

1985

D.E.S.S. d'Informatique documentaire

CHFS

NOTE DE SYNTHÈSE :

***LA VISION
CHEZ LES INSECTES***

Promotion : 84-85

M.F. BRICHE



Le thème de cette note de synthèse a été déterminé avec monsieur Louis CAILLÈRE, professeur responsable du laboratoire d'éthologie, dans le département de Biologie animale et Ecologie de l'université Claude BERNARD.

Je tiens à remercier monsieur CAILLÈRE, pour sa collaboration et ses conseils qui m'ont permis d'élaborer cette synthèse.

SOMMAIRE

PRESENTATION DU SUJET

=====

PREMIERE PARTIE : RECHERCHE BIBLIOGRAPHIQUE

=====

- A - Recherche manuelle
- B - Recherche automatisée
 - 1) PASCAL
 - a) Présentation
 - b) Interrogation
 - 2) BIOSIS
 - a) présentation
 - b) Interrogation
- C - Pertinence des documents
- D - Commande des documents
- E - Discussion

DEUXIEME PARTIE : SYNTHESE

=====

- A - Introduction
- B - Brefs rappels sur la physiologie de la vision chez les Insectes
- C - Etude de quelques paramètres permettant de mesurer les capacités visuelles des yeux composés d'Insectes
 - 1) Champ visuel monoculaire
 - a) Méthodes de mesure
 - i) Méthode optique
 - ii) Méthode histologique
 - b) Résultats Discussion
 - 2) Champ visuel binoculaire
 - a) Méthodes de mesure
 - b) Résultats Discussion
 - 3) Stéréoscopie
 - a) Mise en évidence
 - i) Principe
 - ii) Dispositif expérimental
 - b) Résultats Discussion

- 4) Acuité visuelle
 - a) Méthode de mesure
 - b) Résultats
 - c) Facteurs entrant en jeu dans l'acuité visuelle
 - i) Angle interommatidien
 - ii) Sensibilité directionnelle

D - Vision des formes

- 1) Méthode d'étude
 - a) Dispositif expérimental
 - b) Protocole experimental
- 2) Résultats Discussion

E - Aspect comportemental de la vision des Insectes

- 1) Rôle de la vision dans la fonction alimentaire
 - a) Prédation
 - b) Recherche de nourriture
- 2) Rôle de la vision dans la fonction de reproduction
 - a) Recherche d'un partenaire
 - b) Recherche d'un lieu de ponte
- 3) Autresrôle de la vision
 - a) Orientation
 - b) Evitement des obstacles

F - Discussion Conclusion

TROI SI EME PARTIE : BI BLI OGRAPHIE

=====

PRESENTATION DU SUJET

=====

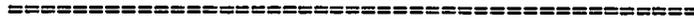
Chaque être vivant agit en liaison avec son environnement, concret ou vécu, propre à son espèce. Les relations entre l'animal et son environnement s'effectuent grâce à la perception par les organes sensoriels d'un certain nombre de stimuli optique, chimique, acoustique, tactile ou électrique émis dans le milieu.

Pour beaucoup d'espèces comme l'Homme et la majorité des Insectes le stimulus visuel est prépondérant. Il n'est donc pas étonnant qu'un grand nombre de travaux aient été menés à propos de la vision des Mammifères et de celle des Insectes.

Chez ces derniers le domaine visuel a fait l'objet de multiples études aussi bien en ce qui concerne les couleurs, les formes, le mouvement en tant que stimuli que les mécanismes physiologiques et comportementaux qui leur sont associés.

Le but de ce travail a été d'effectuer un recensement des techniques actuelles d'étude de la vision chez les Insectes et de dresser un bilan des résultats expérimentaux des travaux concernant la perception du mouvement et des formes.

PREMIERE PARTIE : RECHERCHE BIBLIOGRAPHIQUE



A - Recherche manuelle

Cette recherche sur place dans différentes bibliothèques lyonnaises (bibliothèque interuniversitaire de LYON I, bibliothèque du Laboratoire d'Eco-Ethologie de LA DOUA, bibliothèque municipale de LA PART-DIEU) a permis de glaner les éléments les plus généraux correspondant à mon centre d'intérêt pour cette synthèse et qui m'ont aidée à élaborer une stratégie de recherche sur les bases de données.

B - Recherche automatisée

Les bases de données couvrant le domaine de la biologie animale sont peu nombreuses, de plus elles sont souvent très orientées dans le sens de la physiologie humaine ou de la biologie moléculaire. Les bases PASCAL et BIOSIS m'ont semblé être les plus aptes à fournir le maximum de renseignements pertinents sur le sujet de cette note de synthèse.

