

LES YEUX "BOUSSOLE": UN INSTRUMENT DE NAVIGATION DES INSECTES SOCIAUX

Rüdiger WEHNER

Zoologisches Institut der Universität Zürich, Winterthurerstrasse 190, CH-8057 Zürich

Abstract: Compass-eyes: A navigational instrument of social insects.

The compound eyes of bees and ants contain a specialized part of the retina in which specialized types of photoreceptors (highly dichroic ultraviolet receptors) act as polarization analyzers. These analyzers are geometrically arranged in a way that mimics, by and large, the polarization pattern (e-vector pattern) in the sky. As behavioural experiments show, the matched filter is used by bees (*Apis*) and ants (*Cataglyphis*) as a compass to derive navigational information from the celestial straylight patterns.

The output of the matched filter is sampled by large medullar interneurons (POL cells). These cells project to the contralateral optic lobe. As each pixel in the sky is seen by polarization detectors of the contralateral eye and spectral detectors of the ipsilateral eye, the contralateral projection of the POL interneurons might serve to combine both kinds of information and thus provide the insect with unambiguous compass information.

The insect's "compass eye" (l'oeil boussole) is a striking example of peripheral neural coding by matched filtering. We arrived at this conclusion, and the results on which it is based, only by combining behavioural analyses in the field with neuroanatomical and neurophysiological studies in the laboratory. The outcome of this joint venture emphasizes the importance of organism-based approaches in analyzing complex neural systems.

Key words: *Neuroethology, navigation, polarized skylight, celestial compass, Apis, Cataglyphis.*

Mots-clés: *Neuroéthologie, navigation, lumière polarisée du ciel, boussole astronomique, Apis, Cataglyphis.*

1. Les fourmis d'Afrique du Nord: point de départ d'une découverte neurobiologique

Au début du XX^{ème} siècle les steppes de l'Afrique du Nord furent l'objet d'une vive controverse scientifique. La question posée par FABRE (1879) et LUBBOCK (1884), relative à l'orientation des insectes sur de grandes distances, occupait alors tous les esprits. Les acteurs dont le comportement devait donner une réponse à cette question étaient les fourmis, tout particulièrement les fourmis des steppes et des déserts, du genre *Messor*, *Aphaenogaster*, *Monomorium*, *Cataglyphis*.

