrl}$ and $\Psi_i = 45^\circ$ for $i \in \text{Rght, Lft}$ as Vy_{Bee} is unknown), and $D_i^{45^\circ}$ are the distances between the bee and the four surfaces at an angle of 45° , as shown in Figure 5.1A,B.

In Figure 5.4B,C, the flight height h and the ground speed Vx_{Bee} are each plotted

as a function of the abscissa x . Height and speed were averaged at 5-cm intervals along a distance of 190 cm: each of the 38 data points plotted is the mean value of the honeybee's individual height and speed values, respectively. A one-way repeated-measures ANOVA was performed on the 38 mean height data points and the 38 mean speed data points versus the position x in the tunnel. To further investigate the differences between points, a TukeyHSD post-hoc test was applied. In these analyses, significance level was taken to be $\alpha = 0.05$. The faded colors around the curves give \pm the standard error of the mean (s.e.m.). In Figure 5.5B, the larger mean sums of the two lateral optic flows measured ($\Sigma\omega^{90^\circ} Lat = \omega_{Rght}^{90^\circ} + \omega_{Lft}^{90^\circ}$) and the two vertical optic flows measured at 90° ($\Sigma\omega^{90^\circ} Vert = \omega_{Drsl}^{90^\circ} + \omega_{Vtrl}^{90^\circ}$) are plotted as a function of the abscissa x . In Figure 5.5C, the larger mean sums of the two lateral optic flows measured at 45° ($\Sigma\omega^{45^\circ} Lat = \omega_{Rght}^{45^\circ} + \omega_{Lft}^{45^\circ}$) and the two vertical optic flows measured at 45° ($\Sigma\omega^{45^\circ} Vert = \omega_{Drsl}^{45^\circ} + \omega_{Vtrl}^{45^\circ}$) are plotted versus the abscissa x . To compare the variance of the larger $\Sigma\omega^{90^\circ}$ with that of the larger $\Sigma\omega^{45^\circ}$, the method and the extended t -test described by Zar were used (Zar (1999), Section 9.4, pp.182-183). This involves taking the optic flow data normalized with respect to their respective means and making the following comparison based on the following one-tail hypotheses: H0: variance Max($\Sigma\omega^{90^\circ}$) \leq variance Max($\Sigma\omega^{45^\circ}$) versus HA: variance Max($\Sigma\omega^{90^\circ}$) $>$ variance Max($\Sigma\omega^{45^\circ}$).

5.4 Results

The top view (Figure 5.3A) and side view (Figure 5.3B) of the tunnel show the two successive tapered sections existing in the vertical and horizontal planes. A typical individual honeybee's trajectory recorded sideways through the insect netting and plotted every 100ms is shown in Figure 5.3B. The honeybee's flight can be seen to have been quite vertically centered in the tunnel (mean height: 19 ± 0.19 cm). It can be seen from Figure 5.3C that the honeybee gradually reduced its mean ground speed V_{Bee} down to the point where it approached the narrowest section of the tunnel, located 140cm from the starting-point. The honeybee then increased its ground speed

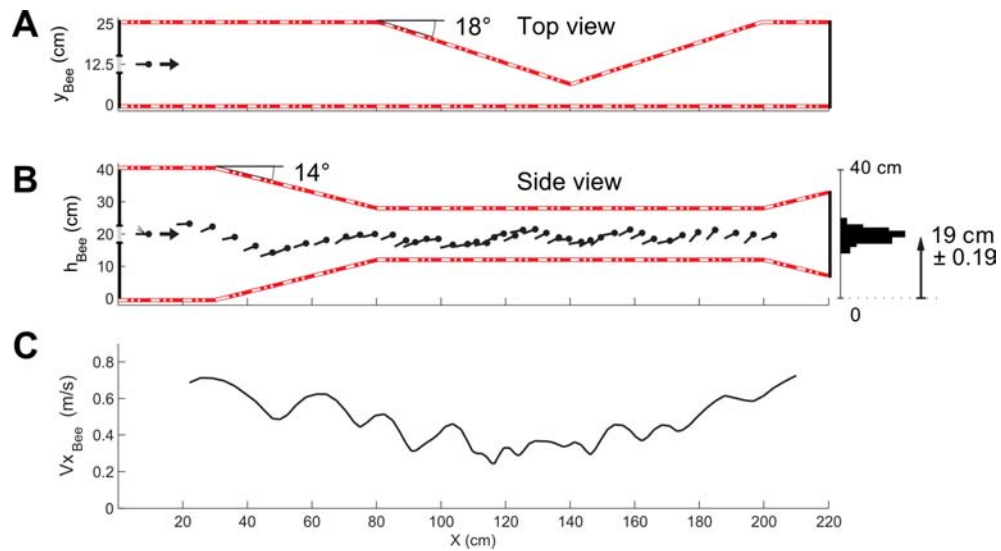


Figure 5.3: Typical trajectory of an individual honeybee in the doubly-tapered tunnel. (A) Top view of the tunnel showing the entrance of the honeybee, and the tapering in the lateral plane at a distance of 80cm to 200cm from the entrance. (B) Side view of the actual trajectory of a honeybee, plotted every 100ms. The honeybee's course was fairly well centered in the tunnel (mean height $h = 19 \pm 0.19$ cm). (C) Honeybee's speed as a function of the distance along the abscissa x . The honeybee decreased its speed as the tunnel narrowed, regardless of whether the narrowing was in the vertical or the lateral plane. The honeybee then increased its speed as the tunnel widened.

again as the tunnel widened out, first horizontally and then vertically. The mean trajectory and the mean ground speed of the 21 honeybees flying freely along the tapered tunnel are given in Figure 5.4B,C, respectively. Figure 5.4A is a tentative diagram of the honeybees' trajectory in the horizontal plane, where the bees were assumed to take a laterally centered course, as suggested by previous experiments carried out in a narrow tapered tunnel (Srinivasan *et al.*, 1996). Figure 5.4B gives the mean vertical trajectory of the honeybees plotted every 5cm. The honeybees' mean course was clearly centered in the vertical plane of the tunnel (mean height $h = 19 \pm 0.16$ cm). Figure 5.4C gives the mean honeybees' ground speed as a function of the distance along the abscissa x . The honeybees clearly reduced their speed when approaching the narrowest section of the tunnel, and increased their speed again as the tunnel widened beyond this point (d.f. = 37, $F = 28.2$, $P < 0.001$). A particular speed pattern emerged from the TukeyHSD post-hoc test on the ground speed profiles (Figure 5.4C, bottom trace). Up to point $x = 60$ cm on the abscissa, the speed was

found to be constant (NS, $P > 0.05$). Between $x = 60\text{cm}$ and $x = 90\text{cm}$, the speed decreased significantly ($P < 0.001$). Between $x = 90\text{cm}$ and $x = 110\text{cm}$, the speed became constant again (NS, $P > 0.05$). Between $x = 95\text{cm}$ and $x = 130\text{cm}$, the speed decreased significantly once more ($P < 0.05$) as the honeybees were about to reach the narrowest section of the tunnel. Lastly, from $x = 130\text{cm}$ to $x = 180\text{cm}$, the speed gradually increased again ($P < 0.01$) as the honeybees flew along the widening part of the tunnel. It is striking that the ground speed profile (Figure 5.4C, bottom trace) practically matched the minimum section profile recorded at 90° (Figure 5.1E).

To illustrate this point further, the minimum section profiles and the mean optic flows perceived both at 90° and at 45° by the honeybees are shown in parallel in Figure 5.5. In Figure 5.5B, we plotted the larger of the two mean optic flow sums perceived by the bee at 90° (either laterally or vertically) ($\omega_{Right}^{90^\circ} + \omega_{Lft}^{90^\circ}$, yellow line and $\omega_{Drsl}^{90^\circ} + \omega_{Vtrl}^{90^\circ}$, magenta line). The larger optic flow sum first changed from lateral to vertical and from vertical to lateral just before reaching the points where the minimum section changed. The minimum section encountered at an angle of 90° narrowed twice along the tunnel, creating two constriction points:

- The first narrowing occurred in the vertical plane, creating the first constriction point at $x = 80\text{cm}$ (Figure 5.5A, arrowhead n°1). As the bees approached this first constriction point, the *larger optic flow* sum increased. The minimum section remained steady between $x = 80\text{cm}$ to $x = 110\text{cm}$, and the larger optic flow sum decreased, reaching a similar value to that perceived before the narrowing point ($Max(\Sigma\omega^{90^\circ})_{x=60\text{cm}} = 609.5 \text{ pm}29.6^\circ/s$ and $Max(\Sigma\omega^{90^\circ})_{x=100\text{cm}} = 702.3 \pm 36.6^\circ/s$).
- The second narrowing occurred horizontally, creating the second constriction point (arrowhead n°2) at $x = 140\text{cm}$. The larger of the two optic flow sums perceived increased until the honeybee reached the constriction. Then, as the tunnel widened, the larger optic flow sum gradually decreased again, reaching a similar value to that experienced before the narrowing point ($Max(\Sigma\omega^{90^\circ})_{x=110\text{cm}} = 624 \pm 28.8^\circ/s$ and $Max(\Sigma\omega^{90^\circ})_{x=170\text{cm}} = 707.6 \pm 40.4^\circ/s$).

One may wonder what these optic flow profiles would have looked like if the optic flow had not affected the bees ground speed. In Figure 5.5B,C, the dash-dotted black lines show the dramatic change in the larger optic flow sum that the bee would have experienced at the viewing angles of 90° and 45° if it had kept flying at a constant ground speed (0.74 m/s), i.e. without the use of any speed control system.

The overall shape of the minimum section encountered at a viewing angle of 45° (Figure 5.5C) did not differ much from that encountered at a viewing angle of 90°. However, at 45°, the honeybee encountered each constriction in the frontal direction at a slightly shorter distance from the entrance than at 90°. Figure 5.5D shows the larger of the two optic flow sums generated at 45°: the overall shape of the larger optic flow sum profile observed at an angle of 45° was similar to that observed at 90°. The larger optic flow sum increased slightly as the tunnel narrowed and tended to reach a similar value to that recorded before the constriction point. In addition, the peaks in the larger optic flow sum profile were found to occur at practically the same places as the maximum optic flow perturbation induced by the narrowing sections. The first constriction was encountered at position $x = 73$ cm (Figure 5.5C, arrowhead n°3), whereas the larger optic flow sum ($Max(\Sigma\omega^{45^\circ})$) occurred at $I = 82$ cm. The second constriction occurred at position $I = 135$ cm (arrowhead n°4), whereas the larger optic flow sum ($Max(\Sigma\omega^{45^\circ})$) occurred at $x = 137$ cm. Upon comparing the profiles shown in Figures 5.5B and 5.5D, the larger of the two optic flow sums generated (either vertically or laterally) was found to be better "stabilized" about a constant value at a viewing angle of 45° ($mean(Max(\Sigma\omega^{45^\circ})) = 351.7 \pm 14.2$ °/s) than at a viewing angle of 90° ($mean(Max(\Sigma\omega^{90^\circ})) = 711.8 \pm 24$ °/s). This conclusion was supported by comparisons between the variances of the larger optic flow sums obtained at 90° and at 45° ($Max(\Sigma\omega^{90^\circ})$ and $Max(\Sigma\omega^{45^\circ})$): as shown by the histograms to the right of Figure 5.5B,D, the variance-to-the-mean ratio was distinctly lower at 45° than at 90° ($t_{(36)} = 2.99$, $p < 0.01$). If the honeybees' speed was not controlled, the honeybees would have perceived much larger maximum sum of the 2 opposite optic flows than what they actually perceived in our doubly tapered tunnel, which is shown by the dashed black lines in Figures 5.5B and 5.5D ($mean(Max\Sigma\omega_{w/oSpeedControl}^{90^\circ}) =$

$1258.2 \pm 85^\circ/s$ and $mean(Max\Sigma\omega_{w/oSpeedControl}^{45^\circ}) = 610.1 \pm 14^{circ}/s$).

Figure 5.6 shows the flight path and the speed profile of a simulated agent equipped with the ALIS autopilot (Portelli *et al.*, 2010b), flying along the same tunnel comprising two constrictions, in the vertical and horizontal planes. Figure 5.6C and 5.6D shows the trajectories in the horizontal plane (x,y) and the vertical plane (x,z), respectively. In the vertical plane, the simulated agent can be seen to fly roughly in the middle of the tunnel (this is because its "positioning optic flow set-point" is set at half of the "speed optic flow set-point", see Serres *et al.* (2008a)). In the horizontal plane, however, the simulated agent followed one lateral wall. The large variations in the cross-sections occurring along the tunnel continuously disturbed the ALIS autopilot and did not give the simulated agent enough time to asymptotically reach the final horizontally and vertically centered position. The simulated agent nevertheless automatically kept a safe lateral clearance from the walls (Figure 5.6C) as well as a safe clearance from both the floor and the ceiling (Figure 5.6D), which brought it near the middle of the tunnel. The simulated agent can be seen to automatically slow down as the minimum cross-section of the tunnel narrows and to automatically accelerate again when the minimum cross-section widens (Figure 5.6E,F). Since the tunnel alternately narrows in the vertical and horizontal planes, the optic flow perceived laterally and vertically constraining the agents' speed alternately. The ALIS autopilot makes the simulated agent cross the doubly-tapered tunnel safely, in spite of major optic flow disturbances that alternately affect its eyes laterally, ventrally and dorsally. All in all, these results show that the ALIS-based simulated agent adopts a speed (Figure 5.6E) that is automatically adjusted to the minimum section profile (Figure 5.6F): the minimum section profile producing the largest optic flow.