1) PASCAL

a) Présentation

PASCAL est une base de données bibliographiques multidisciplinaire élaborée par le CDST -centre de documentation scientifique et technique- en co-production avec de nombreux autres organismes français ou étrangers. Cette base regroupe environ 4,9 millions de références dans le domaine scientifique et technique couvrant les disciplines de la physique et de la chimie, les sciences naturelles et la médecine, les sciences appliquées et les technologies. Les documents répertoriés sont constitués en majorité par des articles de périodiques, mais également par des thèses, des comptes-rendus de congrès, des rapports, des brevets et quelques ouvrages principalement français ou russes.

b) Interrogation

PASCAL est disponible entre autres sur le serveur français TELESYSTEME dont les installations se trouvent dans les Alpes-Maritimes.

Le logiciel d'interrogation est QUESTEL, il permet une fois la base PASCAL choisie, de sélectionner des références bibliographiques à partir du contenu de chaque rubrique notamment par le nom du ou des auteurs et surtout à l'aide de descripteurs et d'unitermes.

Les descripteurs appelés aussi mots-clés sont des mots choisis au moment de l'indexation dans un lexique, ils appartiennent donc à un langage contrôlé. Rencontrés au singulier ou au pluriel, ce sont des mots simples ou des mots composés.

Les unitermes sont des termes simples toujours au singulier extraits du champ titre ou résumé, ils appartiennent à un langage libre.

Le sujet portant sur la vision des insectes, les mots-clés utilisés pour commencer la recherche automatisée ont été les descripteurs INSECTE , INSECTES, INSECTA, et VISION, OEIL, VI SUEL ??? . (Le logiciel QUESTEL permet d'utiliser la troncature simple ?). Sous le terme VI SUEL??? se trouvent symbolisés les termes VI S'EL, VI SUELS, VI SUELLE, VI SUELLES.

Stratégie adoptée

Etape 1: VISION OU OEIL OU VISUEL???

== 54 688 références

Etape 2: INSECTE OU INSECTES OU INSECTA

== 79 708 références

Etape 3: 1 ET 2

== 1 154 références

A ce niveau les références sont trop nombreuses, il a donc fallu resserrer la recherche sur les points spécifiques de la vision qui correspondent au sujet : la reconnaissance des formes , du mouvement, le contraste, la vision binoculaire et les techniques d'étude de la vision chez les insectes.

Etape 4: 3 ET VISION FORME

== == 33 références

Etape 5: 3 ET (RECONNAISSANCE MOUVEMENT OU VISION MOUVEMENT)

== 57 références

Etape 6: 3 ET (CONTRASTE OU BINOCULAIRE)

==14 références

Etape 7: 3 ET MOUVEMENT STIMULUS

== 3 références

Etape 8: 4 OU 5 OU 6 OU 7

== 98 références

Etape 9: 3 ET (ROBOTIQUE OU AUTOMATE)

== 0

Etape 10: 3 ET ORDI NATEUR

== 0

Etape 11::3 ET (PILOTAGE OU TELEDETECTI ON)

== 0

Etape 12: 3 ET METHODE D'ETUDE

== 8 références

Etape 13: 8 ET (COMPORTEMENT PREDATEUR OU CAPTURE)

== 2 références

Etape 14: 8 ET (ODONATA OU LI BELLULE?)

== 3 références

Le logiciel d'interrogation QUESTEL permet d'effectuer une recherche sur le texte des références sélectionnées. Ainsi afin de réduire le nombre de références une recherche sur le champ LANGUE des termes ENG, FRE et GER a été faite.

Etape 15: TX 8 /LA RCH ENG

== 79 références

Etape 16: TX 8 /LA RCH FRE

== 8 références

Etape 17: TX 8 /LA RCH GER

== 4 références

Etape 18: 15 OU 16 OU 17

==91 références

Cete réduction a éliminé seulement 14,8% des références pour ne laisser que les documents exploitables du point de vue de la langue.

Les références ont ensuite été éditées off-line.

2) BIOSIS

a) Présentation

Cette base de données produite aux ETATS-UNIS à partir des BIOLOGICAL ABSTRACTS couvre tout le domaine biologique et en particulier la médecine. Elle regroupe environ 3,8 millions de références traitant pour l'essentiel des disciplines zoologiques, de la recherche médicale et de l'instrumentation. Les sources de production de son fonds bibliographique sont constituées en majorité par des articles de périodiques, mais également par des actes de congrès, des rapports de recherche et des extraits d'ouvrages.

b) Interrogation

BIOSIS a été interrogée sur le serveur suisse DATASTAR basé à BERNE. Le logiciel d'interrogation est STAIRS. Les modes d'accès aux références bibliographiques comportent en plus des éléments codés particuliers à BIOSIS : les " concept codes " et les " biosystematic codes ".

Ces éléments permettent respectivement d'accéder directement à la partie du fichier qui contient les références spécifiques au sujet et de sélectionner parmi la classification la classe, famille, genre, ou espèce désirée.

Stratégie adoptée

Etape 1 : 64 072.CC.
== 2 632 références

Le "concept code" utilisé correspond à l'entomologie expérimentale.

Etape 2 : 07003.CC.
== 91 937 références

Le concept est ici celui de comportement perceptuel.

Etape 3 : 1 AND 2
== 374 références

Etape 4 : VISION OR OPTIC OR EYE OR VISUAL\$
== 53 851 références

Le \$ correspond à la troncature sur le logiciel d'interrogation STAIRS.