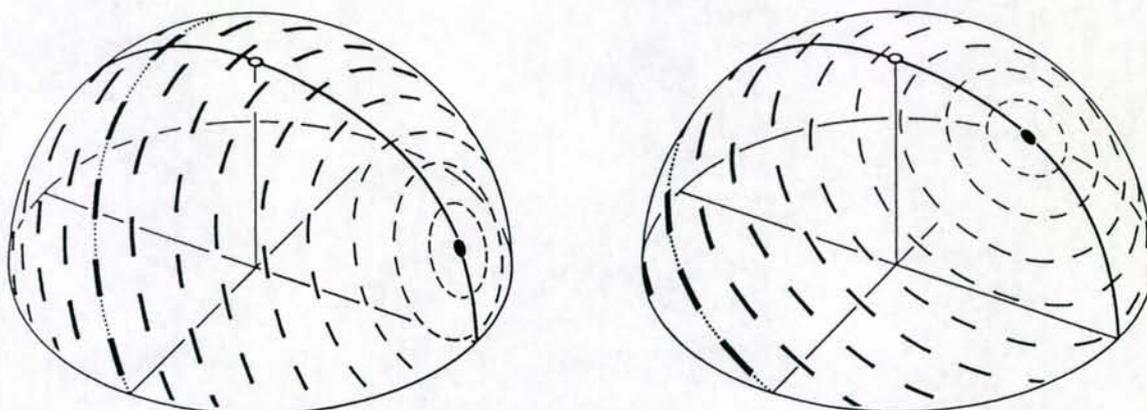


Figure 1. Représentation tri-dimensionnelle du pattern de polarisation de la lumière solaire (e-vector pattern). Le soleil est représenté par un disque noir placé à une élévation de 25° (à gauche) et de 60° (à droite) au-dessus de l'horizon. Les vecteurs électriques (vecteurs-e) de la lumière polarisée (barres noires) forment des cercles concentriques autour du soleil. Le demi-cercle en ligne pointillée comprenant les barres les plus épaisses représente l'arc de polarisation maximale. Le demi-cercle en ligne continue représente le plan de symétrie des patterns célestes des vecteurs-e. Ce demi-cercle inclut les méridiens solaire et antisolaire. Le zénith est indiqué par un cercle ouvert. Notez que le déplacement apparent du soleil dans l'hémisphère céleste se traduit non seulement par un changement de son élévation mais aussi par un changement de son azimut. Ainsi au cours de la journée, le méridien solaire, et avec lui l'ensemble du pattern des e-vecteurs, tourne autour du zénith. Le problème de navigation résultant de cette rotation journalière du ciel, c'est-à-dire les problèmes de compensation horaire, ne sont pas traités dans ce rapport (voir WEHNER & LANFRANCONI, 1981).

Three-dimensional representation of the pattern of polarized light in the sky (e-vector pattern). The sun is shown as a black disk positioned at an elevation of 25° (left) and 60° (right) above the horizon. The electric vectors (e-vectors) of light (black bars) form concentric circles around the sun. The degree (percentage) of polarization is indicated by the size of the bars. The dotted-line semicircle combining the largest bars marks the arc of maximum polarization. The continuous-line semicircle represents the symmetry plane of the celestial e-vector patterns. It comprises the solar meridian and the anti-solar meridian. The zenith is depicted by an open circle. Note that as the sun moves across the celestial hemisphere, its position changes not only in elevation, but also in azimuth. Hence, during the course of the day the solar meridian, and with it the whole e-vector pattern, rotates about the zenith. The navigational problems arising from this diel rotation of the sky, i.e. the problems of time compensation, are not treated in this account (see WEHNER & LANFRANCONI, 1981).

A l'aide d'expériences simples, mais originales, Victor Cornetz à Alger et Félix Santschi à Kairouan, les deux personnages impliqués dans cette controverse, étaient arrivés à la conclusion, exacte, que des points de repère olfactifs ou visuels n'étaient pas à l'origine du pouvoir d'orientation de ces fourmis, contrairement à l'opinion généralement admise en ce temps-là (revue de BRUN, 1914). Il s'agissait donc de reconnaître le facteur qui régissait le sens de l'orientation des fourmis et le système sur lequel reposait la stratégie de leurs parcours. Santschi penchait pour un mécanisme de type boussole optique et parvint à identifier le soleil comme étant ce facteur qui n'était actif que sous certaines conditions (SANTSCHI, 1911), tandis que Cornetz contesta farouchement un rôle possible du soleil (CORNETZ, 1914). Il montra cependant, de