5.5 Discussion

In the experiments described here, honeybees were trained to fly along a specially designed tunnel comprising two successive tapering sections, the first of which was constricted in the vertical plane and the second, in the horizontal plane. During

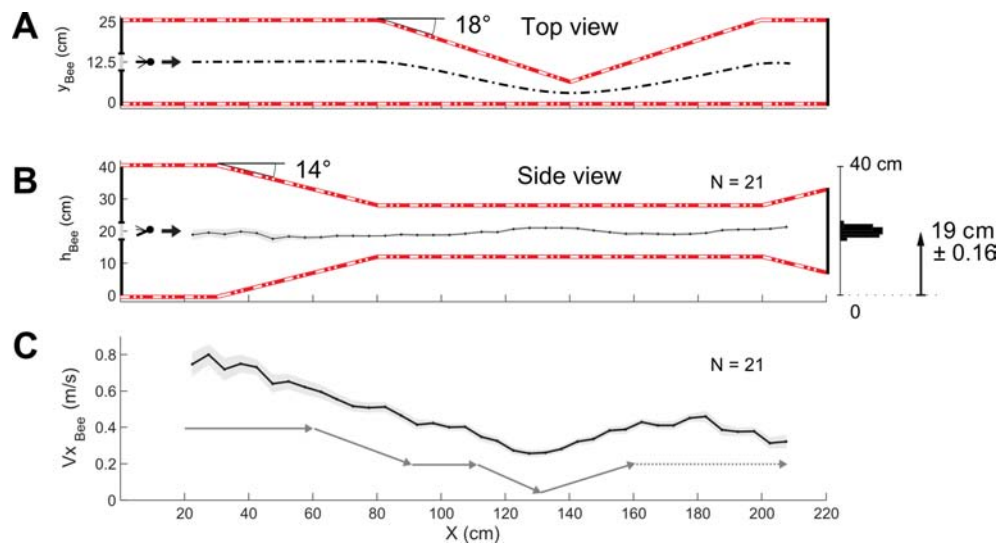


Figure 5.4: Mean vertical trajectory and mean speed of the 21 honeybees in the doubly-tapered tunnel. (A) Top view of the tunnel showing the entrance of the honeybee, the part tapering in the lateral plane (from 80cm to 200cm) and the assumed trajectory of the insect in the lateral plane (see text). (B) Side view of the tapered tunnel, showing in particular the vertical constriction. The mean flight path of the honeybees is plotted as a function of the distance along the abscissa. The insects' mean trajectory can be seen to be practically vertically centered throughout the tunnel (mean height $h = 19 \pm 0.16$ cm). (C) Forward speed profile along the tunnel. The honeybees decreased their speed as the tunnel narrowed and increased their speed as it widened. The faded trace around the curves gives \pm the standard error of the mean (s.e.m.). The gray profile underneath the main curve shows the overall flight speed pattern as shown by the analysis.

the trials, the honeybees, which entered the tunnel at half height, kept a centered position in the vertical plane along the whole the tunnel (Figure 5.3B, Figure 5.4B). The honeybees reduced their speed as the tunnel narrowed and speeded up again as the tunnel widened (Figure 5.3C, Figure 5.4C). The results of this experiment clearly show that the honeybees controlled their speed on the basis of all the surrounding optic flows (the left, right, ventral and dorsal optic flow). Two main points emerge from this study:

1. Honeybees react to a narrowing in the *vertical plane* by reducing speed in the same way as they do when they encounter a narrowing in the *horizontal plane* (Figure 5.3C, Figure 5.4C).
2. In reducing their speed, honeybees maintain the larger of the two perceived

optic flow sums at a relatively constant value (Figure 5.5B-D).

5.5.1 Honeybees adjusted their speed in the same way, regardless of whether the tunnel narrowed vertically or horizontally.

First, honeybees clearly reduced their speed when they encountered the first (vertical) tapering section of the corridor (Figure 5.4C). After training honeybees to fly along a corridor with horizontally tapered walls, Srinivasan et al. established that honeybees decreased their flight speed "to hold the angular velocity of the image on the walls constant" (Srinivasan et al., 1996). This previous finding provided definite evidence that the lateral optic flows are directly involved in honeybees' flight speed control system. The question still remained to be answered, however, as to whether the *ventral* optic flow is involved in the insects flight speed control system. Previous studies on fruit flies (David, 1982), moths (Kuenen and Baker, 1982), and beetles (Fadamiro et al., 1998) have shown that when following an odor plume, these insects flew faster when their distance from the floor increased. It was concluded that the insect may adjust its flight speed so as to maintain its ventral optic flow constant. In previous studies on honeybees (Baird et al., 2006; Barron and Srinivasan, 2006), various tunnels have been used, the floors of which were lined with stationary patterns of various kinds, such as 2-D patterns providing strong ventral optic flow cues, axial patterns providing weak ventral optic flow cues or a homogeneous pattern providing hardly any optic flow cues. The honeybees were found to fly on average at a lower height and a higher speed when only a few ventral optic flow cues were available. In the present study, the honeybees were found to decrease their ground speed as they flew along the first vertically tapering part of the corridor, which perturbed both their dorsal and ventral optic flows (Figure 5.3, Figure 5.4). In our doubly-tapered tunnel, the bee's ground speed Vx_{Bee} showed small oscillations (Figure 5.3C) with a main frequency of 2.5 ± 0.3 Hz on average, based on all the individual trajectories recorded. In a completely different condition (rotary drum condition), previous au-

thors reported that a lateral peering occurred at a frequency of about 7Hz (Boeddeker and Hemmi, 2010). In a straight, narrow tunnel, a lateral oscillation with a mean frequency of 4.7 ± 1.6 Hz was reported to occur in various visual conditions (Baird (2007), pp. 51-52). This discrepancy between frequencies is probably attributable to the differences between experimental conditions. These oscillations in the bees' ground speed frequency might be partly due to the bee's visual speed control system being highly constrained and disturbed by our narrow doubly-tapered tunnel. The performances of the bees shown in Figure 5.3,5.4 provide evidence that in addition to the *lateral* optic flows [(Srinivasan *et al.*, 1996; Baird *et al.*, 2005) and the *ventral* optic flow (Baird *et al.*, 2006; Barron and Srinivasan, 2006), the *dorsal* optic flow is involved in the speed control process. In the experiments presented here, it is noteworthy that the honeybees did not start to decrease their ground speed at the point where they encountered the vertical tapering ($x = 30$ cm), but rather at the point ($x = 60$ cm) where the local vertical section became narrower than the local horizontal section (Figure 5.1E, Figure 5.4C). Up to this point ($x = 60$ cm), the honeybees' speed depended on the local *horizontal* section, presumably since it was the smaller of the two sections. At $x = 60$ cm, the *vertical* section became narrower than the *horizontal* section: the larger optic flow sum of the two was therefore that involving the top and bottom walls, and this was the parameter used to determine the honeybee's speed. The opposite situation occurred later on (at $x = 110$ cm), when the local horizontal section became narrower than the local vertical section: it was therefore the horizontal section that took over as the parameter determining the bee's speed. The honeybees' ground speed therefore depended on the minimum local cross-section of the tunnel, regardless of whether this minimum value was reached on the vertical or horizontal plane.

5.5.2 Maintaining the perceived optic flows at a constant level.

The tapered tunnel greatly modified the optic flows throughout the visual field of the honeybees. The insects reacted to these disturbances by decreasing or increasing their

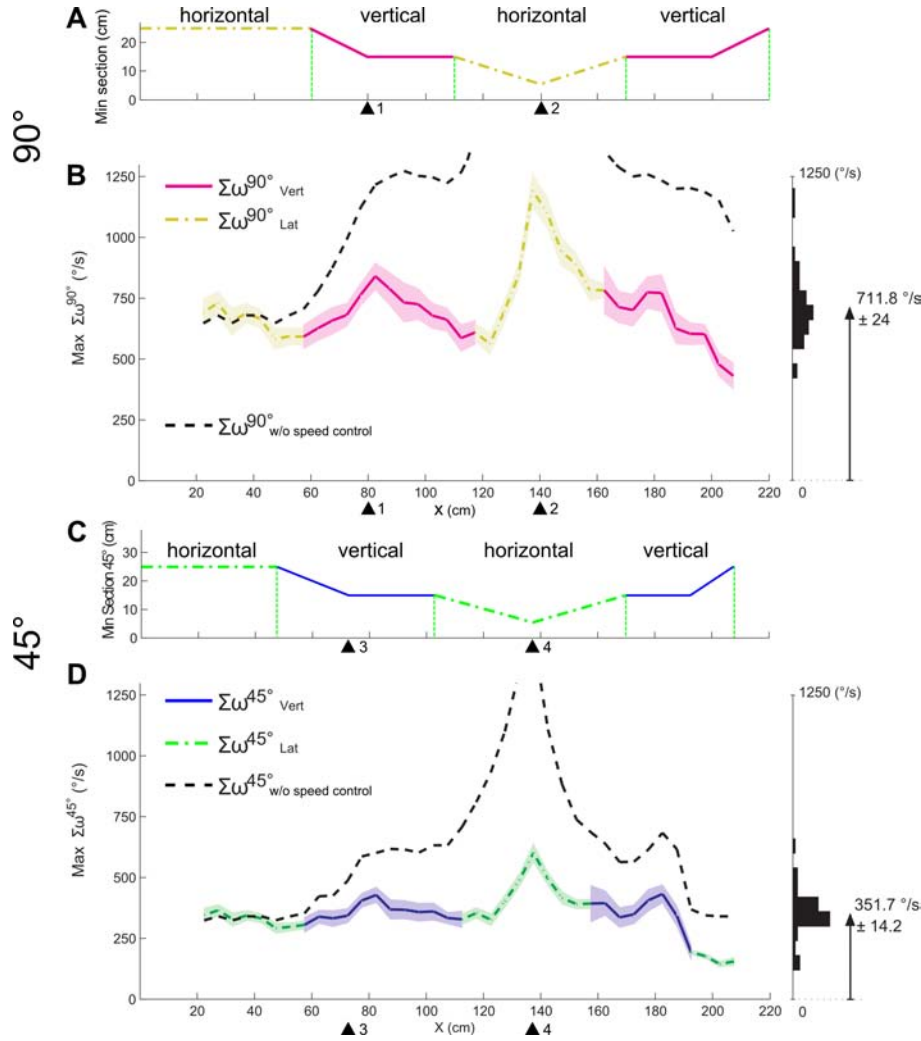


Figure 5.5: Analysis of the larger of the two optic flow sums perceived by the 21 honeybees at an angle of 90° and at 45° with respect to the tunnel x -axis, in comparison to the minimum section of the tunnel at each point along the tunnel. (A) Minimum section at 90° of the tapered tunnel as a function of the distance along the abscissa. The minimum section at 90° was alternately in the horizontal plane and vertical plane. (B) Larger of the two optic flow sums in the horizontal plane (dash-dotted yellow line) and the vertical plane (magenta line), (mean ($Max\Sigma\omega^{90^\circ}$) = $711.8 \pm 24^\circ/s$, the highest value peaks at $Max(Max\Sigma\omega^{90^\circ}) = 1192^\circ/s$), as well as the larger optic flow that would have been experienced theoretically at 90° at a constant ground speed (0.74 m/s), i.e., without the use of any speed control system by the bee (dashed black line, $mean(Max\Sigma\omega_{w/oSpeedControl}^{90^\circ}) = 1258.2 \pm 85^\circ/s$, the highest value peaks at $Max(Max\Sigma\omega_{w/oSpeedControl}^{90^\circ}) = 2971^\circ/s$). (C) Minimum section profile of the tapered tunnel, encountered at an angle of 45° from the frontal heading direction. The minimum section encountered at an angle of 45° occurred alternately in the horizontal plane (dash-dotted green line) and the vertical plane (blue line), and the changes of speed occurred earlier than those recorded at an angle of 90° . (D) Larger of the two optic flow sums in the horizontal plane (dash-dotted green line) and the vertical plane (blue line), ($mean(Max\Sigma\omega^{45^\circ}) = 351.7 \pm 14.2^\circ/s$, the highest value peaks at $Max(Max\Sigma\omega^{45^\circ}) = 601^\circ/s$), as well as the larger optic flow that would theoretically have been experienced at 45° at a constant speed (0.74 m/s), i.e., without the use of any speed control system by the bee (dashed black line, $mean(Max\Sigma\omega_{w/oSpeedControl}^{45^\circ}) = 610.1 \pm 14^\circ/s$, the highest value peaks at $Max(Max\Sigma\omega_{w/oSpeedControl}^{45^\circ}) = 1493^\circ/s$). The histograms on the right show the dispersion of the data. The faded colors around the curves give \pm the standard error of the mean (s.e.m.).

speed accordingly. As the result of these changes of speed, the perceived optic flows were gradually restored to a similar level to that perceived by the insects before the disturbance. This can be seen from the fact that larger optic flow sum profiles were calculated at viewing angles of both 90° and 45° with respect to the tunnel x -axis (Figure 5.5B,D). We therefore observed that the larger optic flow sum was stabilized (Figure 5.5B,D) thanks to the decrease and the increase of the honeybees' speed.

In our doubly-tapered tunnel, the optic flow experienced by the bees was relatively high in comparison with that induced by other experimental conditions (bees' and wasps' learning flight (Zeil *et al.*, 1996); bees flying along a straight tunnel (Baird *et al.*, 2005)). However, the maximum sum of the optic flows experienced at a viewing angle of 90° by the bees in the doubly-tapered tunnel (maximum sum of either the vertical or the lateral optic flow sums: $\sim 710^\circ/s$ was similar to the value obtained ($\sim 650^\circ/s$) in another tapered tunnel by re-computing the data published in Srinivasan *et al.* (1996)(figure 2). In general, the optic flow values are relatively high in the case of bees flying along a tapered tunnel and in that of bees about to land (Srinivasan *et al.*, 1996). In all these cases, bees actively change their speed when performing the task. In our doubly-tapered tunnel, the decreasing section brings the bee closer to either the walls, the floor or the ceiling. These major disturbances in the optic flows are then rejected by the bees' speed control system (figure 5.5B, figure 5.5D).

Various studies have shown that flying insects tend to hold the perceived optic flows constant, and that they do so by adjusting either their distance from the nearby surfaces (the floor or nearby walls) and / or their ground speed (David, 1982; Kuenen and Baker, 1982; Srinivasan *et al.*, 1996; Baird *et al.*, 2006; Fry *et al.*, 2009). To explain the mechanism underlying this behavior, a control system called the optic flow regulator was developed, based on a feedback loop that consistently strives to maintain the perceived optic flow at a constant level (Ruffier and Franceschini, 2005; Franceschini *et al.*, 2007). This control scheme - which relies exclusively on optic flow sensors and does not require any speed sensors or range sensors - was found to account for the height control abilities of several insect species flying in open spaces devoid of lateral textures (Netter and Franceschini, 2002; Ruffier and Franceschini,

2003, 2005; Franceschini *et al.*, 2007; Portelli *et al.*, 2010a).

The ALIS model we recently developed (Portelli *et al.*, 2010b) extends the principle of the optic flow regulator (Ruffier and Franceschini, 2005; Serres *et al.*, 2008a) to include the vertical dimension. The ALIS model is minimalistic, as it does not include the large optic flow receptive fields with which insects are endowed (Krapp *et al.*, 1998; Taylor and Krapp, 2007). The ALIS-based simulated trajectory (Figure 5.6) obtained in the same doubly-tapered tunnel to that used in the present experiments accounts quite well for the honeybees' vertical position and ground speed profiles observed (Figure 5.4B and 5.4C, respectively). It also accounts satisfactorily for the honeybees' performance in a high-roofed tunnel equipped with a moving floor (Portelli *et al.*, 2010a). Upon arriving above the moving part of floor (which moved in the same direction as the flying insect, thus reducing the ventral optic flow), the honeybee reacted by descending, while holding the same speed it had reached above the initial, stationary part of the floor. This finding can be explained by the fact that in the straight, high-roofed tunnel, the minimum cross-section (which was always the horizontal one) remained constant throughout the tunnel, hence yielding a constant groundspeed. In those conditions, the insect was left with decreasing its groundheight so as to retrieve the optic flow set point (Portelli *et al.*, 2010a). In the present study, where the tunnel tapered successively in the vertical and horizontal planes, the minimum cross-section alternated between the horizontal and vertical sections (Figure 5.1E). The honeybees' speed profile obtained (Figure 5.3C, 5.4C) may account for the fact that (i) the speed was no longer constrained to remain constant by a constant minimum cross-section, (ii) the steady vertical positioning ("vertical centering": Figure 5.4B, 5.5B) revealed that the ground speed decreased so as to maintain the larger of the two optic flow sums ("left + right" optic flows or "ventral + dorsal" optic flows) constant whether the minimum cross-section was in the horizontal or vertical plane. These new experimental findings on flying bees are therefore fully consistent with the ALIS model (Portelli *et al.*, 2010b), one outcome of which is that the groundspeed attained is proportional to the tunnel's smaller cross-section.