Etape 5 : 3 AND 4
== 8 références

Etape 6 : SHAPE
== 13 251 références

Etape 7 : 5 AND 6
== 0

Etape 8 : MOTION OR MOVEMENT
== 337 787 références

Etape 9 : 5 AND 8
== 3 références

Etape 10 : ..P 5 /ALL/ doc = 1-8

En regard du petit nombre de références la commande des documents a été exécutée on-line.

C - Pertinence des documents

```

=====
(                               :           :           )
(                               : PASCAL   : BIOSIS   )
(                               :-----:-----)
(                               :           :           )
( Nombre de documents extraits :    106   :     8    )
(                               :           :           )
( Nombre de documents pertinents :     40   :     0    )
(                               :           :           )
( Taux de pertinence           :    38 %  :     0 %  )
(                               :           :           )
( Taux de bruit                 :    62 %  :    100 % )
(                               :           :           )
=====

```

Si le taux de pertinence de l'interrogation de la base de données PASCAL correspond à une valeur tout à fait correcte, celui de l'interrogation de BIOSIS est décevant. Les documents sélectionnées par BIOSIS ne traitent que des aspects génétiques ou neurophysiologiques de la vision des insectes.

D - Commande des documents

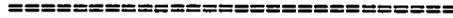
La recherche sur place à Lyon à la bibliothèque interuniversitaire de LYON I et celle du laboratoire d'Eco-Ethologie de LA DOUA n'a fourni qu'un petit nombre de documents, par contre la majorité des articles se trouvaient disponibles à Paris, soit à la bibliothèque interuniversitaire de JUSSIEU, soit à la bibliothèque du CNRS (70 % des références). Il a été cependant nécessaire de passer par le prêt interuniversitaire pour 15 % des références.

E - Discussion

La recherche automatisée demande un minimum de temps, encore faut-il connaître la base de données interrogée. PASCAL présente l'avantage d'être simple d'accès et aussi de permettre une interrogation en langue française. Les codes de la base de données BIOSIS semblent à priori un bon moyen d'accéder rapidement à l'information désirée, donc de réduire au maximum le taux de silence. Dans la stratégie adoptée, la réduction est maximum, mais le bruit ^{est} aussi maximum, ce qui n'est pas précisément meilleur, puisqu'aucune référence ne correspond au sujet.

Tout cela montre qu'une recherche bibliographique automatisée demande une bonne connaissance du logiciel d'interrogation, de la base de données en particulier de la nature de son fond et de son mode d'indexation, et bien entendu, du sujet.

DEUXIEME PARTIE : SYNTHESE



A - Introduction

Si nous examinons le règne animal, nous pouvons observer une grande variété de dispositifs permettant de capter les signaux optiques du milieu environnant.

Il convient de distinguer deux catégories de perception des stimuli visuels : la photoréception et la vision.

La photoréception permet à l'animal de capter la présence d'énergie lumineuse, elle est apparue souvent chez les formes primitives du règne animal comme chez les Plathelminthes ou les Annélides.

La vision est un processus beaucoup plus élaboré qui suppose la formation d'images et l'analyse des informations qu'elles contiennent. Le processus visuel est, de ce fait apparu plus tard dans l'évolution en parallèle avec l'importance et la complexité croissante des structures nerveuses.

Les deux principaux dispositifs visuels existants sont :

- petite ouverture et système réfringent comme chez les Mollusques ou les Primates.
- large ouverture et système réfringent réduit comme chez les Arthropodes dont les yeux sont pour la majorité d'entre eux des yeux composés. (GAUMONT, 1980).

B - Brefs rappels sur la physiologie de la vision chez les Insectes

Les yeux composés des Insectes sont des yeux formés d'un grand nombre d'unités : les ommatidies. Celles-ci par leur juxtaposition, donnent un aspect "à facettes" aux yeux de l'Insecte. Les ommatidies, partie réceptrice, sont solidaires du système nerveux par l'intermédiaire des lobes optiques.

Rayonnant à partir d'une calotte convexe, elles permettent la transformation des rayons lumineux en signaux électriques, données analysables par le système nerveux. C'est grâce au degré de complexité plus ou moins élevé de ce dernier que la discrimination du mouvement, des formes, des couleurs est possible chez de nombreux Insectes.

L'unité structurale de l'oeil composé, l'ommatidie, comprend en avant un système optique puis la partie réceptrice proprement dite.