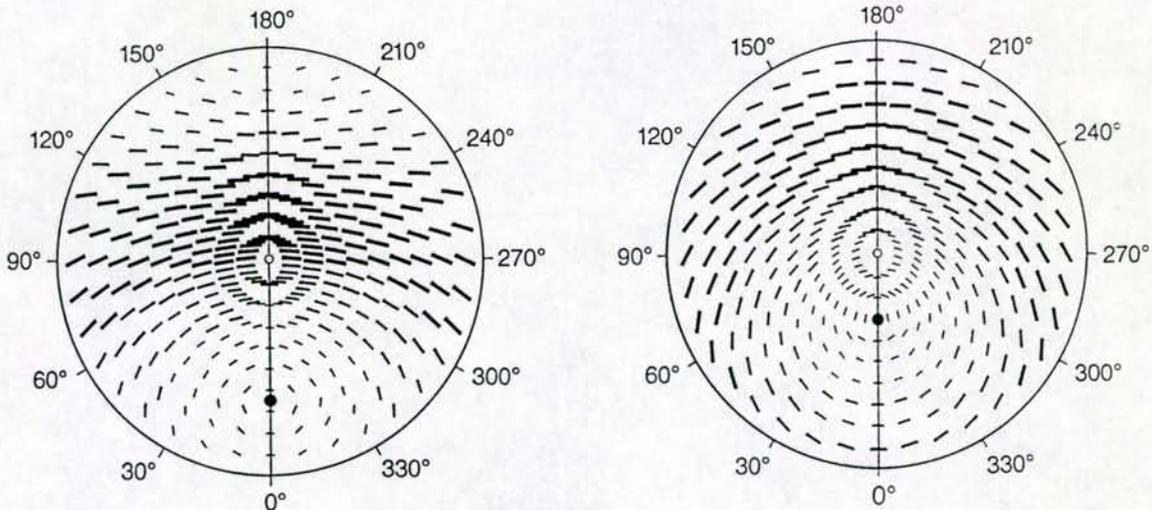


Figure 2. *Représentation bi-dimensionnelle des patterns célestes de la lumière polarisée. Il s'agit d'un mode de description bi-dimensionnel des patterns des vecteurs-e parmi de nombreux autres. Mêmes conventions utilisées que pour la figure 3A. Pour une géométrie tri-dimensionnelle se reporter aux symboles et aux définitions de la figure 1.*
Two-dimensional representation of the celestial patterns of polarized light. One of several possible ways of depicting the e-vector pattern two-dimensionally is chosen in this diagram. The same convention is used in figure 3A. For three-dimensional geometry, symbols and definitions see figure 1.

même que Santschi, que les fourmis pouvaient parfaitement s'orienter "sous la lumière solaire diffuse". Au lieu de chercher, comme Santschi, un facteur physique dans la lumière céleste dans une région éloignée du soleil, il supposa l'existence d'un sens de l'orientation indépendant des influences extérieures. Il put néanmoins démontrer que ce sens de l'orientation était différent du "sens musculaire" proprioceptif (PIERON, 1904). Bien que jusque dans ses derniers travaux il n'arrivât pas à définir de manière précise ce qu'il entendait par "sens de l'orientation" (CORNETZ, 1925), il resta jusqu'au bout un adversaire acharné des conceptions de Santschi. Il arriva même aux deux adversaires d'abandonner les méthodes de la discussion scientifique pour en arriver à des arguments polémiques. Santschi, plus analyste que Cornetz, exécuta finalement une expérience cruciale qu'il n'arrivera toutefois pas à expliquer, mais qui allait dans la bonne direction: les fourmis poursuivent leur chemin correct même si elles n'observent qu'un petit coin du ciel bleu. "Qu'y a-t-il dans cet espace bleu qui puisse servir de repère aux fourmis?" SANTSCHI (1923, p. 159) put poser cette question mais ne sut pas y répondre.

2. La boussole astronomique: le champ de polarisation céleste

Nous savons aujourd'hui que le mystérieux repère d'orientation du ciel est la lumière céleste polarisée (revue de WEHNER, 1982). Cette polarisation de la lumière céleste est produite par la réflexion de la lumière solaire (non polarisée) sur les molécules chimiques de l'air atmosphérique. Il en résulte un champ de polarisation régulier dont la constitution géométrique en trois dimensions (figure 1) se comprend facilement. Ce champ peut être