The ALIS dual optic flow regulator features two controllers (dynamic compen-

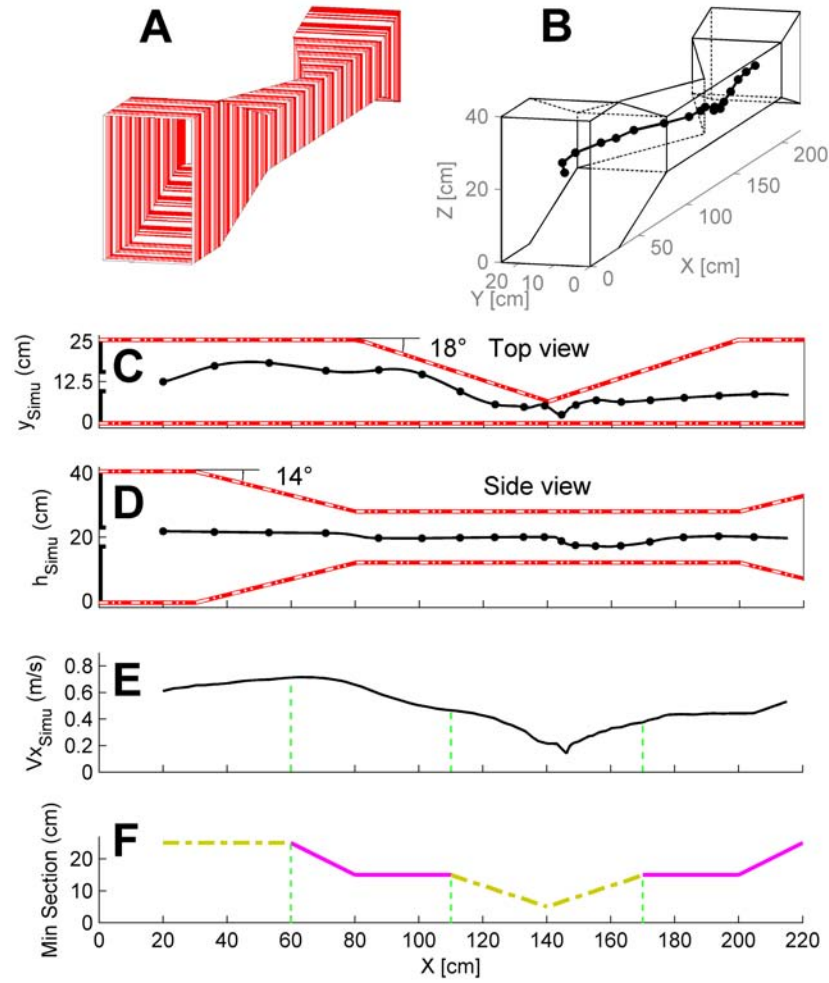


Figure 5.6: Simulated performances of the minimalist ALIS model in the same doubly-tapered tunnel. (A) Perspective view of the doubly-tapered tunnel lined with red and white stripes. Two tapered zones occur in this simulated tunnel: the first one is tapered in the vertical plane (from 30cm to 80cm, tapering angle 14°), and the second, in the horizontal plane (from 80cm to 200cm, tapering angle 18°). (B) Simulated bee's 3-D trajectory starting at initial coordinates $x_0 = 0.01$ m; $y_0 = 0.135$ m; $z_0 = 0.2$ m, and at the speed $Vx_{oSIMU} = 0.13$ m/s. The time markers are plotted every 250 ms. (C) Trajectory in the vertical plane (x, z). The time markers are plotted every 250 ms. (D) Trajectory in the horizontal plane (x, y). The time markers are plotted every 250 ms. (E) Ground speed Vx_{SIMU} profile generated by the ALIS model based on two optic flow regulators: this profile accounts very satisfactorily for the minimum section of the doubly-tapered tunnel shown below. (F) Minimum section of the doubly-tapered tunnel along the abscissa. Due to the design of the tunnel, the minimum section was encountered alternately in the horizontal plane (dash-dotted yellow line) and the vertical plane (magenta line).

sators) (Portelli *et al.*, 2010b): (i) a Proportional-Derivative (PD) controller in the positioning feedback loop (which is responsible for the sway and heave degrees of freedom), (ii) a Proportional-Integral (PI) controller in the speed feedback loop (which is responsible for the surge degree of freedom). But any kind of controller, including a simple proportional controller, would lead the simulated bee to adjust the ground speed proportionally to the tunnel's smaller cross-section in a similar manner, as long as it ensures dynamic stability of the feedback loop. In other words, the nature of the controller does not affect the basis of the OF regulation scheme (Ruffier and Franceschini, 2005; Portelli *et al.*, 2010b).

The optic flow sensors used in the present simulation (Figure 5.65) were based on a previously described fly-inspired "time of travel scheme" ((Pichon *et al.*, 1989; Franceschini *et al.*, 1992) (see also further details in Ruffier and Franceschini (2005)). Since the optic flow sensor was implemented here to operate inside a feedback loop (the optic flow regulator) about an angular velocity constant value (the optic flow set point), there is a sole requirement with respect to the optic flow sensor: its characteristic has to be a monotonic function of the angular velocity in the range about the optic flow set-point. Various optic flow sensor schemes give a monotonic characteristic curve, including that of correlation-type motion detectors (Reichardt, 1957, 1969), at least in a given range (Brinkworth and O'Carroll, 2009). In other words, the performances resulting from the use of optic flow regulators which are the basis of the ALIS model, do not depend on how the optic flow is assessed.

Analysis of the larger of the two optic flow sums showed that their variance was lower at an angle of 45° than at 90° . This suggests that optic flow information originating from frontal regions of the visual field contributes to improving the insects flight performances, as established by Baird *et al.* (2010). To make even better use of the present findings, it is proposed in the future to develop a more sophisticated ALIS model, in which the optic flows occurring in larger fields of view, including frontal optic flows, will be regulated and therefore kept constant. Frontal optic flow information has been previously used in robot design to solve obstacle avoidance problems (Pichon *et al.*, 1989; Franceschini *et al.*, 1992; Conroy *et al.*, 2009), ground

avoidance problems (Netter and Franceschini, 2002; Ruffier and Franceschini, 2003, 2008; Beyeler *et al.*, 2009), and speed control problems (Martin and Franceschini, 1994; Santos-Victor *et al.*, 1995).

As far as insects' flight control is concerned, the optic flow regulator concept has several advantages. It makes an insect automatically select both a safe speed and a safe position in the surrounding environment without any need for onboard ground speed sensors or range sensors whatsoever. The only sensors required are optic flow sensors, the output signal of which grows with the ground speed-to-ground height ratio. This control system also provides an interesting, robust and inexpensive means of piloting an aircraft or a spacecraft, as long as there are sufficiently large numbers of photons and contrasting features in the environment (Franceschini, 2009; Valette *et al.*, 2010).

Optic flow processing and visuomotor control systems in insects can be expected to match the natural motion signals triggered by flight in specific environments (Eckert and Zeil, 2001). Sensitivity to the dorsal optic flow can be said to meet ecological constraints. It enables flying honeybees to keep a safe speed while crossing complex foraging environments, where dorsally located objects abound and have to be sensed just as much as ventrally or laterally located objects. This is the case in particular whenever bees inspect dense patches of vegetation, flying under the foliage and flowers in search of nectar.

The cartoon-like tunnel experiments described here need to be extended to free 3-D space, real-life conditions and variously structured environments. Further studies are also required to test the relevance of our model in more natural environments and improve our understanding of insects flight control systems.

5.6 Acknowledgements

We thank J. Serres, T. Raharijaona, F. Expert and S. Viollet for their helpful comments and suggestions during this study, Y. Luparini, for building the doubly-tapered tunnel, M. Boyron for his expertise in electronics, François Vrignaud for taking the

supplemental photograph, Serge Dini (the beekeeper) for his expertise on honeybees and J. Blanc for improving the English manuscript. We are grateful to the two anonymous Referees and the academic Editor for their suggestions, which have greatly improved the manuscript. This research was supported by CNRS (Life Science; Information and Engineering Science and Technology), Aix-Marseille University, the French Defense Agency (DGA, 05 34 022), the French Agency for Research (ANR, EVA project), the European Space Agency (ESA) under contract n° 08-6303b and the European Commission via the CURVACE project. The project CURVACE acknowledges the financial support of the Future and Emerging Technologies (FET) program within the Seventh Framework Program for Research of the European Commission, under FETOpen grant number 237940.

Chapitre 6

Discussion et conclusion

Dans les études menées au cours de cette thèse, nous avons élaboré un modèle du contrôle du vol d'un insecte volant dans les trois dimensions de l'espace. En nous basant sur les résultats d'expériences comportementales antérieures et sur le principe de régulation du flux optique introduit précédemment par notre laboratoire, nous avons pu réunir en un seul et unique schéma fonctionnel les systèmes de contrôle de la position verticale, de la position latérale, et de la vitesse de l'insecte, caractérisant son vol dans les trois dimensions de l'espace. Les simulations que nous avons faites de ce modèle dans diverses conditions expérimentales nous ont permis d'en montrer la pertinence et la robustesse aux perturbations susceptibles de l'affecter. A partir de ce modèle, nous avons formulé un certain nombre de prédictions sur le comportement d'insectes volants, en particulier d'abeilles évoluant dans des conditions expérimentales spécifiques. Nous avons réalisé diverses expériences de comportement consistant à entraîner des abeilles à voler librement dans des tunnels de vol, dont la géométrie était à même de confronter le comportement de l'insecte aux prédictions du modèle. Nous avons montré que les comportements observés étaient en adéquation avec les prédictions du modèle proposé. Cette fidélité des comportements observés aux comportements engendrés par le modèle dans des conditions similaires, est un pas de plus vers la compréhension du traitement de l'information visuelle susceptible d'être mis en jeu au sein du système nerveux de l'insecte. Toutefois, ce modèle a ses limites car il ne sait rendre compte de tous les résultats expérimentaux observés, montrant ainsi la nécessité de continuer les investigations.

6.1 Le modèle ALIS : *Autopilot using an Insect based vision System*

En se basant sur des observations et des résultats antérieurs sur le contrôle du vol chez les insectes, nous avons établi un schéma de contrôle apte à rendre compte des divers principes utilisés par ces insectes volants pour se déplacer dans les trois dimensions de l'espace dans un environnement contraint tel qu'un tunnel.

Le modèle ALIS (Portelli *et al.*, 2010b) utilise des capteurs visuels de mouvement appelés « Détecteurs Élémentaires de Mouvements » (DEMs), véritables capteurs de flux optique, qui évaluent le flux optique de translation. Leur principe repose sur le « temps de passage » (Blanes, 1986; Franceschini *et al.*, 1986, 2009). L'idée directrice était de simplifier au maximum le traitement de l'information de flux optique en ne prenant en compte qu'un nombre limité de capteurs de flux optique. Le modèle s'appuie donc sur la perception et la mesure du flux optique dans seulement quatre zones du champ visuel : ventrale, dorsale et latérales (gauche et droite). Le point commun aux études comportementales que nous avons menées chez l'abeille quant au contrôle visuel du vol est la mise en évidence d'un maintien à une valeur particulière du flux optique perçu. Cette valeur de flux optique est maintenue par l'abeille en agissant sur des paramètres de vol tels que la distance aux objets et/ou la vitesse d'avance. En ingénierie, un système maintenant une grandeur mesurée à une valeur préférée (ou valeur de consigne), s'appelle *un régulateur*, dont maints exemples sont connus dans notre quotidien : régulateur de température ou de vitesse, basés respectivement sur un capteur de température ou de vitesse. Dans le cas présent, il s'agit d'un régulateur de flux optique, dont le fonctionnement exige un véritable capteur de flux optique. Ce principe du *régulateur de flux optique*, maintenant le flux optique mesuré à une valeur de consigne, a déjà permis de modéliser avec succès le système de contrôle visuo-moteur de l'abeille et de faire la démonstration de son efficacité sur des robots aériens, aussi bien pour le contrôle de la hauteur de vol (hauteur-sol) au dessus d'un terrain plat ou incliné, incluant les manœuvres de décollage et d'atterrissage (OCTAVE : Ruffier and Franceschini, 2003, 2004, 2005; Franceschini *et al.*, 2007) que pour le

contrôle conjoint de la position latérale et de la vitesse d'avance dans un couloir (LORAIN : Serres *et al.*, 2008a).

Il a par ailleurs été montré que ces systèmes de contrôle étaient capables de rendre compte de plusieurs comportements observés chez divers insectes, comme par exemple le suivi de terrain, l'atterrissage à angle constant (Franceschini *et al.*, 2007), ainsi que les comportements de centrage, de suivi de paroi, et d'ajustement de la vitesse de l'abeille dans un couloir (Serres *et al.*, 2008b).

La conception du modèle ALIS a résulté de la fusion de ces deux précédents systèmes de régulation pour donner naissance à un nouveau système de régulation combinant les contrôles de la position dans les plans verticaux et horizontaux, et de la vitesse, permettant l'accès au contrôle du vol dans les trois dimensions de l'espace. ALIS est basé sur un système visuel minimaliste, composé de huit pixels seulement, ne formant donc au total que quatre détecteurs élémentaires de mouvement, qui perçoivent et mesurent le flux optique de translation dans des directions précises du champ visuel. Le cœur du modèle ALIS est composé de deux boucles de régulation fonctionnant en parallèle mais de façon interdépendante. La première boucle contrôle deux degrés de liberté, à savoir la position verticale ou horizontale (y et z). La seconde boucle de régulation contrôle un autre degré de liberté, à savoir la vitesse d'avance (dx/dt). Chacune de ces deux boucles de régulation a pour but de maintenir le flux optique mesuré égal à une valeur de consigne, minimisant à chaque instant l'erreur en agissant sur des paramètres de vol précis. La clé du principe proposé réside dans les critères choisis pour l'intégration des flux optiques mesurés dans le but de contrôler la position et la vitesse d'avance. Cette séparation du contrôle de la position (dans les plans horizontal et vertical) et du contrôle de la vitesse, est une hypothèse nouvelle.

6.1.1 Le contrôle de la position : position latérale et hauteur sol

Dans les années 90, Srinivasan et ses collaborateurs (Kirchner and Srinivasan, 1989; Srinivasan *et al.*, 1996) entraînent des abeilles à voler dans un couloir étroit (12 cm

de largeur), dont les murs étaient tapissés de contrastes périodiques. Ils observèrent que les abeilles volaient suivant la ligne médiane du couloir ("centering response"). Lorsqu'il mirent en mouvement l'un des deux murs, dans le but de modifier unilatéralement le flux optique perçu par l'abeille, ils constatèrent que l'abeille réajustait sa position latérale en conséquence, comme si elle cherchait à équilibrer les flux optiques droit et gauche. Ils montrèrent ainsi clairement que l'abeille était sensible aux flux optiques perçus dans les régions latérales de leur champ visuel pour ajuster sa position latérale. Plus tard, Serres et ses collaborateurs (Serres *et al.*, 2008b) entraînèrent des abeilles à voler dans un couloir beaucoup plus large ($\sim 1\text{m}$ de largeur) dont les murs étaient tapissés de contrastes périodiques. Ils observèrent alors que la position latérale de vol de l'abeille dépendait de sa position d'entrée dans le tunnel. Lorsque l'abeille entrait au centre du couloir, sa trajectoire moyenne était assurément centrée. Mais lorsqu'elle entrait à proximité de l'un des deux murs (gauche ou droit), elle volait en moyenne à proximité du mur correspondant, manifestant donc plutôt un comportement de "suivi de mur" qu'un comportement de "centrage".