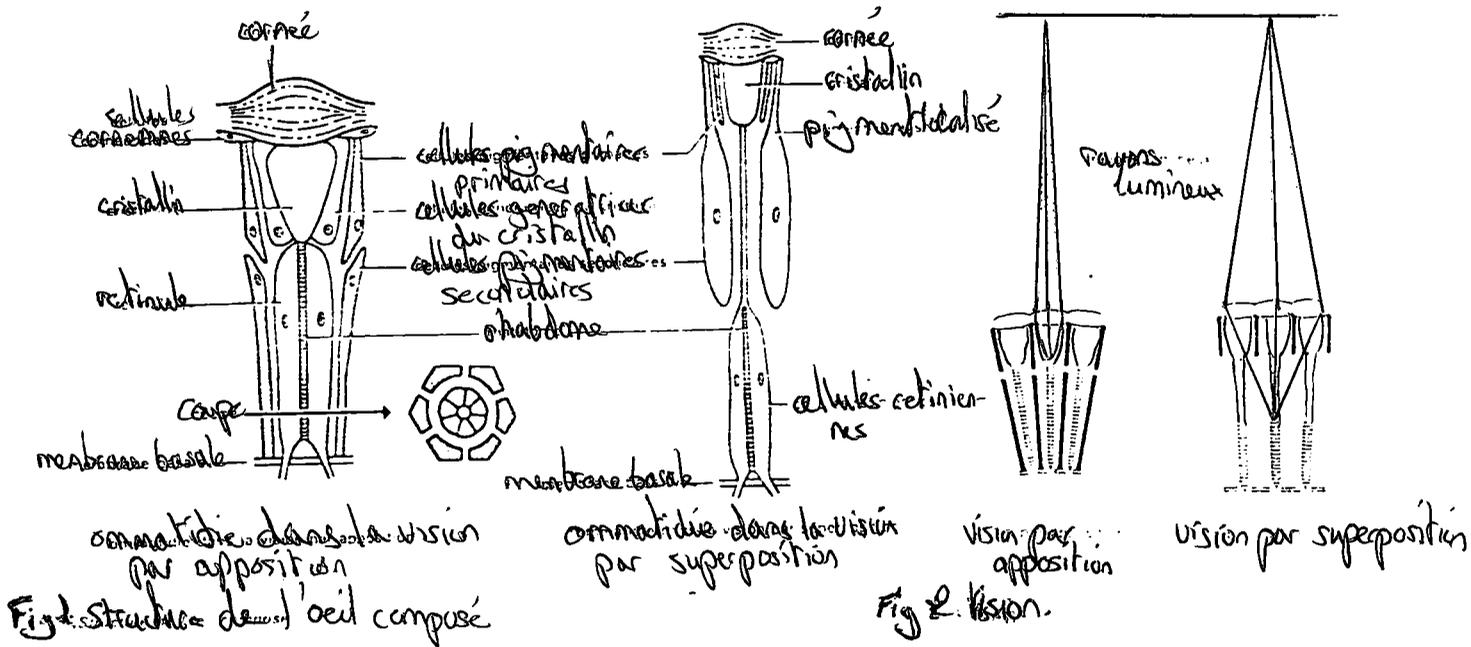
Le système optique est constitué par une cornée externe transparente formée à partir de la cuticule et, d'un cône cristallin qui guident les rayons lumineux jusqu'à l'axe sensible de l'ommatidie : le rhabdome.

La partie réceptrice ou réticule est composée d'une huitaine de

cellules groupées autour du rhabdome. Chacune de ces cellules est en rapport avec une fibre nerveuse.

L'ensemble est gainé d'un manchon plus ou moins continu de cellules pigmentaires.

Du fait de la disposition de ces cellules pigmentaires deux types de vision peuvent être observés chez les Insectes : la vision par apposition et la vision par superposition.



Dans la vision par apposition souvent rencontrée chez les espèces diurnes, les cellules pigmentaires entourent l'ommatidie sur toute sa longueur, ainsi seuls les rayons lumineux qui pénètrent perpendiculairement à la surface de la cornée sont enregistrés par l'animal (cf Fig 1 et Fig 2)

Au contraire dans la vision par superposition la gaine de cellules pigmentaires est discontinue, le rhabdome reçoit non seulement les rayons lumineux qui pénètrent dans son propre système optique, mais aussi les rayons obliques provenant des ommatidies avoisinantes.

La frontière entre ces deux types de vision n'est pas strictement établie; en effet chez certains espèces crépusculaires les pigments sont capables de migration, l'oeil fonctionne alors tantôt en vision par apposition (vision diurne) tantôt par superposition (vision nocturne).

Le dispositif optique réalisé par l'ommatidie donne une image renversée

d'une partie du champ visuel, mais cette image n'est pas perçue par l'Insecte, car les rétines n'enregistrent guère qu'un point lumineux et, c'est l'ensemble de ces points qui donne l'image réellement vue par l'animal; (théorie de la mosaïque, EXNER, 1891). (GALIFRET, 1980)

C - Etude de quelques paramètres permettant de mesurer les capacités visuelles des yeux composés d'Insectes

Comme tout système de détection, le système perceptuel de la vision des Insectes est soumis à des limitations d'ordre physique. Celles-ci réduisent considérablement les capacités théoriques du système visuel, (SNYDER, 1977).

1) Le champ visuel monoculaire

Le champ visuel monoculaire est par définition, la portion d'espace perçue par l'oeil de l'animal.

a) Méthodes de mesure

i) Méthode optique.