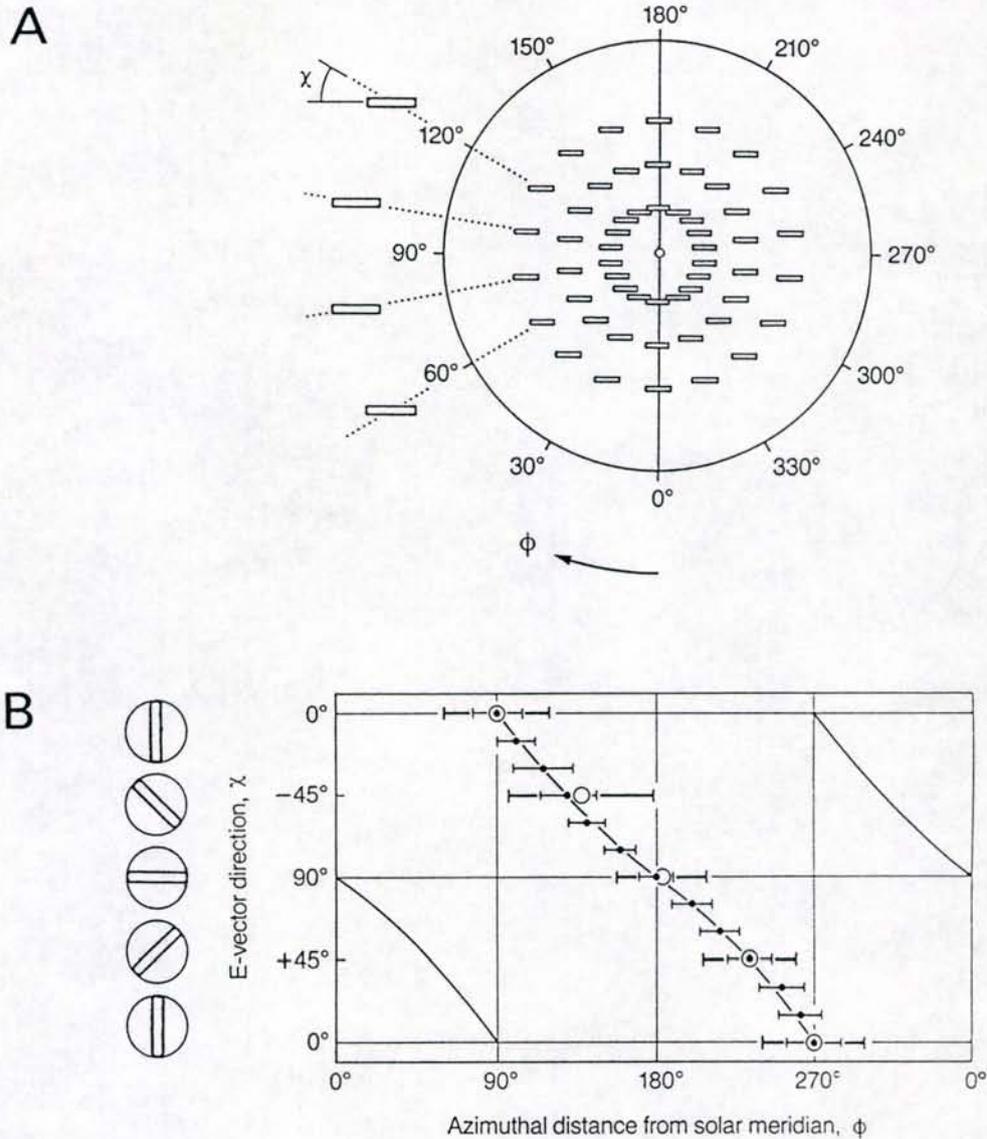


Figure 3. *A. La représentation interne des patterns célestes des vecteurs-e de polarisation (carte céleste) chez l'abeille et la fourmi déduite à partir de données comportementales. La même carte céleste est utilisée par l'insecte pour toutes les élévations du soleil. L'analyse neurophysiologique a montré que cette carte céleste stéréotypée représente la distribution spatiale d'un type spécialisé de récepteur à l'ultra-violet dans une région spécialisée de l'oeil composé des abeilles et des fourmis (POL région). B. La carte céleste de l'abeille et de la fourmi plus détaillée. La fonction χ/ϕ indiquée dans ce diagramme décrit la position azimutale (ϕ) selon laquelle l'insecte estime que n'importe quelle orientation d'un vecteur-e (χ) peut apparaître. La même fonction s'applique à toutes les parallèles de latitude céleste, c'est-à-dire pour toutes les élévations au-dessus de l'horizon, et pour toutes les élévations du soleil. Les valeurs moyennes et les déviations angulaires standard sont données pour $90^\circ < \phi < 270^\circ$. Les cercles pleins et ouverts concernent respectivement les abeilles, *Apis mellifera*, et les fourmis, *Cataglyphis bicolor*.*