D'une manière générale, on a donc observé que les abeilles avaient tendance à suivre une paroi, que ce soit le sol (Franceschini *et al.*, 2007) ou bien un mur (Serres *et al.*, 2008b). Dans le large couloir de vol, l'abeille tend à suivre le mur le plus proche de son entrée (Serres *et al.*, 2008b; Portelli *et al.*, 2010a). Que se passe-t-il du point de vue du flux optique lorsque l'abeille entre dans la chambre de vol à proximité d'une paroi? En considérant la vitesse d'avance de l'abeille ainsi que ses distances respectives aux surfaces contrastées disponibles, la surface la plus proche génère le flux optique le plus grand parmi les "flux optiques disponibles" sur toute la sphère visuelle. Si l'abeille poursuit sa course à vitesse constante, et si elle maintient ce plus grand flux optique égal à une certaine valeur (valeur "préférée" ou "de confort"), alors elle maintiendra automatiquement une distance constante vis-à-vis de cette surface, une sorte de "distance de sécurité". La boucle de contrôle de position du modèle ALIS prend ainsi en compte la valeur la plus élevée du flux optique perçu parmi toutes les valeurs de flux optique mesurées. Le système réagit alors de manière à maintenir cette valeur de flux optique le plus près possible d'une valeur de consigne, la valeur

"préférée", qui est d'environ $300^\circ/s$ d'après la littérature. Si la vitesse d'avance est constante, une abeille virtuelle équipée du pilote automatique ALIS va suivre la plus proche surface, indépendamment des conditions initiales, que cette surface soit un mur, le sol, ou le plafond (Chap.2, Portelli *et al.* (2010b)), en maintenant le plus grand des flux optiques perçus égal à la valeur de consigne.

En pleine nature, lors de déplacements dans des espaces ouverts, il n'est pas rare d'avoir des régions entières du champ visuel où le flux optique perçu est très faible, voire inexistant. Comment réagit l'abeille à une perte de flux optique dans son champ visuel? Heran and Lindauer (1963) entraînèrent des abeilles à récolter de la solution sucrée d'un nourrisseur déposé au delà d'un lac. Ils observèrent qu'au retour de cette source de nourriture les abeilles perdaient irrémédiablement de l'altitude et finissaient par culbuter à la surface du lac lisse comme un miroir. Les auteurs n'observaient plus ces crashes d'abeille lorsque la surface de l'eau était ridée par le vent ou bien lorsqu'ils installaient à la surface de l'eau un pont flottant, riche en motifs contrastés. Une surface d'eau parfaitement calme ne donne lieu à aucun contraste perceptible et ne génère donc aucun flux optique. De ce fait, l'abeille en voulant maintenir son flux optique ventral à une certaine valeur décroît irrémédiablement sa hauteur-sol pour restaurer ce flux optique ventral manquant, et se retrouve ainsi dans l'eau. Dans le contrôle de la hauteur de vol, le flux optique ventral semble être nécessaire. Si l'on introduit dans le modèle ALIS un tel déficit de flux optique ventral et si nul autre flux optique n'est alors disponible, le système réduit inévitablement la hauteur de vol jusqu'à production d'un crash. En effet, le système ne reposant pour son fonctionnement que sur la mesure du flux optique, il ne peut résoudre le problème si cette mesure vient à manquer, comme c'est le cas pour l'abeille volant au dessus d'une eau dormante. Dans les expériences de Serres *et al.* (2008b) où les abeilles étaient entraînées à pénétrer dans un large couloir et présentaient lors des tests subséquents un comportement de suivi du mur, il a été montré que les abeilles poursuivaient leur trajectoire jusqu'à la source de nourriture, même si le mur opposé était retiré. Dans ce cas, par conséquent, l'absence de flux optique dans une partie du champ visuel ne perturbait aucunement la trajectoire des abeilles. Le modèle ALIS permet d'expliquer

ce résultat. C'est en effet le mur le plus proche de l'abeille qui génère le flux optique le plus élevé. Équipée d'ALIS, l'abeille va maintenir ce flux optique à la valeur préférée, indépendamment de la présence ou de l'absence du flux optique dans le champ visuel opposé. En maintenant constant ce flux optique le plus élevé, elle va, de ce fait, garder une certaine distance au mur et le suivre. Ainsi donc, le modèle ALIS, de par son principe de régulation du flux optique le plus élevé présent dans le champ visuel total, devient robuste à l'absence de flux optique dans une partie du champ visuel. En simulation, le modèle ALIS engendre bien un comportement de suivi de mur robuste à l'absence de mesure du flux optique dans une partie du champ visuel (Portelli *et al.*, 2010b), de manière tout à fait similaire à ce qui a été observé chez les abeilles (Serres *et al.*, 2008b). Ce modèle permet à l'abeille de conserver une "distance de sécurité" par rapport aux objets (murs), et ce sans qu'elle ait besoin de mesurer les distances. La seule mesure du flux optique lui permet de produire ce comportement sécuritaire.

6.1.2 Le contrôle de la vitesse

Dans les années 90 encore, Srinivasan et ses collaborateurs (Srinivasan *et al.*, 1996) observèrent que des abeilles, entraînées à voler dans un couloir fuselé, ralentissaient en s'approchant de la constriction, puis ré-accéléraient une fois passée cette constriction. Ils en conclurent que ce comportement ne pouvait être que le résultat du maintien à une valeur constante du flux optique global (gauche + droit) perçu par l'abeille. Mais cela ne disait rien de la manière dont pourrait procéder l'abeille pour maintenir ce flux optique constant. Des expériences récentes (Baird *et al.*, 2005, 2006; Barron and Srinivasan, 2006) ont par ailleurs montré que dans le contrôle de la vitesse de l'abeille étaient impliqués non seulement les flux optiques latéraux mais aussi le flux optique ventral. Ces auteurs ont en effet observé que l'abeille volait à une vitesse plus grande (et à une hauteur plus faible) lorsque le sol du tunnel présentait des contrastes engendrant peu de flux optique ventral.

Dans le modèle ALIS, il existe une boucle de régulation pilotant la vitesse, qui entre en jeu parallèlement à la boucle de régulation pilotant la position. Comment définir

le critère adéquat permettant ce pilotage de vitesse? Si l'on essaye de formaliser le principe sous-jacent au maintien du flux optique global dans l'expérience de Srinivasan *et al.* (1996), cela revient à vouloir maintenir constante la somme des flux optiques engendrés dans le plan horizontal, en d'autres termes, à réguler la somme des flux optiques gauche et droit. Comme le flux optique ventral semble aussi jouer un rôle important dans le pilotage de la vitesse, nous avons émis l'hypothèse que le pilotage de vitesse observé dans le plan horizontal (Srinivasan *et al.*, 1996), pouvait pareillement s'appliquer dans le plan vertical et selon le même principe. De ce fait, le critère commandant la vitesse dans le modèle ALIS repose sur une comparaison entre deux sommes de flux optique : la somme des flux optiques perçus dans les champs visuels latéraux (flux optique gauche + flux optique droit) et la somme des flux optiques perçus dans les champs visuels verticaux (flux optique ventral + flux optique dorsal). On émet donc ici l'hypothèse nouvelle que le flux optique dorsal jouerait lui aussi un rôle dans le contrôle de la vitesse de vol de l'insecte. C'est la valeur la plus élevée des deux sommes en question qui serait sélectionnée, le but du système étant de maintenir à une grandeur constante cette valeur la plus élevée. On démontre que, si l'on applique le principe de régulation du flux optique pour le positionnement (i.e., si le flux optique généré dans une portion du champ visuel est maintenu constant), le fait de maintenir constante la plus grande somme des flux optiques d'un même plan ("gauche+droit" ou "ventral+dorsal") aura pour conséquence une relation de proportionnalité entre la vitesse de vol et la taille de la section locale du tunnel de vol (Serres *et al.*, 2008a). Plus la section de tunnel sera étroite, plus la vitesse d'avance sera faible, que cette section concerne le plan horizontal ou le plan vertical. En d'autres termes, le modèle ALIS permettrait de piloter la vitesse d'avance en fonction de la plus petite section d'un tunnel, qu'elle soit horizontale ou verticale. En simulation, le modèle ALIS exhibe des comportements de pilotage de vitesse très similaires à ceux observés chez les abeilles en vol libre (Srinivasan *et al.*, 1996; Portelli *et al.*, 2010b)

Ce principe a pour effet bénéfique de générer à tout instant une "vitesse d'avance de sécurité", qui est tout simplement proportionnelle aux dimensions locales de l'environnement. Et ce encore, sans qu'il soit besoin pour l'abeille de mesurer ni sa vitesse

d'avance (vitesse-sol) ni aucune distance aux murs, ni la largeur du couloir, simplement sur la base de mesures de flux optique.

6.2 Le contrôle du vol chez l'insecte : hauteur et vitesse de vol

On sait depuis soixante ans que les insectes volants utilisent le flux optique généré par leur mouvement propre pour naviguer dans leur environnement (Kennedy, 1951). Pour contrôler leur vol, c'est-à-dire, dans le cas qui nous intéresse ici, pour ajuster leur vitesse de vol et éviter les obstacles présents dans leur environnement, les insectes se basent sur des informations visuelles et en particulier sur le *flux optique de translation* engendré par leur propre déplacement dans les airs. Comme le traitement de l'information relatif à la sphère toute entière du champ visuel est difficilement accessible de façon directe, nous avons concentré nos réflexions sur certaines zones particulières du champ visuel, aptes à générer un important flux visuel translationnel. Notre étude s'est donc portée sur l'implication spécifique des champs visuels latéraux, ventraux et dorsaux dans le contrôle de la position latérale, de la hauteur-sol et de la vitesse d'avance de l'insecte. L'étude a permis d'établir un diagramme fonctionnel concret du système visuo-moteur, dans lequel sont précisées les variables mesurées et les variables contrôlées par l'insecte ainsi que la logique entre perception et action.

6.2.1 Le contrôle de la hauteur : le flux optique ventral

La question du contrôle de la hauteur de vol chez l'insecte a été abordée dans un grand nombre d'études (Kennedy, 1951; Kuenen and Baker, 1982; Srinivasan *et al.*, 1996; Fadamiro *et al.*, 1998; Srinivasan *et al.*, 2000; Franceschini *et al.*, 2007). De ces études réalisées chez diverses espèces d'insectes, le dénominateur commun est le maintien du flux optique *ventral* à une certaine valeur de confort. Des études chez l'abeille ont confirmé récemment ce rôle particulier du flux optique ventral dans le contrôle du vol (Srinivasan *et al.*, 1996, 2000; Baird *et al.*, 2006; Barron and Srinivasan,

2006). Dans cette dernière étude, les auteurs ont entraîné des abeilles à voler dans un tunnel dont le sol était recouvert soit de motifs *transversaux* générant un flux optique important, soit de motifs *axiaux* générant peu de flux optique, soit encore d'un motif homogène ne générant pratiquement aucun flux optique. Les auteurs ont observé que l'abeille volait en moyenne à une hauteur plus faible et à une vitesse plus grande quand le sol du tunnel présentait des motifs générant peu ou pas de flux optique. Ainsi, certaines questions peuvent se poser : Comment l'abeille agit-elle pour maintenir constant le flux optique ventral perçu ? Le principe de la régulation du flux optique peut-il s'appliquer, montrant ainsi la pertinence du modèle ALIS ? Les contrôles de hauteur et de vitesse sont-ils indépendants ou interdépendants ?

Pour tenter d'apporter des réponses à ces questions, nous avons entraîné des abeilles à voler dans un tunnel étroit et haut, dont une partie du sol pouvait être mise en mouvement dans le sens du vol (Chap.3, Portelli *et al.* (2010a)). Le mouvement du sol perturbe inévitablement le mouvement relatif entre l'abeille et le sol. Plus précisément, il diminue la vitesse-sol, et par conséquent le flux optique ventral. L'idée était donc d'observer la réaction et les modifications dans la trajectoire des abeilles lorsque le sol était mis en mouvement. Si l'abeille tente de maintenir constant le flux optique ventral qu'elle perçoit, va-t-elle voler plus rapidement ou bien volera-t-elle plutôt à plus faible hauteur ? Ou bien encore, comme cela avait été observé auparavant dans le cas d'une diminution des indices de flux optique ventral (Barron and Srinivasan, 2006), volera-t-elle à la fois plus rapidement et à une hauteur plus faible ?

Nous avons clairement observé que les abeilles entraînées à voler dans ce tunnel volaient progressivement plus bas, dès qu'elles survolaient la partie du sol en mouvement (dans le sens du vol) et conservaient pratiquement la même vitesse qu'elles avaient lorsqu'elles survolaient la partie fixe du sol. En se rapprochant progressivement du sol en mouvement, l'abeille tendait à restaurer le flux optique généré par le sol, jusqu'à ce que ce flux atteigne progressivement une valeur comparable à celle perçue au dessus du sol stationnaire. Le fait de restaurer une variable à sa valeur initiale à la suite d'une perturbation est la réponse typique d'un système de contrôle à rétroaction appelé *régulateur*. L'hypothèse d'un régulateur de flux optique ventral peut

donc ici s'appliquer et expliquer le comportement observé chez les abeilles. Indépendamment du mécanisme neurologique sous-jacent, l'étude a montré pour la première fois l'implication directe du flux optique ventral dans le contrôle de la hauteur de vol chez l'abeille. En outre, ces résultats ont montré que l'abeille était capable d'ajuster sa hauteur de vol tout en gardant constante sa vitesse-sol, alors que dans les résultats de Barron and Srinivasan (2006) hauteur-sol et vitesse-sol semblaient varier de pair. Ce constat va dans le sens du modèle ALIS, où position et vitesse sont pilotées par deux boucles de régulation distinctes opérant en parallèle. Dans le modèle ALIS, la vitesse d'avance est contrôlée par un régulateur de flux optique qui s'efforce de garder constante la somme la plus élevée des flux optiques opposés ("gauche+droit" ou "ventral+dorsal"). Cette somme maximale va correspondre à la section locale la plus étroite (section horizontale ou section verticale) du tunnel. Comme dans le tunnel utilisé ici la section la plus étroite est la section horizontale tout au long du tunnel (largeur 25cm), la somme la plus élevée des flux optiques est constamment la somme des flux "gauche + droit". Dans ces conditions, le modèle ALIS prédit que la vitesse d'avance sera pilotée par cette somme des flux optiques latéraux, indépendamment de la mise en mouvement ou non du sol. En d'autres termes, l'abeille devrait garder une vitesse constante tout au long du tunnel. Et c'est effectivement ce qu'on observe chez les abeilles en vol libre dans le tunnel. Ce principe de régulation du flux optique ventral pour le contrôle de la hauteur est-il conservé chez d'autres espèces d'insectes volants? Récemment, Straw *et al.* (2010) ont étudié le contrôle de l'altitude chez la drosophile. Ils ont enregistré et étudié la trajectoire 3D de drosophiles en vol libre dans un tunnel de vol. Sur les murs et sur le sol de leur dispositif, divers types de motifs pouvaient être projetés et mis en mouvement afin de créer certaines perturbations dans le champ visuel de l'insecte. En particulier, des motifs étaient projetés sur les murs, créant une sorte de ligne d'horizon. Les auteurs observèrent que les drosophiles avaient tendance à établir leur altitude de vol au niveau de cette "ligne d'horizon", un comportement qui ne semblait pas être affecté par la présence, sur le sol du dispositif, de motifs convergents ou en expansion. Les auteurs en déduisirent que la drosophile utilisait de façon préférentielle les *indices d'horizon* pour ajuster sa

propre hauteur de vol et qu'en présence de tels indices elle ne régulait donc pas le flux optique ventral. Dans nos expériences, ces indices visuels horizontaux étaient absents. Néanmoins, il est fort probable que la régulation du flux optique ventral fonctionne chez la drosophile comme chez l'abeille, et que l'insecte bascule sur une procédure de suivi d'indices horizontaux dès que ceux-ci sont présents.