Quand nous observons les yeux composés d'un Insecte sous une lumière incidente, ceux-ci font apparaître une tache noire à leurs surfaces. Cette tache noire appelée pseudo-pupille est due au fait que les cellules pigmentaires qui entourent les cônes cristallins forment à la partie distale de l'ommatidie, une couronne de pigment très noire qui absorbe toutes les radiations lumineuses. Ce sont alors les images virtuelles de toutes ces structures sombres agrandies et superposées au centre de la courbure de l'oeil qui donnent naissance à cette tache noire, circulaire, bien visible à la surface de l'oeil de nombreux Insectes, (cf Fig 3), (FRANCESCHINI & KIRSCHFELD, 1971).

La mesure des différentes positions de la pseudo-pupille permet de tracer les limites du champ visuel de l'Insecte.

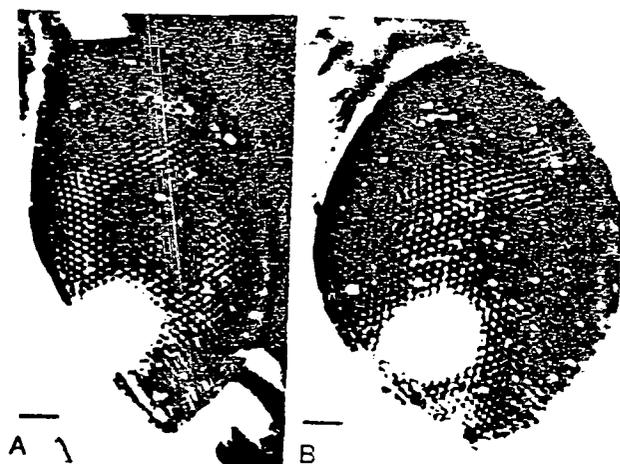


Fig 3 : Pseudo-pupille de l'oeil gauche de *Myrmecia gulosa* à 0°, A et 10° B
Le segment représente 100 µ

Pour cela il est nécessaire d'utiliser un *appareil géométrique* spécial le "lambinoscope"; (cf Fig 4).

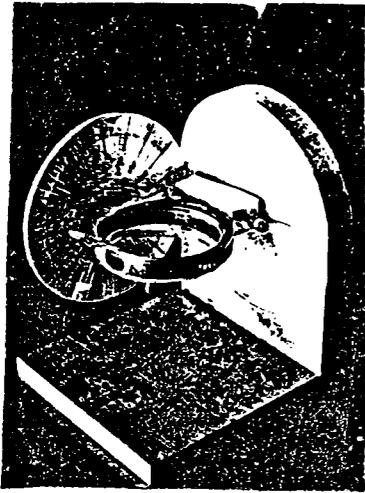


Fig 4 : Le "lambinoscope"

Cet appareil est formé de deux cercles identiques, *mais dont il'un est mobile, gradués en degrés, disposés perpendiculairement l'un à l'autre.* Dans l'angle droit formé par ces deux disques se *trouvent un anneau* pivotant sur 360°. Des fibres optiques souples et *mobiles permettant* l'éclairage dans toutes les positions imaginables, de l'animal. L'animal testé se trouve sur un tige métallique solidaire de l'*anneau*. Le dispositif en son entier, est observé au microscope à faible grossissement ou à la loupe binoculaire. Pour chaque position des fibres optiques, l'anneau supportant l'animal subit une oscillation de 20 en 20°. Ceci a pour résultat la définition sur un plan vertical de tous les axes du champ visuel, puis la même méthode est appliquée dans le plan horizontal; (JEANROT, 1977; VIA, 1977).

ii) Méthode histologique

C'est une méthode très couramment employée *dont le* principe repose sur l'observation de coupes d'yeux *composés d'Insectes.* Les échantillons subissent différents bains fixateurs, *déshydratants..* puis inclus dans la paraffine pour permettre d'effectuer *les coupes* au microtome. Ces coupes subissent à leur tour, *divers traitements* pour permettre leurs observations au microscope. (MARTOJA, 1967) Sous le microscope un certain nombre de mesures, *angulaires - en particulier,* sont effectuées, (angle entre le plan sagittal de l'animal et l'axe de l'ommatidie la plus externe...), (GOULET, 1977).

b) Résultats Discussion

Les deux méthodes de mesure du champ visuel donnent sensiblement les mêmes valeurs; comme le montrent les travaux effectués sur la mouche Calliphora, par BURKARDT & DE LA MOTTE & SEITZ (1966); SEITZ (1968) ou ceux sur le grillon Nemobius GOULET (1977).

Le champ visuel couvert par l'oeil de l'Insecte, se place entre des valeurs angulaires oscillant entre 68° et 225° dans le plan horizontal, et entre 84° et 245° dans le plan vertical; (HOCKING, 1964). Les valeurs les plus faibles ont été trouvées chez un thysanoptère Haplotrips pour le champ visuel horizontal, et chez un diptère Simuli pour le champ visuel vertical. Il semble qu'un orthoptère Ranatra linearis détienne le record d'étendue du champ visuel avec 225° dans le plan horizontal et 245° dans le plan vertical; (CLOAREC, 1971).