A. The bee's and ant's internal representation of the celestial e-vector patterns (celestial map) as deduced from behavioural experiments. The same celestial map is used by the insect for all elevations of the sun. Neurophysiological analysis has shown that this stereotyped celestial map represents the spatial distribution of a specialized type of ultraviolet receptor in a specialized part (POL-area) of the bee's and ant's compound eye.

représenté par des lignes de force du champ de polarisation qui ont l'avantage de pouvoir être projetées en deux dimensions. La figure 2 représente deux telles projections pour deux différentes hauteurs du soleil. Une comparaison des deux projections montre que le champ de polarisation céleste change en fonction des coordonnées du soleil. Ce qui ne change pas, c'est la ligne de symétrie de la projection, formée par la projection du méridien solaire et du méridien antisolaire.

3. La carte céleste neurale: analyse du comportement

Les fourmis (*Cataglyphis*: WEHNER, 1982) et les abeilles (*Apis*: WEHNER & ROSSEL, 1985; ROSSEL & WEHNER, 1987) utilisent le champ de la polarisation céleste comme boussole d'orientation. Il est possible de montrer une portion du ciel (10° de diamètre) aux insectes, à l'aide d'un petit laboratoire optique spécialement construit. On ne leur montre ainsi qu'une seule direction des lignes de force (figure 2A et B) du champ de polarisation céleste. On constate alors que les insectes sont toujours dotés du pouvoir d'orientation, mais la direction suivie diffère alors d'un certain angle (ϵ) de la direction théorique, quantité dépendant de la position du ciel montré. Cette erreur montre que les insectes n'estiment pas la direction réelle du champ de force de polarisation de l'espace observé, mais une direction fictive différant horizontalement de ϵ° de la direction réelle. A partir de ces valeurs (ϵ) on peut reconstruire point par point l'image interne du ciel chez les insectes. Celle-ci est reproduite schématiquement dans la figure 3A et en détail dans la figure 3B (pour des explications plus complètes voir WEHNER, 1989).

4. La carte céleste neurale: analyse neurophysiologique

Les recherches neuroanatomiques et neurophysiologiques des travaux éthologiques ont conduit aux résultats suivants:

1. Les cellules visuelles de la rétine jouent le rôle d'analyseur de la lumière polarisée. Le rôle d'analyseur provient de l'orientation des molécules de rhodopsine dans la membrane des cellules visuelles.
2. Seuls les récepteurs de la lumière ultra-violette (récepteurs UV) participent à la formation de la carte céleste interne.
3. La carte céleste interne établie par les expériences de comportement (figure 3A) consiste en une répartition géométrique de récepteurs UV spécifiques dans une région spécialisée de la périphérie dorsale de l'oeil.

*B. The bee's and ant's celestial map in more detail. The χ/ϕ -function depicted in this diagram describes the azimuthal position (ϕ) at which the insect expects any particular e-vector orientation (χ) to occur. The same χ/ϕ -function applies to all parallels of celestial latitude, i.e. to all elevations above the horizon, and to all elevations of the sun. For $90^\circ \leq \phi \leq 270^\circ$ mean values and standard deviations are given. Filled and open symbols refer to bees, *Apis mellifera*, and ants, *Cataglyphis bicolor*, respectively.*