Par ailleurs, compte tenu de l'histoire de l'évolution des insectes et de leurs divers habitats, on pourrait s'attendre à ce que diverses espèces utilisent différentes stratégies pour le contrôle de leur vol. Dans cette expérience, la drosophile semble clairement utiliser d'autres indices visuels disponibles pour contrôler son vol. Il est plausible que durant son évolution, la drosophile ait eu le "temps" de développer des stratégies de contrôle du vol plus fines, en relation avec son habitat spécifique : stratégies qui peuvent différer de celles des abeilles, par exemple. Il serait intéressant de tester des abeilles en vol libre dans un dispositif analogue à celui de Straw *et al.* (2010) pour tester si elles peuvent aussi utiliser ou non, ces indices visuels de ligne d'horizon pour contrôler leur vol.

6.2.2 Le contrôle de la hauteur : le flux optique dorsal

L'importance des flux optiques perçus dans les champs visuels latéraux et ventraux dans le contrôle du vol, que ce soit pour le positionnement (position latérale, hauteur de vol) ou pour la vitesse d'avance, semble réelle et indiscutable. Cependant, quand un insecte se déplace, ces stimulations de flux optique vont se faire sur toute la sphère du champ visuel, y compris dans sa partie dorsale quand l'insecte navigue dans un environnement encombré. Par exemple, une abeille butineuse peut être amenée à voler dans un sous-bois pour rejoindre une source de nourriture. Le flux optique dorsal est-il pris en compte pour le contrôle du vol ? Si oui, comment va-t-il être utilisé, notamment dans le contrôle de la hauteur de vol ? Dans la littérature, il existe très peu d'études sur l'implication et le rôle du flux optique dorsal. Dans l'étude menée par David (1982), l'auteur faisait voler des drosophiles dans un tunnel (*barber-pole*) dont toute la surface interne était tapissée de contrastes. Ainsi, les insectes percevaient

un flux optique sur tout le pourtour de leur champ visuel, englobant donc aussi sa partie dorsale. Il observa que ces insectes agissaient sur leur vitesse d'avance afin de maintenir le défilement angulaire des contrastes à une valeur de confort. Plus tard, Vickers and Baker (1994) ont fait voler des papillons mâles (*Heliothis virescens*) dans un tunnel, attirés par un flux de phéromones femelles. L'intérieur de ce tube était tapissé de divers motifs générant un flux optique faible ou important dans des régions spécifiques du champ visuel : ventrale, dorsale, latérales. L'idée était d'étudier l'effet de la présence ou de l'absence de flux optique généré dans ces parties du champ visuel sur la capacité des papillons à rallier l'extrémité du tunnel. Les auteurs observèrent notamment que lorsque les motifs étaient présents seulement dans la partie dorsale de leur champ visuel, au moins 35% des papillons mâles étaient capables d'atteindre l'extrémité du tunnel. Une valeur très proche des performances (30 à 40%) observées lorsque les motifs n'étaient présents que dans la partie ventrale du champ visuel. Ce résultat montre que la seule présence d'indices de flux optique dans le champ visuel *dorsal* suffirait à l'insecte pour contrôler son vol, au même titre que les indices de flux optique pouvant être présent dans son champ visuel *ventral*.

Dans le modèle ALIS (Chap.2, Portelli *et al.* (2010b)) élaboré au cours de cette thèse, le positionnement dans l'espace est piloté par un régulateur de flux optique qui tend à maintenir à une valeur constante le flux optique le plus élevé perçu dans quatre directions principales : à gauche, à droite, en bas, en haut. Ainsi, nous avons implicitement considéré que le flux optique dorsal pouvait jouer un rôle, au même titre que les flux optiques ventral et latéraux. Si un obstacle venait à se présenter dans le champ visuel dorsal, l'insecte devrait l'éviter comme il le ferait si cet obstacle apparaissait dans les champs visuels ventral ou latéraux. En simulation, le modèle ALIS tient compte à part entière de ce flux optique dorsal, qui participe donc lui aussi au contrôle de la position verticale, donc de la hauteur de vol (Chap.2) (Portelli *et al.*, 2010b), et permet d'engendrer un comportement de « suivi de plafond » similaire au suivi du sol ou des murs. La question s'est posée alors de savoir si les abeilles pourraient utiliser ce flux optique dorsal pour contrôler leur vol, notamment leur hauteur-sol. Pour apporter une première réponse à cette question, nous avons en-

traîné des abeilles à voler librement dans un tunnel équipé d'un faux-plafond dans sa deuxième moitié (Chap.4). Ce tunnel offrait deux configurations : une première dans laquelle le faux-plafond était en place, donnant une hauteur de plafond constante tout au long du tunnel, et une deuxième dans laquelle le faux-plafond de la deuxième moitié était retiré, laissant place à un plafond plus élevé qui apparaissait à l'abeille comme une soudaine "marche" vers le haut. Lors de l'entraînement des abeilles à récolter de la solution sucrée au fond du tunnel, le faux-plafond était toujours en place. L'entrée du tunnel se faisait soit à proximité du sol, soit à proximité du plafond, selon le groupe expérimental. A la fin de l'entraînement, les trajectoires individuelles d'abeilles étaient enregistrées dans la configuration à hauteur de plafond constante ainsi que dans la configuration présentant la marche vers le haut. Les abeilles entraînées à pénétrer dans le couloir à proximité du plafond suivaient ce plafond tout au long du tunnel en maintenant une certaine distance de suivi. Lorsque le faux-plafond était retiré, ces mêmes abeilles accroissaient leur hauteur de vol jusqu'à suivre le plafond à une distance de suivi voisine de la précédente. Ces résultats montrent que l'abeille peut exploiter le flux optique dorsal pour contrôler sa position verticale et suivre ainsi un plafond, à la manière des suivis de sol ou de murs déjà observés. Cette observation va dans le sens prédit par le modèle ALIS, notamment quant à l'importance du flux optique dorsal. Les abeilles entraînées à pénétrer à proximité du sol suivaient le sol tout au long du tunnel, indépendamment de la présence ou de l'absence de la marche du plafond vers le haut.

Au delà de ce comportement de suivi de sol et de plafond, les abeilles ont révélé un fait intéressant, apte à montrer les limites du modèle ALIS. Il s'agit du comportement d'abeilles entraînées à pénétrer dans le tunnel à proximité du plafond, lorsqu'on les teste en les faisant pénétrer par l'entrée opposée, c'est-à-dire proche du sol. Si l'on s'en tient au modèle ALIS, l'abeille devrait suivre la paroi générant le flux optique le plus élevé au moment de l'entrée dans le tunnel, en d'autres termes le sol. Or, ces abeilles modifient leur trajectoire et volent plus haut jusqu'à atteindre une distance par rapport au plafond équivalente à celle observée durant l'entraînement. De même, pour les abeilles entraînées dans la condition opposée : les abeilles entraînées à entrer

à proximité du sol, une fois entrées proche du plafond, descendent jusqu'à atteindre une distance par rapport au sol équivalente à celle observée durant leur entraînement. Ici, les abeilles ne vont pas simplement suivre la paroi générant le flux optique le plus élevé au moment de leur entrée dans le tunnel ; elles vont rechercher et suivre la paroi qu'elles suivaient durant leur entraînement, et cela indépendamment de la position de leur entrée lors du test. Il semblerait donc qu'au-delà de la part "réflexe" dans le contrôle du vol et l'évitement d'obstacles chez l'abeille, l'expérience et l'apprentissage jouent un rôle important. Ce point, discuté un peu plus loin (paragraphe 6.3.3), confère une limite au modèle ALIS mais offre de nouvelles et intéressantes perspectives pour le contrôle du vol basé sur le flux optique.

6.2.3 Le contrôle de la vitesse

Un insecte évoluant dans son environnement va devoir non seulement ajuster son positionnement dans les trois dimensions de l'espace pour garder une distance de sécurité vis-à-vis des objets environnants, mais aussi sa vitesse de déplacement. La question de savoir comment les insectes et l'abeille en particulier utilisent le flux optique pour contrôler leur vitesse de vol a été abordée dans de nombreuses études (Srinivasan *et al.*, 1996; Baird *et al.*, 2005, 2006; Barron and Srinivasan, 2006), mettant en avant un rôle prépondérant des flux optiques perçus dans les champs visuels ventral et latéraux.

Dans le modèle ALIS (Chap.2, Portelli *et al.* (2010b)), nous avons émis l'hypothèse que cette vitesse d'avance pouvait être pilotée par un régulateur de flux optique ayant pour seul but de maintenir à une valeur constante la plus grande des sommes des flux optiques horizontaux ("gauche+droit") ou verticaux ("ventral+dorsal"). Le fait de maintenir la plus grande somme des flux optiques d'un même plan ("gauche+droit" ou "ventral+dorsal") a pour conséquence l'apparition d'une relation de proportionnalité entre la vitesse et la section d'un tunnel (Serres *et al.*, 2008a). La vitesse d'avance est d'autant plus faible que la section du tunnel est étroite, que cette section soit dans le plan horizontal ou dans le plan vertical. En d'autres termes, le modèle ALIS

permettrait de piloter la vitesse d'avance dans un tunnel en fonction de la plus petite section de ce tunnel. Pour vérifier si les abeilles pilotent effectivement leur vitesse d'avance selon ce principe, nous les avons soumises à des perturbations du flux optique dans l'ensemble de leur champ visuel, donc aussi bien dans le plan horizontal que dans le plan vertical. Pour ce faire, nous avons entraîné des abeilles à voler dans un tunnel présentant deux rétrécissements successifs : le premier dans le plan vertical, le second dans le plan horizontal. Si l'abeille utilisait une stratégie de contrôle de la vitesse équivalente à celle mise en jeu dans le modèle ALIS, elle devrait ajuster sa vitesse d'avance dans les deux rétrécissements, donc ralentir dans le rétrécissement vertical et aussi lors du rétrécissement horizontal, ces divers ralentissements devant suivre le profil de la section minimale du tunnel.

Quel est le comportement des abeilles dans ce tunnel particulier ? Nous avons observé que les abeilles, en moyenne, ralentissaient à l'approche du rétrécissement vertical, mais aussi à l'approche du rétrécissement horizontal. Ces observations sont en accord avec les résultats obtenus par Srinivasan *et al.* (1996), mais ils se voient ici étendus au plan vertical. A l'entrée du tunnel, la section horizontale est inférieure à la section verticale. Du fait du rétrécissement dans le plan vertical, cette section verticale se réduit jusqu'au moment précis où elle devient inférieure à la section horizontale. C'est à cet endroit particulier que l'abeille commence à ajuster sa vitesse. De la même façon, un peu plus loin dans le tunnel, du fait du rétrécissement horizontal, la section horizontale va se réduire jusqu'à devenir inférieure à la section verticale. A nouveau, l'abeille commence à ajuster sa vitesse seulement à partir de cet endroit précis. En d'autres termes, l'abeille ne semble pas ajuster sa vitesse simplement sur la présence (ou non) de rétrécissements, elle semble au contraire l'ajuster en fonction de la section minimale qui prévaut à chaque instant. Le profil des variations de vitesse des abeilles enregistrées lors de cette expérience coïncide avec le profil de la section minimale tout au long du tunnel. Quel va être le lien entre ces variations de la section minimale du tunnel et l'ajustement de la vitesse ? Ces variations de la section minimale tout au long du tunnel, entraînent des variations de flux optique, notamment des variations dans les sommes des flux optiques d'un même plan (plan horizontal :

"gauche+droit", plan vertical : "ventral+dorsal"). Quand, par exemple, la section verticale devient inférieure à la section horizontale, la somme des flux optiques dans le plan vertical ("ventral+dorsal") devient supérieure à la somme des flux optiques dans le plan horizontal ("gauche+droit"). Si l'on regarde plus en détails la variation de cette somme la plus élevée des flux optiques, elle est globalement maintenue à une valeur constante. Si l'abeille n'ajustait pas sa vitesse, la variation de cette somme la plus élevée des flux optiques serait beaucoup plus importante. Srinivasan *et al.* (1996) ont montré que dans un tunnel fuselé horizontalement les abeilles ralentissaient en approchant du point de constriction maximale et accéléraient lorsque le tunnel s'élargissait de nouveau. Ces auteurs émirent l'hypothèse que les abeilles maintenaient constant un flux optique global, mesuré dans le plan horizontal, pour ajuster leur vitesse d'avance. Nous avons étendu cette hypothèse au plan vertical, en montrant que les abeilles ajustaient leur vitesse en fonction de la somme la plus élevée des flux optiques d'un même plan, que celui-ci soit horizontal ou vertical.

6.3 Les limites du modèle ALIS

Bien que le modèle ALIS élaboré à partir de résultats antérieurs d'expériences comportementales sur le contrôle du vol des insectes semble décrire de façon pertinente les traitements qui pourraient avoir lieu au sein du système nerveux de ces insectes, des limitations existent. Ces limitations peuvent s'expliquer par la démarche même de développement de notre modèle ALIS. L'idée directrice était pour nous d'accéder à la compréhension des divers traitements de l'information visuelle de la façon la plus simple, en tentant d'identifier les pré-requis suffisants et nécessaires pour engendrer un comportement semblable à celui des insectes. La force du modèle proposé est de pouvoir, malgré sa simplicité, rendre compte fidèlement d'un grand nombre de comportements observés chez les insectes. Nous analysons maintenant les limites de ce modèle et la nécessité de faire intervenir un aspect cognitif.

6.3.1 Un modèle dynamique simplifié

La façon dont les insectes contrôlent leur vol ne dépend pas seulement de l'utilisation de l'information dont ils disposent dans l'environnement, mais aussi des moyens physiques qu'ils mettent en œuvre pour agir sur leur vol. Les dynamiques complexes mises en jeu dans le vol des insectes sont loin d'être élucidées. De nombreux couplages existent qui rendent le système difficile à décrire en termes de dynamiques linéaires simples. Tout mobile aérien ou aquatique, qu'il soit actif ou passif, possède à la base six degrés de liberté : trois de translation (selon x, y, z), et trois de rotation (selon θ, ϕ, ψ). Le modèle ALIS restreint le mouvement de l'insecte à trois degrés de liberté seulement : l'insecte est censé se mouvoir en translation seulement dans les trois directions de l'espace x,y,z . Loin d'être arbitraire, cette hypothèse d'une navigation par translation est largement étayée par les résultats obtenus chez de nombreux insectes, y compris l'abeille. Chez d'autres insectes tels que la mouche, on a pu montrer que la navigation se faisait par éléments de translation pure durant quelques centaines de millisecondes, auxquels pouvaient succéder des rotations à très haute vitesse angulaire, appelées saccades (Wagner, 1986; Schilstra and van Hateren, 1999). Ainsi nous avons défini une "dynamique d'avance" traduisant la translation de l'insecte vers l'avant, une "dynamique latérale" traduisant ses glissades vers la droite ou vers la gauche, et une "dynamique verticale" traduisant ses translations suivant l'axe vertical. Le modèle dynamique utilisé ici se résume donc simplement à des déplacements en translation selon les trois axes x,y,z , le minimum nécessaire pour évoluer dans les trois dimensions.