Le champ visuel est donc très variable d'une espèce à l'autre, il dépend des caractéristiques physiques des yeux composés. Taille, forme, position des yeux sur la capsule céphalique, nombre et taille des ommatidies sont autant de facteurs limitant les capacités théoriques du système visuel des Insectes.

Il existe des différences d'étendue du champ visuel non seulement du point de vue interspécifique, mais également du point de vue intraspécifique entre male et femelle, ou pour un même individu au cours de son ontogénèse. Ainsi les travaux de MAZCK HIN PORSHNYAKOV, (1973) et de HOCKING (1964) mettent en évidence une différence d'étendue du champ visuel, entre male et femelle attribuée à un dimorphisme sexuel au niveau de la taille et de la forme des yeux composés de certains Hyménoptères.

2) Champ visuel binoculaire

Il s'agit de la portion de l'espace perçue en commun par les deux yeux.

a) Méthodes de mesure

La méthode optique et la méthode histologique utilisées précédemment s'appliquent également, en effet le champ visuel binoculaire est représentée par la zone de recouvrement des deux champs visuels monoculaires.

b) Résultats Discussion

Les valeurs angulaires de l'espace de recouvrement varient suivant les espèces entre 0° et 94°.

Un écart nul correspond à une vision purement monoculaire rencontrée chez le Thysanoptère Haplotrips leucanthemi ou l'Hyménoptère Anasa tristis; (HOCKING, 1964). Ces animaux possèdent des yeux composés relativement écartés l'un de l'autre, ce qui est probablement l'explication de cette absence de vision binoculaire; (GOULET, 1977). A l'opposé la Notonecte - Notonecta glauca - possède apparemment le record d'étendue de champ visuel binoculaire avec 94° de recouvrement; (BUDDENBROCK VON, 1952; BURK HARDT, 1973).

Cependant la plupart des Insectes ont une vision binoculaire moyenne de l'ordre d'une quarantaine de degrés comme chez le grillon Nemobius sylvestris (cf Fig. 5). JEANROT, 1977).

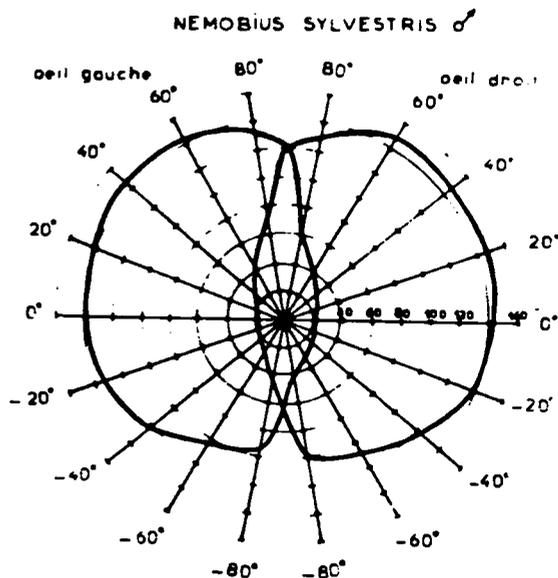


Fig 5 : Représentation du champ visuel de Nemobius sylvestris male.

BURK HARDT, (1973) a élaboré toute une théorie sur la vision binoculaire, et établi un modèle complexe de représentation pour illustrer le recouvrement binoculaire. (GOULET, (1977), un peu plus tard, a appliqué sa théorie au champ visuel du grillon - Nemobius sylvestris - de l'ordre des Orthoptères. Dans sa représentation (cf Fig. 6) nous pouvons distinguer les centres optiques d'où divergent les axes visuels perçus par chaque oeil; ainsi les figures triangulaires représentent les champs monoculaires propre à chaque oeil, tandis que les quadrilatères illustrent la zone de recouvrement des champs visuels monoculaires donc le champ binoculaire.