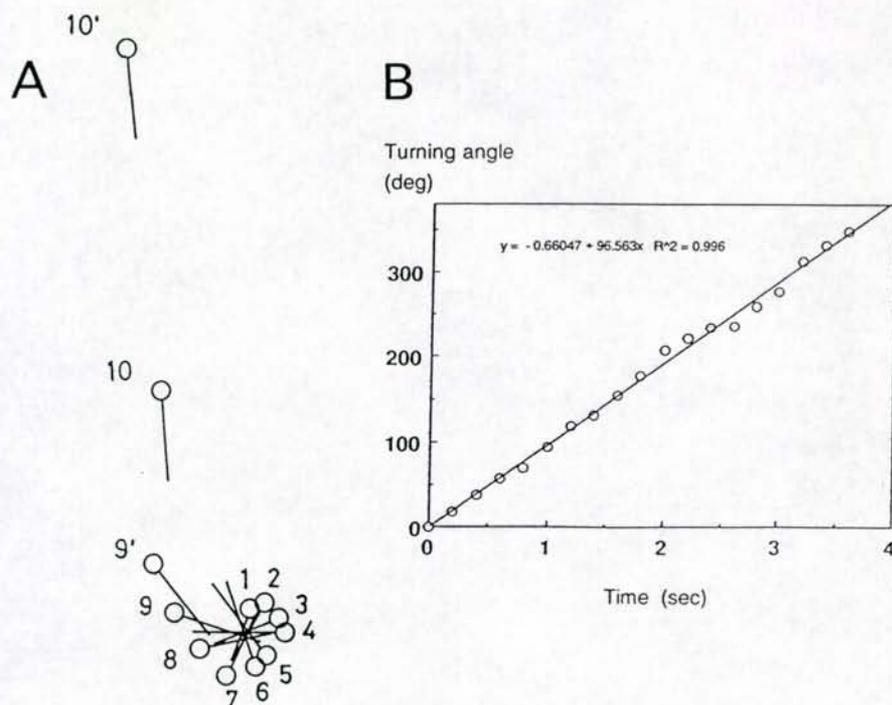


Figure 4. Composantes de rotation des déplacements de la fourmi argentée du Sahara, *Cataglyphis bombycina*. Chez cette espèce, aucun déplacement angulaire n'apparaît pendant les phases de déplacements linéaires (semblables au parcours d'une flèche). Les données sont extraites d'enregistrements vidéo d'ouvrières de fourmis en train de fourrager. A. Exemple de composantes de rotations (1-9') et de translation (10-10') d'un déplacement vers l'avant. Les cercles ouverts indiquent les positions successives de la tête de la fourmi. Les intervalles de temps sont de 0.4 s entre 1-2, 2-3, etc., et de 0.2 s entre 10-10'. B. Taux angulaires de mouvement lors de tours complets (360°). B est tiré de WEHNER, FUKUSHI & WEHNER (1992).

Rotatory components of movement in the Saharan silver ant, Cataglyphis bombycina. In this species no angular movements occur during the dart-like linear components of movement. Data are taken from video recordings of foraging worker ants. A. Example of rotatory (1-9') and subsequent linear components of forward movement (10-10', continued). The open circles indicate the head positions of the ant. Time intervals 1-2, 2-3, etc. 0.4 s, 10-10' 0.2 s. B. Angular rates of movement during full (360°) turns. B is taken from WEHNER, FUKUSHI & WEHNER (1992).

4. Cette région dorsale des deux yeux est nécessaire et suffisante pour la perception complète du champ polarisé céleste (région POL).
5. De nombreuses spécialisations neurales augmentent, dans la région POL, la sensibilité des récepteurs et des neurones qui lui sont associés.

Les yeux de *Cataglyphis* et *Apis* sont donc des yeux boussole dans la vraie signification du terme (l'oeil boussole): la géométrie des récepteurs correspond dans le sens d'un "matched filter" à la géométrie du champ de polarisation du ciel. Il n'existe en réalité aucune concordance effective entre ces deux géométries, mais la représentation interne, statique, des récepteurs et la représentation externe, dynamique, du ciel correspondent dans leurs fondements.

5. Hypothèse de "balayage": fonctionnement de la carte neurale

Selon notre hypothèse "balayage", la détermination d'une direction a lieu par rotation de la carte céleste neurale interne par rapport au champ de polarisation céleste externe. L'insecte a ainsi la possibilité de déterminer le moment où il se trouve exactement dans la direction du plan de symétrie céleste. C'est à ce moment là que la carte céleste neurale interne correspond optimalement au champ de polarisation externe. On peut directement observer pendant la marche rectiligne de *Cataglyphis bombycina* les mouvements de rotation de l'insecte (figure 4; WEHNER, FUKUSHI & WEHNER, 1992).