Le fait de ne pouvoir se déplacer que suivant ces trois axes appauvrit sans doute la richesse des comportements possibles. En pleine nature, les insectes volants ne se déplacent pas uniquement suivant des translations, mais décrivent aussi des rotations comme les comportements de saccades observées chez la mouche (Schilstra and van Hateren, 1999; Boeddeker *et al.*, 2003). Dans le but de se rapprocher des capacités du vivant, il serait intéressant de pouvoir intégrer dans le modèle ALIS des dynamiques de rotation, telles que la dynamique de lacet par exemple. Rajouter ces dynamiques

de rotations enrichiraient les comportements possibles.

6.3.2 Un système visuel simplifié

Le système visuel utilisé dans le modèle ALIS fut construit de la façon la plus simple possible. Il n'est composé que de quatre yeux élémentaires regardant chacun dans une direction et mesurant le flux optique généré dans ces petites régions de l'espace : à gauche, à droite, vers le bas, vers le haut. Chaque œil est lui même composé d'une lentille et de deux photodiodes transmettant leurs deux signaux visuels à un seul DEM. Bien que ce système visuel soit basé sur le principe de fonctionnement de la vision des insectes, il n'en demeure pas moins minimaliste puisque l'œil d'un insecte comporte non pas 4 mais plutôt 10^2 à 10^4 ommatidies, couvrant l'espace visuel de manière panoramique. Si ce minimalisme est intéressant pour comprendre les bases de l'utilisation du flux optique dans le contrôle du vol chez les insectes, il devient rapidement une limite dans le panel des comportements possibles. Par exemple, il serait assurément difficile d'éviter les obstacles frontaux avec seulement quatre yeux orientés sur les côtés. En pleine nature, les insectes peuvent percevoir leur environnement dans toutes les directions de leur champ visuel. Les abeilles par exemple, ont en moyenne 5500 ommatidies par œil (Seidl and Kaiser, 1981) et possèdent des milliers de capteurs élémentaires de flux optique : les détecteurs élémentaires de mouvement (DEM). Leur grand nombre de DEMs permet de mesurer le défilement de l'image rétinienne dans un grand nombre de directions, et le pilote automatique qu'elles embarquent peut ainsi leur faire éviter des obstacles apparaissant dans autant de directions. Dans le modèle ALIS, rajouter des capteurs de flux optique dans d'autres directions, et notamment frontalement, permettrait d'enrichir les comportement possibles, tels que l'évitement d'obstacles frontaux.

6.3.3 L'apprentissage : un nouveau paramètre dans le contrôle du vol

Certaines de nos expériences ont révélé qu'au delà du contrôle du vol par le flux optique, que l'on pourrait qualifier de "réflexe", l'expérience et l'apprentissage semblent jouer un rôle. Dans le chapitre 4, nous avons entraîné des abeilles à voler dans un tunnel équipé d'un double plafond. Suivant les groupes expérimentaux, durant l'entraînement, les abeilles entraient à proximité soit du sol soit du plafond. Durant l'enregistrement des trajectoires, les abeilles suivaient la paroi (sol ou plafond) correspondant à celle la plus proche de la position d'entrée durant l'entraînement. Par contre, si les abeilles entraient dans le tunnel par l'entrée opposée à celle de l'entraînement, elles agissaient sur leur hauteur jusqu'à atteindre une distance au plafond (ou au sol) correspondant à celle qu'elles avaient atteinte durant l'entraînement, maintenant cette "distance de sécurité" jusqu'à l'extrémité du tunnel.

Dans leur environnement naturel, les abeilles sont capables d'utiliser et d'apprendre des informations telle que la position de repères visuels, qui les aident dans leur navigation jusqu'au point de récompense (Collett and Rees, 1997; Fry and Wehner, 2005). Des auteurs ont montré récemment que les abeilles pouvaient utiliser le mouvement relatif entre ces repères visuels et l'arrière-plan comme indice visuel dans une tâche de localisation d'une source de nourriture (Dittmar *et al.*, 2010). Selon ces auteurs, l'abeille ferait appel à des "instantanés du motif de flux optique" perçu dans le champ visuel. Si l'on admet en effet que les abeilles peuvent mémoriser un instantané du motif de flux optique, elle pourraient localiser une source de nourriture en augmentant la ressemblance entre le motif de flux optique actuel et celui de l'instantané mémorisé. Sur la base de ces observations, nous pouvons émettre l'hypothèse que durant la phase d'entraînement tel qu'il était pratiqué ici, les abeilles ont pu associer une récompense à un motif particulier de flux optique perçu dans une région spécifique de leur champ visuel (dorsal ou ventral). En maintenant alors une certaine similarité entre le motif de flux optique perçu et celui appris, les abeilles ont pu résoudre la tâche consistant à voler le long du tunnel jusqu'à atteindre la récompense

attendue.

Concrètement, le modèle ALIS tel quel ne peut rendre compte des comportements observés dans cette expérience. Ce modèle n'utilise que le flux optique le plus élevé perçu (à gauche, à droite, en haut, ou en bas) pour contrôler la position dans le plan horizontal ou vertical, et tente de maintenir ce flux optique le plus élevé à une valeur constante. Si l'abeille était équipée de ce simple pilote automatique, elle suivrait la paroi la plus proche rencontrée lors de son entrée dans le tunnel, indépendamment de la paroi la plus proche qu'elle suivait pendant l'entraînement. Pour rendre compte des nouveaux éléments de comportement, nous avons proposé (Chap.4) de rajouter dans la boucle de contrôle de position un bloc représentant un processus d'apprentissage, qui agit sur le signal de direction du plus grand des flux optiques perçus. Durant la phase d'apprentissage, la direction dans laquelle est perçu ce flux optique le plus élevé pourrait être renforcée et mémorisée. L'idée est donc que lorsque l'abeille entre par une entrée différente de celle de l'entraînement, elle cherche à mettre en correspondance la direction du plus grand flux optique apprise et celle perçu à ce moment. L'abeille tendrait alors à augmenter la similarité entre le motif de flux optique perçu durant l'entraînement, et le motif de flux optique perçu dans une autre condition expérimentale, et ce en agissant sur sa position dans le tunnel.

6.4 Conclusion

L'étude du vivant nous a permis de comprendre et d'extraire certains principes sur le contrôle du vol des insectes par la vision. La modélisation de ces principes et leur mise en situation dans différentes conditions expérimentales simulées a mis en évidence la pertinence et la robustesse du modèle. De ces simulations, des prédictions vis-à-vis du comportement des insectes volants ont été émises et confrontées directement avec leur comportement en vol libre. Bien que les premières observations et les premiers modèles concrets décrivant le contrôle du vol chez l'abeille par le flux optique aient concerné le plan horizontal (Kirchner and Srinivasan, 1989; Srinivasan *et al.*, 1996; Serres *et al.*, 2008a,b), il semble que le principe mis en jeu soit analogue

pour le plan vertical (Ruffier and Franceschini, 2003, 2005; Franceschini *et al.*, 2007; Portelli *et al.*, 2010b,a, 2011). La similarité des traitements visuo-moteurs dans les plans verticaux et horizontaux suggère que les substrats neuronaux impliqués dans le positionnement horizontal, le contrôle de l'altitude et de la vitesse, sont proches ou du moins convergent vers les mêmes centres intégrateurs. Néanmoins, le détail de ces substrats neuronaux reste encore largement à découvrir.

Les observations qui ont découlé des expériences ici faites ont d'une part confirmé les prédictions, d'autre part mis en évidence de nouveaux comportements ne pouvant être expliqués par le modèle tel quel. Ces nouveaux résultats posent la base de nouvelles questions suggérant un lot d'expériences cruciales dont les résultats permettront d'affiner le modèle. Par exemple, le modèle ALIS actuel ne prend en compte que les flux optiques générés à 90° par rapport à la direction d'avance de l'insecte. Or, lors du déplacement de l'insecte dans son environnement, le flux optique est évidemment présent dans toutes les directions du champ visuel, notamment dans les régions frontales. Comment ce flux optique frontal est-il utilisé par les insectes pour éviter les obstacles? Plus généralement, comment le flux optique provenant de l'ensemble de la sphère visuelle est-il traité par l'insecte pour contrôler son vol? Il est évident que "voir devant" permet d'anticiper les obstacles et de parfaire leur évitement efficacement. Des études ont montré l'existence de neurones particuliers, sensibles au flux optique d'expansion créé par un objet approchant l'insecte. Ces neurones appelés "looming detectors" jouent un rôle prépondérant dans l'évitement d'obstacle et le comportement de fuite chez le criquet (Hatsopoulos *et al.*, 1995; Rind and Simmons, 1999; Gabbiani *et al.*, 2002; Santer *et al.*, 2006) et chez le crabe (Oliva *et al.*, 2007). Quand est-il chez l'abeille? Les mécanismes précis mis en jeu dans cet évitement d'obstacles frontaux restent à élucider. En outre, l'apprentissage semble jouer un rôle important dans le contrôle du vol. Comment l'expérience préalable agit-elle sur le contrôle du vol? L'abeille utilise-t-elle un instantané de référence du motif de flux optique présent dans son champ visuel lui permettant de suivre la bonne surface menant à la source de nectar?

Une meilleure compréhension de ces processus permettra d'une part un raffine-

ment du modèle étendant sa pertinence à des comportements de vol plus fins, et d'autre part une meilleure compréhension des mécanismes du contrôle du vol chez l'insecte. C'est une boucle "itérative" et vertueuse entre le monde du vivant et celui de l'ingénierie qui s'opère. Ce puzzle qu'est le contrôle du vol des insectes dans les trois dimensions est encore loin d'être complet : de nombreuses pièces restent à être assemblées, d'autres à découvrir. Ceci permettant peut-être un jour, par ailleurs, de concevoir des systèmes d'aide au pilotage ou même des appareils volants autonomes, petits comme des mouches ou des abeilles, tout aussi efficaces et virtuoses dans leur vol.

Bibliographie

- ALTSHULER, D. L., DICKSON, W. B., VANCE, J. T., ROBERTS, S. P., and DICKINSON, M. H. (2005). Short-amplitude high-frequency wing strokes determine the aerodynamics of honeybee flight. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 102(50) :18213–18218.
- AUBÉPART, F. and FRANCESCHINI, N. (2007). A bio-inspired optic flow sensor based on FPGA : application to micro-air-vehicles. *J Microprocess Microsyst*, 31 :408–419.
- BACKHAUS, W. (1991). Color opponent coding in the visual system of the honeybee. *Vision Res*, 31(7-8) :1381–1397.
- BAIRD, E. (2007). *Visual flight control in the honeybee*. Ph.D. thesis, The Australian National University.
- BAIRD, E., KORNFELDT, T., and DACKER, M. (2010). Minimum viewing angle for visually guided ground speed control in bumblebees. *J Exp Biol*, 213(10) :1625–1632.
- BAIRD, E., SRINIVASAN, M. V., ZHANG, S., and COWLING, A. (2005). Visual control of flight speed in honeybees. *J Exp Biol*, 208 :3895–3905.
- BAIRD, E., SRINIVASAN, M. V., ZHANG, S., LAMONT, R., and COWLING, A. (2006). Visual control of flight speed and height in honeybee. *LNAI*, 4095 :40–51.
- BARRON, A. and SRINIVASAN, M. V. (2006). Visual regulation of ground speed and headwind compensation in freely flying honey bees (*Apis mellifera* L.). *J Exp Biol*, 209(5) :978.

- BAUSENWEIN, B., DITTRICH, A. P. M., and FISCHBACH, K. F. (1992). The optic lobe of *Drosophila melanogaster*. *Cell and Tissue Research*, 267 :17–28.
- BENARD, J. and GIURFA, M. (2008). The cognitive implications of asymmetric color generalization in honeybees. *Anim Cogn*, 11(2) :283–293.
- BENARD, J., STACH, S., and GIURFA, M. (2006). Categorization of visual stimuli in the honeybee *Apis mellifera*. *Anim Cogn*, 9(4) :257–270.
- BEYELER, A., ZUFFEREY, J. C., and FLOREANO, D. (2007). 3D Vision-based Navigation for Indoor Microflyers. *IEEE International Conference on Robotics and Automation (ICRA 2007)*, 1 :1.
- BEYELER, A., ZUFFEREY, J. C., and FLOREANO, D. (2009). optiPilot : control of take-off and landing using optic flow. *European Micro Aerial Vehicle Conference, EMMAV09, Delft, Netherlands*.
- BISHOP, L. G. (1970). The spectral sensitivity of motion detector units recorded in the optic lobe of the honeybee. *J Comp Physiol A*, 70 :374–381.
- BLANES, C. (1986). *Appareil visuel élémentaire pour la navigation à vue d'un robot mobile autonome*. Master thesis in Neurosciences (DEA in French), Neurosciences, Univ. Aix-Marseille II, Marseille.
- BOEDDEKER, N. and HEMMI, J. M. (2010). Visual gaze control during peering flight manoeuvres in honeybees. *Proc R Soc of London B*, 277 :1209–17.
- BOEDDEKER, N., KERN, R., and EGELHAAF, M. (2003). Chasing a dummy target : smooth pursuit and velocity control in male blowflies. *Proc. Roy. Soc. Lond. B*, 270(1513) :393.
- BORST, A. (2009). *Drosophila's view on insect vision*. *Curr Biol*, 19(1) :R36–R47.
- BORST, A. and HAAG, J. (2002). Neural networks in the cockpit of the fly. *J Comp Physiol A*, 188 :419–437.

- BORST, A., HAAG, J., and REIFF, D. (2010). Fly Motion Vision. *Annu Rev Neurosci*, 33 :49–70.
- BRANDT, R., ROHLFING, T., RYBAK, J., KROFCZIK, S., MAYE, A., WESTERHOFF, M., HEGE, H.-C., and MENZEL, R. (2005). Three-dimensional average-shape atlas of the honeybee brain and its applications. *J Comp Neurol*, 492(1) :1–19.
- BRINKWORTH, R. S. A. and O’CARROLL, D. C. (2007). Biomimetic motion detection. *Proceedings of the International conference on Intelligent Sensor, Sensor Network and Information Processing (ISSNIP)*, volume 3, pp. 137–142.
- BRINKWORTH, R. S. A. and O’CARROLL, D. C. (2009). Robust models for optic flow coding in natural scenes inspired by insect biology. *PLoS Computational Biology*, 5 :e1000555.
- BUCHNER, E. (1984). *Photoreception and vision in insects*, chapter Behavioral analysis of spatial vision in insects, pp. 561 – 621. Plenum Press, New York London, pp. 561 – 621.
- CHITTKA, L. (1992). The colour hexagon : a chromaticity diagram based on photoreceptor excitations as a generalized representation of colour opponency. *J Comp Physiol A*, 170 :533–543.
- COLLETT, T., NALLBACH, H., and WAGNER, H. (1993). *Visual stabilization in arthropods*, pp. 239–263. Elsevier, pp. 239–263.
- COLLETT, T. S. and REES, J. A. (1997). View-based navigation in Hymenoptera : multiple strategies of landmark guidance in the approach to a feeder. *J Comp Physiol A*, 181 :47–58.
- COLLINS, S. (1997). Reconstructing the visual field of compound eyes. *Eurographics Rendering Workshop*, pp. 81–92.