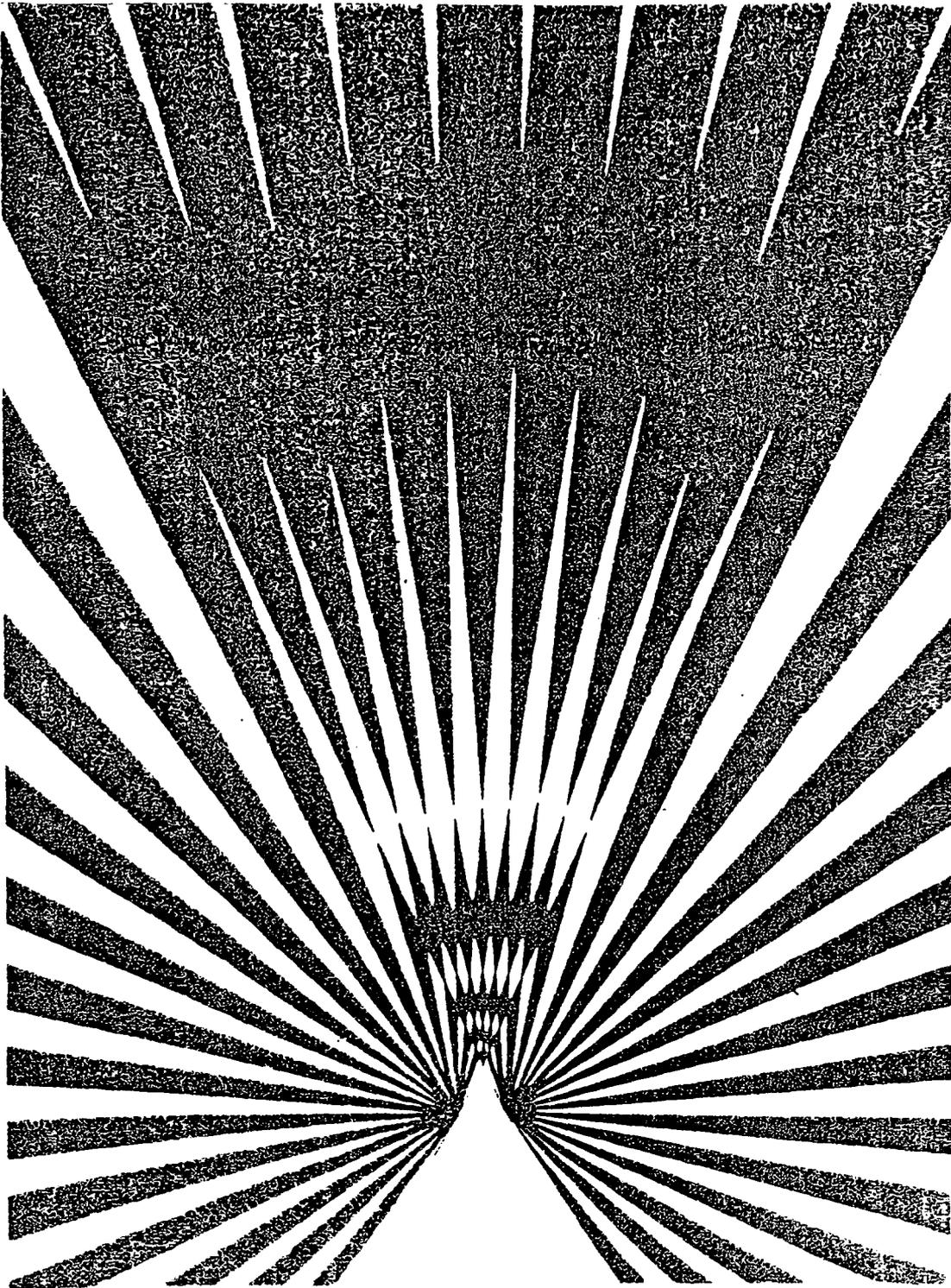


Fig. 6 : Représentation du champ visuel total de Nemobius sylvestris selon le modèle de BURK HARDT

La valeur du champ visuel binoculaire dépend des structures morphologiques de l'oeil. La convexité de l'oeil, sa position plus ou moins frontale, l'écart interoculaire sont autant de facteurs qui limitent les capacités théoriques du champ visuel binoculaire. (CHMURZYŃSKI, 1963; PRITCHARD, 1966; MAZOKHIN-PORSNYKOV, 1969; MALDONADO & BARROS-PITA, 1970; BURKHARDT, 1973; GOULET, 1977).

De nombreux auteurs se sont penchés sur le problème de la vision binoculaire, en particulier du point de vue fonctionnel mettant en évidence l'importance de la binocularité dans les comportements de capture de multitude d'insectes prédateurs entre autres les larves d'Aeschna (BALDUS, 1926; FRIEDELICH, 1931; PRITCHARD, 1966; HOPPENHEIT 1963, ETIENNE, 1977), d'Agriion (CAILLERE, 1974), la ranatre (CLOAREC, 1971) ou la mante religieuse (MALDONADO & LEVIN, 1967; MALDONADO & BARROS-PITA, 1970; MALDONADO & RODRIGUEZ, 1972, ROSSEL, 1980).

La vision binoculaire joue également un grand rôle dans les réactions d'orientation vers un stimulus chez la mouche (VIRSIK & BURKHARDT, 1976; COLLETT, 1980) ou chez l'abeille (WEHNER & FLATT, 1976).

Il semble que la largeur du champ visuel binoculaire, tout comme celle du champ monoculaire, puisse être corrélée avec le mode de vie de l'insecte considéré.

3) La stéréoscopie

Celle-ci découle directement de la notion de binocularité; il s'agit de l'impression de relief induit par la superposition des deux images planes perçues par chaque oeil à facettes.

a) Mise en évidence

i) Principe

ROSSEL (1983) a étudié la notion de stéréoscopie chez la mante religieuse en utilisant les réactions comportementales de cet animal.

ii) Dispositif expérimental

La mante, la tête tournée vers le bas, s'accroche à un cercle en carton, mobile, à l'aide de ses pattes, elle est libre d'exécuter des mouvements du corps, sauf dans sa partie thoracique qui est fixée à une tige métallique. Une lame de verre à bords parallèles puis deux prismes symétriques par rapport au plan sagittal de l'animal est placé juste au niveau des yeux laissant libres pour une éventuelle capture les pattes ravisseuses. Les prismes permettent d'augmenter la disparité binoculaire donc la notion profondeur perçue par la mante.