6. Dans le cerveau: les cellules nerveuses "boussole"

On trouve dans le deuxième ganglion optique du cerveau des cellules nerveuses qui reçoivent la somme des excitations des cellules UV de la région POL (PETZOLD & LABHART, 1992). Cette excitation atteint son maximum lorsque le plan de symétrie du champ de polarisation céleste coïncide avec l'axe de symétrie de la carte neurale de polarisation. L'excitation change graduellement lors de la rotation de l'insecte hors de l'axe de symétrie céleste. On peut ainsi dire que les cellules POL sont de véritables cellules boussole.

Les cellules POL projettent une très forte arborescence de dendrites vers le deuxième ganglion optique contralatéral. Je propose l'hypothèse suivante pour expliquer cette projection contralatérale: elle pourrait servir à coordonner l'information de la polarisation céleste (provenant de la partie contralatérale de la région POL) avec l'information de la couleur (provenant de la partie ipsilatérale de la région SPECTRAL). En effet, l'information de la couleur du ciel permet de distinguer entre le méridien solaire et l'antiméridien solaire du plan de symétrie céleste.

Summa summarum: le cerveau de l'insecte traduit l'information spatiale de la polarisation céleste en un code de temps. Ainsi des régions commutatrices du cerveau, sensibles aux mouvements et déjà utilisées pour d'autres fonctions, peuvent être utilisées pour la navigation céleste.

REFERENCES

- Brun, R., 1914. *Die Raumorientierung der Ameisen*. G. Fischer, Jena.
 Cornetz, V., 1914. *Les Explorations et les Voyages des Fourmis*. E. Flammarion, Paris.
 Cornetz, V., 1925. Un anniversaire: l'expérience de Piéron. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord* 16: 132-145.
 Fabre, J.H., 1879. *Souvenirs Entomologiques*. 1. série. Paris, C. Delagrave
 Lubbock, J., 1884. *Ants, Bees and Wasps*. Kegan, Paul, Trench, Trubner, London.
 Petzold, J. and T. Labhart, 1992. Anatomical properties of polarization-opponent interneurons in the cricket visual system. *Proc. Neurobiol. Conf. Göttingen* 20: 304.

- Piéron, H., 1904. Du rôle du sens musculaire dans l'orientation de quelques espèces de fourmis. *Bull. Inst. Gen. Psychol.* 4: 168-186.
- Rossel, S. and R. Wehner, 1987. The bee's e-vector compass. In: *Neurobiology and Behavior of Honeybees* (R. Menzel, A. Mercier, Eds.) pp. 76-93, Springer, Berlin, New York.
- Santschi, F., 1911. Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez les fourmis. *Rev. Suisse Zool.* 19: 305-338.
- Santschi, F., 1923. L'orientation sidérale des fourmis, et quelques considérations sur leurs différentes possibilités d'orientation. *Mém. Soc. Vaudoise Sci. Nat.* 4: 137-175.
- Wehner, R., 1982. Himmelsnavigation bei Insekten. Neurophysiologie und Verhalten. *Neujahrsbl. Naturforsch. Ges. Zürich* 184: 1-132.
- Wehner, R., 1989. The hymenopteran skylight compass: Matched filtering and parallel coding. *J. exp. Biol.* 146:63-85.
- Wehner, R., T. Fukushi and S. Wehner, 1992. Rotatory components of movement in high-speed desert ants, *Cataglyphis bombycina*. *Proc. Neurobiol. Conf. Göttingen* 20: 303.
- Wehner, R. and B. Lanfranconi, 1981. What do the ants know about the rotation of the sky? *Nature* 293: 731-733.
- Wehner, R. and S. Rossel, 1985. The bee's celestial compass - a case study in behavioural neurobiology. *Fortschr. Zool.* 31: 11-53.