- CONROY, J., GREMILLION, G., RANGANATHAN, B., and HUMBERT, J. (2009). Implementation of wide-field integration of optic flow for autonomous quadrotor navigation. *Autonomous Robots*, 27 :189–198.
- COOMBS, D. and ROBERTS, K. (1992). 'Bee-bot' : using peripheral optical flow to avoid obstacles. *Proceedings of SPIE*, 714(1825).
- DACKE, M. and SRINIVASAN, M. V. (2008). Two odometers in honeybees? *J Exp Biol*, 211 :3281–3286.
- DAVID, C. (1978). The relationship between body angle and flight speed in free-flying *Drosophila*. *Physiol Entomol*, 3 :191–195.
- DAVID, C. (1979). Height control by free-flying *Drosophila*. *Physiol Entomol*, 7 :209–216.
- DAVID, C. (1982). Compensation for height in the control of groundspeed by *Drosophila* in a new "barber's pole" wind tunnel. *J Comp Physiol A*, 147(4) :485–493.
- DICKSON, W., STRAW, A., POELMA, C., and DICKINSON, M. (2006). An integrative model of insect flight control. *Proceedings of the 44th AIAA Aerospace Sciences Meeting and Exhibit*.
- DILLON, M. E. and DUDLEY, R. (2004). Allometry of maximum vertical force production during hovering flight of neotropical orchid bees (Apidae : Euglossini). *J Exp Biol*, 207(Pt 3) :417–425.
- DITTMAR, L., STÜRZL, W., BAIRD, E., BOEDEKER, N., and EGELHAAF, M. (2010). Goal seeking in honeybees : matching of optic flow snapshots? *J Exp Biol*, 213(17) :2913–2923.
- DOUGLASS, J. K. and STRAUSFELD, N. J. (2003). Anatomical organization of retinotopic motion-sensitive pathways in the optic lobes of flies. *Microsc Res Tech*, 62(2) :132–150.

- DUCHON, A. and WARREN, W. (1994). Robot navigation from a Gibsonian viewpoint. *Systems, Man, and Cybernetics, 1994. "Humans, Information and Technology", 1994 IEEE International Conference*, volume 3, pp. 2272–2277. IEEE.
- DUDLEY, R. (1995). Extraordinary flight performance of orchid bees (Apidae : Euglossini) hovering in heliox (80% He / 20% O₂). *J Exp Biol*, 198(4) :1065.
- DUDLEY, R. (2002). *The biomechanics of insect flight : form, function, evolution*. Princeton Univ Pr.
- ECKERT, M. and ZEIL, J. (2001). *Motion vision : computational, neural, and ecological constraints*, chapter Toward an ecology of motion vision, pp. 333–369. Springer Verlag, Berlin, pp. 333–369.
- EGELHAAF, M. and BORST, A. (1992). Are there separate ON and OFF channels in fly motion vision? *Visual Neuroscience*, 8(02) :151–164.
- EGELHAAF, M. and BORST, A. (1993). A look into the cockpit of the fly : visual orientation, algorithms, and identified neurons. *J Neurosci*, 13(11) :4563–4574.
- EGELHAAF, M. and REICHARDT, W. (1987). Dynamic response properties of movement detectors : Theoretical analysis and electrophysiological investigation in the visual system of the fly. *Biol Cybern*, 56 :69–87.
- EICHNER, H., JOESCH, M., SCHNELL, B., REIFF, D. F., and BORST, A. (2011). Internal structure of the fly elementary motion detector. *Neuron*, 70(6) :1155–1164.
- ELLINGTON, C. (1984). The aerodynamics of hovering insect flight. III. Kinematics. *Phil Trans R Soc Lond B*, 305(1122) :41–78.
- ESCH, H., NACHTIGALL, W., and KOGGE, S. (1975). Correlations between aerodynamic output, electrical activity in the indirect flight muscles and wing positions of bees flying in a servomechanically controlled wind tunnel. *J Comp Physiol A*, 100(2) :147–159.

- FADAMIRO, H., WYATT, T., and BIRCH, M. (1998). Flying beetles respond as moths predict : Optomotor anemotaxis to pheromone plumes at different heights. *J Insect Behavior*, 11(4) :549–557.
- FISCHBACH, K. F. and DITTRICH, A. P. M. (1989). The optic lobe of *Drosophila melanogaster*. I. A Golgi analysis of wild-type structure. *Cell and Tissue Research*, 258 :441–475.
- FRANCESCHINI, N. (1985). Early processing of color and motion in a mosaic visual system. *Neurosc. Res. Suppl.*, 2 :517–549.
- FRANCESCHINI, N. (2009). Towards automatic visual guidance of aerospace vehicles : from insects to robots. *Acta Futura*, 3 :15–34.
- FRANCESCHINI, N., BLANES, C., and OUFAR, L. (1986). *Passive, non- contact optical velocity sensor*. 51. Dossier technique ANVAR/DVAR, Paris.
- FRANCESCHINI, N. and KIRSCHFELD, K. (1971). Etude optique in vivo des éléments photorécepteurs dans l'œil composé de *Drosophila*. *Biol Cybern*, 8 :1–13.
- FRANCESCHINI, N., PICHON, J. M., and BLANES, C. (1992). From insect vision to robot vision. *Phil Trans R Soc Lond B*, 337 :283–294.
- FRANCESCHINI, N., RIEHLE, A., and NESTOUR, A. L. (1989). *Facets of vision*, chapter Directionally selective motion detection by insect neurons, pp. 360–390. Springer-Verlag, Berlin, pp. 360–390.
- FRANCESCHINI, N., RUFFIER, F., and SERRES, J. (2007). A bio-inspired flying robot sheds light on insect piloting abilities. *Curr Biol*, 17(4) :329–335.
- FRANCESCHINI, N., RUFFIER, F., SERRES, J., and VIOLLET, S. (2009). *Aerial vehicles*, chapter Optic flow based visual guidance : from flying insects to miniature aerial vehicles, pp. 747–770. In-Tech, pp. 747–770.
- FRY, S. and WEHNER, R. (2005). Look and turn : landmark-based goal navigation in honey bees. *J Exp Biol*, 208(20) :3945–3955.

- FRY, S. N., ROHRSEITZ, N., STRAW, A. D., and DICKINSON, M. H. (2009). Visual control of flight speed in *Drosophila melanogaster*. *J Exp Biol*, 212 :1120–1130.
- GABBIANI, F., KRAPP, H. G., KOCH, C., and LAURENT, G. (2002). Multiplicative computation in a visual neuron sensitive to looming. *Nature*, 420(6913) :320–324.
- GIBSON, J. (1950). *The perception of the visual world*. Houghton Mifflin, Boston.
- GIURFA, M. (2007). Behavioral and neural analysis of associative learning in the honeybee : a taste from the magic well. *J Comp Physiol A*, 193(8) :801–824.
- GÖTZ, K. (1964). Optomotorische Untersuchungen des visuellen Systems einiger Augenmutanten der Fruchtfliege *Drosophila*. *Kybernetik*, 2 :77–92.
- HASSENSTEIN, B. (1951). Ommatidienraster und afferente Bewegungsintegration. *J Comp Physiol A*, 33 :301–326.
- HASSENSTEIN, B. and REICHARDT, W. (1956). Systemtheoretische Analyse der Zeit-, Reihenfolgen- und Vorzeichenauswertung bei der Bewegungsperzeption des Rüsselkäfers *Chlorophanus*. *Zeitsch Naturforsch B*, 11(9) :513–524.
- HATEREN, J. and SCHILSTRA, C. (1999). Blowfly flight and optic flow. II. Head movements during flight. *J Exp Biol*, 202(11) :1491.
- HATSOPOULOS, N., GABBIANI, F., and LAURENT, G. (1995). Elementary computation of object approach by a wide-field visual neuron. *Science*, 270(5238) :1000–1003.
- HAUSEN, K. (1982a). Motion sensitive interneurons in the optomotor system of the fly. 1. *Biol Cybern*, 45 :143–156.
- HAUSEN, K. (1982b). Motion sensitive interneurons in the optomotor system of the fly. 2. *Biol Cybern*, 46 :67–79.
- HELVERSEN, O. and EDRICH, W. (1974). Der Polarisationsempfänger im Bieneauge : ein Ultraviolettzeptor. *J Comp Physiol A*, 94(1) :33–47.

- HENGSTENBERG, R. (1988). Mechanosensory control of compensatory head roll during flight in the blowfly *Calliphora erythrocephala* Meig. *J Comp Physiol A*, 163 :151–165.
- HENGSTENBERG, R. (1992). Control of head pitch in *Drosophila* during rest and flight. ELSNER, N. and RICHTER, D., eds., *Proceedings of Rhythmogenesis in Neurons and Networks, Proceedings of the 20th Gttingen Neurobiology Conference*, p. 305. G. Thieme Verlag, Stuttgart.
- HENGSTENBERG, R. (2001). Pitch control of head posture in walking and flying *Drosophila*. WARRANT, E., NILSSON, D., and GISLÉN, A., eds., *Proceeding of Invertebrate Vision Conference*, p. 224. Lund University.
- HERAN, H. and LINDAUER, M. (1963). Windkompensation und Seitenwindkorrektur der Bienen beim Flug über Wasser. *J Comp Physiol A*, 47 :39–55.
- HORRIDGE, G. (1987). The evolution of visual processing and the construction of seeing systems. *Proc. Roy. Soc. Lond. B*, 230(1260) :279–292.
- HORRIDGE, G. A. (1977). Insects which turn and look. *Endeavour*, 1(1) :7 – 17.
- HUMBERT, J., HYSLOP, A., and CHINN, M. (2007). Experimental validation of wide-field integration methods for autonomous navigation. *Intelligent Robots and Systems, 2007. IROS 2007. IEEE/RSJ International Conference*, pp. 2144–2149. IEEE.
- IBBOTSON, M. R. (1991). A motion-sensitive descending neurone in *Apis Mellifera* monitoring translatory flow-fields in the horizontal plane. *J Exp Biol*, 157 :573–577.
- IBBOTSON, M. R. (2001). Evidence for velocity-tuned motion-sensitive descending neurons in the honeybee. *Proc R Soc of London B*, 268(1482) :2195–2201.
- KAISER, W. and BISHOP, L. G. (1970). Directionally selective motion detecting units in the optic lobe of the honeybee. *J Comp Physiol A*, 67 :403–413.

- KAISER, W. and LISKE, E. (1974). Die optomotorischen Reaktionen von fixiert fliegenden Bienen bei Reizung mit Spektrallichtern. *J Comp Physiol A*, 89 :391–408.
- KENNEDY, J. S. (1939). The visual response of flying mosquitoes. *Proc. Roy. Soc. Lond. A*, 109 :221–242.
- KENNEDY, J. S. (1951). The migration of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.). *Phil. Trans. Royal Soc. B*, 235 :163–290.
- KIRCHNER, W. and SRINIVASAN, M. V. (1989). Freely flying honeybees use image motion to estimate object distance. *Naturwissenschaften*, 76 :281–282.
- KIRSCHFELD, K. (1967). Die Projektion der optischen Umwelt auf das Raster der Rhabdomere im Komplexauge von Musca. *Experimental Brain Research*, 3 :248–270.
- KIRSCHFELD, K. and FRANCESCHINI, N. (1968). Optische Eigenschaften der Ommatidien im Komplexauge von Musca. *Biol Cybern*, 5 :47–52.
- KOENDERINK, J. J. (1986). Optic flow. *Vision Res*, 26(1) :161–179.
- KOENDERINK, J. J. and VAN DOORN, A. J. (1987a). Facts on optic flow. *Biol Cybern*, 56 :247–254.
- KOENDERINK, J. J. and VAN DOORN, A. J. (1987b). Representation of local geometry in the visual system. *Biol Cybern*, 55(6) :367–375.
- KRAPP, H., HENGSTENBERG, B., and HENGSTENBERG, R. (1998). Dendritic structure and receptive-field organisation of optic flow processing interneurons in the fly. *J of Neurophysiol*, 79 :1902–1917.
- KUENEN, L. and BAKER, T. (1982). Optomotor regulation of ground velocity in moths during flight to sex pheromone at different heights. *Physiological Entomology*, 7(2) :193–202.

- KUNZE, P. (1961). Untersuchung des Bewegungssehens fixiert fliegender Bienen. *J Comp Physiol A*, 44 :656–684.
- LABHART, T. (1980). Specialized photoreceptors at the dorsal rim of the honeybee's compound eye : Polarizational and angular sensitivity. *J Comp Physiol A*, 141 :19–30.
- LAND, M. (1997). Visual acuity in insects. *Annu Rev Entomol*, 42 :147–177.
- LANDOLT, O. and MITROS, A. (2001). Visual sensor with resolution enhancement by mechanical vibrations. *Autonomous Robots*, 11 :233–239.
- LAUGHLIN, S. B. and HORRIDGE, G. A. (1971). Angular sensitivity of the retinula cells of dark-adapted worker bee. *J Comp Physiol A*, 74 :329–335.
- LEWIS, M. (1997). Visual navigation in a robot using zig-zag behavior. *Neural information processing systems*, pp. 822–828.
- MARR, D. *et al.* (1982). *Vision : A computational investigation into the human representation and processing of visual information*. Inc., New York.
- MARTIN, N. and FRANCESCHINI, N. (1994). *Intelligent Vehicles*, chapter Obstacle avoidance and speed control in a mobile vehicle equipped with a compound eye., pp. 381–386. MIT Press, Cambridge, U.S.A., pp. 381–386.
- MENZEL, R. (1973). Spectral response of moving detecting and "sustaining" fibres in the optic lobe of the bee. *J Comp Physiol A*, 82 :135–150.
- MENZEL, R. and BACKHAUS, W. (1991). *Vision and visual dysfunction : the perception of color*, chapter Color vision in insects, pp. 262 – 288. Macmillan : London, pp. 262 – 288.
- MENZEL, R. and GIURFA, M. (2001). Cognitive architecture of a mini-brain : the honeybee. *Trends Cogn Sci*, 5(2) :62–71.

- NACHTIGALL, W., WIDMANN, R., and RENNER, M. (1971). Über den "ortsfesten" freien Flug von Bienen in einem Saugkanal. *Apidologie*, 2(3) :271–282.
- NETTER, T. and FRANCESCHINI, N. (2002). A Robotic Aircraft that Follows Terrain Using a Neuromorphic Eye. *Proc. of IEEE Conf. on Intelligent Robots and Systems (IROS)*, pp. 129–134. Progress in Astronautics and Aeronautics, AIAA, Vol. 195, Lausanne, Switzerland.
- OLIVA, D., MEDAN, V., and TOMSIC, D. (2007). Escape behavior and neuronal responses to looming stimuli in the crab *Chasmagnathus granulatus* (*Decapoda : Grapsidae*). *J Exp Biol*, 210(5) :865.
- PICHON, J.-M., BLANES, C., and FRANCESCHINI, N. (1989). Visual guidance of a mobile robot equipped with a network of self-motion sensors. *Proc. of SPIE Conf. on Mobile Robots IV, W.J. Wolfe and W.H. Chun, Eds.*, volume 1195, pp. 44–53. SPIE, Bellingham, U.S.A.
- PORTELLI, G., RUFFIER, F., and FRANCESCHINI, N. (2010a). Honeybees change their height to restore their optic flow. *J Comp Physiol A*, 196(4) :307–313.
- PORTELLI, G., RUFFIER, F., ROUBIEU, F. L., and FRANCESCHINI, N. (2011). Honeybees' speed depends on dorsal as well as lateral, ventral and frontal optic flows. *PloS one*, 6(5) :e19486.
- PORTELLI, G., SERRES, J., RUFFIER, F., and FRANCESCHINI, N. (2010b). Modelling honeybee visual guidance in a 3-D environment. *J Physiol Paris*, 104(1-2) :27–39.
- PREISS, R. (1987). Motion parrallax and figural properties of depth control flight speed in an insect. *Biol Cybern*, 57 :1–9.
- PREISS, R. (1992). Set point of retinal velocity of ground images in the control of swarming flight of desert locusts. *J Comp Physiol A*, 171 :251–256.
- PREISS, R. and KRAMER, E. (1984). *Localization and Orientation in Biology and*

- Engineering*, chapter Control of flight speed by minimization of the apparent ground pattern Movement, pp. 140–142. Springer Verlag, Berlin, pp. 140–142.
- PUDAS, M., VIOLLET, S., RUFFIER, F., KRUSING, A., AMIC, S., LEPPAVUORI, S., and FRANCESCHINI, N. (2007). A miniature bio-inspired optic flow sensor based on low temperature co-fired ceramics (LTCC) technology. *Sensors and Actuators A : Physical*, 133 :88–95.
- REICHARDT, W. (1957). Autokorrelations-auswertung als Funktionsprinzip des Zentralnervensystems. *Zeitsch Naturforsch A*, 12 :756.
- REICHARDT, W. (1961). *Sensory communication*, chapter Autocorrelation, a principle for the evaluation of sensory information by the central nervous system, pp. 303–317. Wiley, New York, pp. 303–317.
- REICHARDT, W. (1969). *Processing of Optical Data by Organisms and by Machines*, chapter Movement perception in insects, pp. 465–493. Academic Press, New York, pp. 465–493.
- REICHARDT, W. (1987). Evaluation of optical motion information by movement detectors. *J Comp Physiol A*, 161 :533–547.
- RIEHLE, A. and FRANCESCHINI, N. (1984). Motion detection in flies : parametric control over on-off pathways. *Exp Brain Res*, 54 :390–394.
- RILEY, J., GREGGERS, U., SMITH, A., STACH, S., REYNOLDS, D., STOLLHOFF, N., BRANDT, R., SCHAUPP, F., and MENZEL, R. (2003). The automatic pilot of honeybees. *Proc R Soc of London B*, 270(1532) :2421.
- RIND, F. C. and SIMMONS, P. J. (1999). Seeing what is coming : building collision-sensitive neurones. *Trends in Neurosciences*, 22 :215–220.
- RUFFIER, F. (2004). *Pilote automatique biomimétique, système générique inspiré du contrôle visumoteur des insectes pour : le décollage, le suivi de terrain, la*

- réaction au vent et latterrissage automatiques dun micro-aéronef*. Ph.D. thesis, INP Grenoble.
- RUFFIER, F. and FRANCESCHINI, N. (2003). OCTAVE, a bioinspired visuo-motor control system for the guidance of Micro-Air Vehicles. *Bioengineered and Bioinspired Systems*, A. Rodriguez-Vazquez, D. Abbott, R. Carmona, Eds., pp. 1–12. SPIE Vol. 5119, Bellingham, U.S.A.
- RUFFIER, F. and FRANCESCHINI, N. (2004). Visually guided Micro-Aerial Vehicle : automatic take off, terrain following, landing and wind reaction. *Proceeding of IEEE International Conference on Robotics and Automation (ICRA 2004)*, pp. 2339–2346. New Orleans, USA.
- RUFFIER, F. and FRANCESCHINI, N. (2005). Optic flow regulation : the key to aircraft automatic guidance. *Robotics and Autonomous Systems*, 50(4) :177 – 194.
- RUFFIER, F. and FRANCESCHINI, N. (2008). Aerial robot piloted in steep relief by optic flow sensors. *Proceedings of the 2008 IEEE/RSJ international conference on intelligent robots and systems (IROS 2008) (ISCAS 2008)*.
- SANE, S. and DICKINSON, M. (2002). The aerodynamic effects of wing rotation and a revised quasi-steady model of flapping flight. *J Exp Biol*, 205(8) :1087–1096.
- SANTER, R. D., RIND, F. C., STAFFORD, R., and SIMMONS, P. J. (2006). Role of an identified looming-sensitive neuron in triggering a flying locust’s escape. *J Neurophysiol*, 95(6) :3391–3400.
- SANTOS-VICTOR, J., SANDINI, G., CUROTTO, F., and GARIBALDI, S. (1995). Divergent stereo in autonomous navigation : From bees to robots. *International Journal of Computer Vision*, 14 :159–177.
- SCHILSTRA, C. and VAN HATEREN, J. (1999). Blowfly flight and optic flow. 1. Thorax kinematics and flight dynamics. *J Exp Biol*, 202 :148 –1490.

- SEIDL, R. (1982). *Die Sehfelder und Ommatidien Divergenzwinkel von Arbeiterin, Königin und Drohne der Honigbiene (Apis mellifera)*. Ph.D. thesis, Darmstadt.
- SEIDL, R. and KAISER, W. (1981). Visual field size, binocular domain and the ommatidial array of the compound eyes in worker honey bees. *J Comp Physiol A*, 143 :17–26.
- SERRES, J., DRAY, D., RUFFIER, F., and FRANCESCHINI, N. (2008a). A vision-based autopilot for a miniature air vehicle : joint speed control and lateral obstacle avoidance. *Autonomous Robots*, 25 :103–122.
- SERRES, J. R., MASSON, G. P., RUFFIER, F., and FRANCESCHINI, N. (2008b). A bee in the corridor : centering and wall-following. *Naturwissenschaften*, 95(12) :1181–1187.
- SPORK, P. and PREISS, R. (1993). Control of flight by means of lateral visual stimuli in gregarious desert locusts, *Schistocerca gregaria*. *Physiological Entomology*, 18(2) :195–203.
- SRINIVASAN, M. V. (2010). Honey bees as a model for vision, perception, and cognition. *Annu Rev Entomol*, 55 :267–284.
- SRINIVASAN, M. V. (2011). Honeybees as a model for the study of visually guided flight, navigation, and biologically inspired robotics. *Physiol. Rev.*, 91(2) :413–460.
- SRINIVASAN, M. V. and LEHRER, M. (1984). Temporal acuity of honeybee vision : behavioural studies using moving stimuli. *J Comp Physiol A*, 155 :297–312.
- SRINIVASAN, M. V. and LEHRER, M. (1985). Temporal resolution of colour vision in the honeybee. *J Comp Physiol A*, 157 :579–586.
- SRINIVASAN, M. V., LEHRER, M., KIRCHNER, W. H., and ZHANG, S. (1991). Range perception through apparent image speed in freely flying honeybees. *Vis. Neurosci.*, 6 :519–535.

- SRINIVASAN, M. V. and ZHANG, S. (2004). Visual motor computations in insects. *Annu Rev Neurosci*, 27 :679–696.
- SRINIVASAN, M. V., ZHANG, S., CHAHL, J., BARTH, E., and VENKATESH, S. (2000). How Honeybees make grazing landings on flat surfaces. *Biol Cybern*, 83(3) :171–183.
- SRINIVASAN, M. V., ZHANG, S., LEHRER, M., and COLLETT, T. (1996). Honeybee navigation en route to the goal : visual flight control and odometry. *J Exp Biol*, 199 :237–244.
- STRAUSFELD, N. (1976). *Atlas of an insect brain*. Springer-Verlag, Berlin and New York.
- STRAW, A. D., LEE, S., and DICKINSON, M. H. (2010). Visual Control of Altitude in Flying *Drosophila*. *Curr Biol*, 20(17) :1550 – 1556.
- STRAW, A. D., RAINSFORD, T., and O’CARROLL, D. C. (2008). Contrast sensitivity of insect motion detectors to natural images. *J Vision*, 8(3) :(32)1–9.
- TAMMERO, L. and DICKINSON, M. (2002). Collision-avoidance and landing responses are mediated by separate pathways in the fruit fly, *Drosophila melanogaster*. *J Exp Biol*, 205(18) :2785–2798.
- TAYLOR, G. and KRAPP, H. (2007). Sensory Systems and Flight Stability : What do Insects Measure and Why? *Advances in insect physiology*, 34 :231–316.
- TURNER, C. (1910). Experiments on color-vision of the honey bee. *Biological Bulletin*, 19(5) :257–279.
- ULLMAN, S. (1981). Analysis of visual motion by biological and computer systems. *IEEE Computer*, 14(8)(8) :57–69.
- VALETTE, F., RUFFIER, F., VIOLLET, S., and SEIDL, T. (2010). Biomimetic optic flow sensing applied to a lunar landing scenario. *Proceedings of IEEE international conference on robotics and automation ICRA, Anchorage, AK, USA*.

- VICKERS, N. and BAKER, T. (1994). Visual feedback in the control of pheromone-mediated flight of *Heliothis virescens* males (Lepidoptera : Noctuidae). *J Insect Behavior*, 7 :605–632.
- VON FRISCH, K. (1914). Der Farbensinn und Formensinn der Biene. *Zool. Jahrb. Abt. Allgem. Zool. Physiol.*, 37 :1–238.
- VON FRISCH, K. (1948). Gelöste und ungelöste Rätsel der Bienensprache. *Naturwissenschaften*, 35(1) :12–23.
- VON FRISCH, K. (1967). *The Dance Language and Orientation of Bees*. Harvard University Press., Cambridge.
- VON FRISCH, K. (1974). Decoding the language of the bee. *Science*, 185(4152) :663–668.
- VON FRISCH, K. (1994). The "language" of bees and its utilization in agriculture. 1946. *Experientia*, 50(4) :406–413.
- VON HELVERSEN, O. (1972). Zur spektralen Unterschiedsempfindlichkeit der Honigbiene. *J Comp Physiol A*, 80 :439–472.
- WAGNER, H. (1986). Flight performance and visual control of the flight of the free-flying housefly (*Musca domestica*). II. Pursuit of targets. *Phil Trans R Soc Lond B*, 312 :553–579.
- WAKAKUWA, M., KURASAWA, M., GIURFA, M., and ARIKAWA, K. (2005). Spectral heterogeneity of honeybee ommatidia. *Naturwissenschaften*, 92(10) :464–467.
- WEBER, K., VENKATESH, S., and SRINIVASAN, M. (1997). *From living eyes to seeing machines*, chapter Insect inspired behaviours for the autonomous control of mobile robots. Oxford University Press.
- ZAR, J. H. (1999). *Biostatistical Analysis - fifth edition*. Prentice-Hall.

-
- ZEIL, J., BOEDDEKER, N., and HEMMI, J. (2008). Visually guided behaviour. *New Encyclopaedia of Neuroscience, Elsevier Science Publishers, Amsterdam.*
- ZEIL, J., KELBER, A., and VOSS, R. (1996). Structure and function of learning flights in ground-nesting bees and wasps. *J Exp Biol*, 199(1) :245–252.
- ZHANG, S., XIANG, W., ZILI, L., and SRINIVASAN, M. V. (1990). Visual tracking of moving targets by freely flying honeybees. *Visual Neuroscience*, 4(04) :379–386.

TITRE : LE PILOTAGE VISUEL CHEZ L'ABEILLE : EXPERIENCES ET MODELE

RESUME :

Quand un insecte vole, l'image des objets à l'entour défile sur sa rétine. De nombreuses expériences ont montré que ce défilement angulaire (flux optique) joue un rôle majeur dans le contrôle du vol. Les insectes semblent maintenir le flux optique perçu à une valeur préférée, les conduisant à adopter une position et une vitesse "de sécurité".

Nous avons élaboré un modèle basé sur le principe de "régulation du flux optique" proposé précédemment par notre laboratoire, et capable de rendre compte d'observations et de résultats d'expériences réalisées auparavant chez les insectes.

Nous avons ensuite réalisé des expériences comportementales sur des abeilles en vol libre, en environnement contrôlé, visant à mettre en défaut le modèle proposé. Nos résultats révèlent un lien étroit entre flux optique ventral et hauteur de vol. Ils montrent aussi que l'abeille est sensible au flux optique dorsal et enfin que l'abeille adapte sa vitesse à l'encombrement de l'environnement dans les plans vertical et horizontal. Tous ces résultats étayent le modèle proposé. Cependant une expérience finale suggère qu'au delà de l'aspect "réflexe" du contrôle du vol, l'apprentissage joue un rôle et module le comportement de vol. Ceci impose d'inclure un élément "cognitif" au schéma proposé.

Cette thèse décrit, pour la première fois sous la forme d'un schéma fonctionnel, les principes mis en œuvre dans le contrôle 3D du vol d'un insecte par le flux optique. Le caractère explicite du modèle proposé, d'une part ouvre la voie à de nouvelles expériences comportementales susceptibles de le mettre en défaut ou d'en préciser les limites, d'autre part le rend directement applicable à la robotique mobile, aérienne ou spatiale.

Mots clés : flux optique, abeille, vol, contrôle de la vitesse, évitement d'obstacles.

TITRE :

HONEYBEE FLIGHT CONTROL : EXPERIMENTS AND MODEL

RESUME :

When an insect flies in its environment, the image of the surrounding objects moves on its retina. Several studies have shown that this angular movement, called "optic flow", plays a major role in the insect flight control. Flying insects seem to maintain the perceived optic flow at a preferred value, which makes them choose a "safe" position and a "safe" speed.

We first designed a model based on the "optic flow regulation principle" recently proposed at our laboratory, which can account for observations and results previously shown on insects.

We then performed behavioral experiments using free flying bees in controlled environments, which aimed at refuting the proposed model. Our results show a direct link between the ventral optic flow and the flight height. They also show that the honeybee is sensitive to the dorsal optic flow and that the honeybee can adjust its speed according to the cluttering of the environment in both the vertical and horizontal planes. All these results support the proposed model.

The results of a last experiment suggest, however, that beyond the "reflex" part of the flight control system, a learning process may play a role and modulate the flight behavior. This last point requires that a learning process be incorporated into the model.

This thesis for the first time proposes an explicit and functional scheme based on optic flow, describing the principles involved in the 3D flight control system of an insect. This model suggests new behavioral experiments liable to fault it. Because this model is explicit, it may be directly implemented onboard aerial or spatial robots.

Keywords : optic flow, honeybee, insect flight, speed control, collision avoidance.