La proie, une mouche vivante est fixée au bout d'une tige métallique, mue par un moteur dans un plan horizontal de gauche à droite et d'avant en arrière.

L'ensemble du dispositif est placé sur un fond quadrillé qui sert d'échelle de références, et filmé par deux caméras vidéo placées en surplomb; (cf Fig. 7)

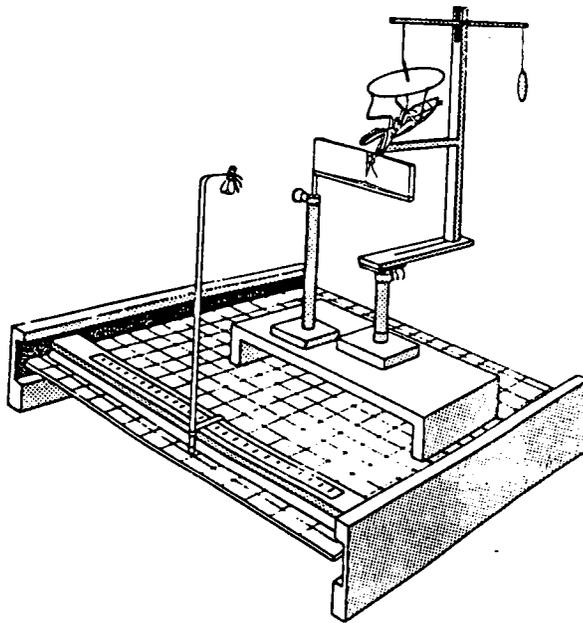


Fig 7 : Dispositif expérimental permettant de mettre en évidence l'utilisation de la stéréoscopie lors du comportement de capture de la mante religieuse Mantis religiosa.

b) Résultats Discussion

Lorsque ROSSEL augmente au moyen des prismes, la disparité binoculaire, la proportion de captures réussies décroît par rapport à celle trouvée en utilisant la lame de verre à bords parallèles. Ceci montre l'existence et l'utilisation de la triangulation binoculaire pour calculer la distance et la taille de la proie par la mante religieuse; (ROSSEL, 1983).

Le taux de capture réussies par des Insectes dont l'un de deux yeux est recouvert de vernis opaque (cf Fig. 8) permet également de démontrer la stéréoscopie (BALDUS, 1926; CLOAREC, 1971; ROSSEL ; 1980).

En se basant sur l'efficacité fonctionnelle de la binocularité une multitude d'étude ont été conduites permettant d'analyser les mécanisme à l'origine de nombreux comportements comme par exemple l'évitement des obstacles en vol chez les Lépidoptères, (MAZOK H N-POR SHYAKOV, 1969), l'atterrissage chez les Hyménoptères (ANDERSON, 1977) et les Diptères (COLLETT & LAND, 1978).

4) Acuité visuelle

L'acuité visuelle, appelée aussi pouvoir de résolution spatiale de l'oeil est la capacité à distinguer l'environnement de manière très détaillé.

a) Méthode de mesure

La capacité de l'oeil composé à percevoir son environnement spatial est quantifié en déterminant le nombre des différentes images qui peuvent être reconstruites par l'ensemble des cellules rétiniennes (SNYDER, STAVENGA & LAUGHLIN, 1977).

C'est en utilisant des méthodes électrophysiologiques que l'acuité visuelle peut être mesurée; ces méthodes basées sur les enregistrements à partir d'électrodes implantées sur les cellules rétiniennes en position soit intracellulaire soit extracellulaire, sont associées à des méthodes comportementales en particulier l'utilisation des réflexes optomoteurs (SHIND, 1978).

b) Résultats

Les résultats obtenus chez un certain nombre d'Insectes font apparaître différents facteurs qui influencent le pouvoir de résolution, tous issus de la structure fine de l'oeil : l'angle interommatidien et la sensibilité directionnelle.

c) Facteurs entrant en jeu dans l'acuité visuelle

i) L'angle interommatidien
.....

L'angle interommatidien est un équivalent chez les Insectes de l'écart qui existe dans la rétine humaine entre deux cellules sensorielles cônes ou bâtonnet : l'oeil à facettes de l'Insecte sépare deux objets que lorsque ceux-ci se projettent sur des éléments récepteurs non jointifs; (BURK HARDT, 1977).

L'acuité visuelle dépend non seulement de l'écart entre les ommatidies, mais aussi de leur nombre; ainsi le Lépidoptère Pieris rapae possédant une dizaine de milliers d'ommatidies et un écart interommatidien faible de l'ordre du degré, a un acuité visuelle élevée. (HOCKING, 1964)

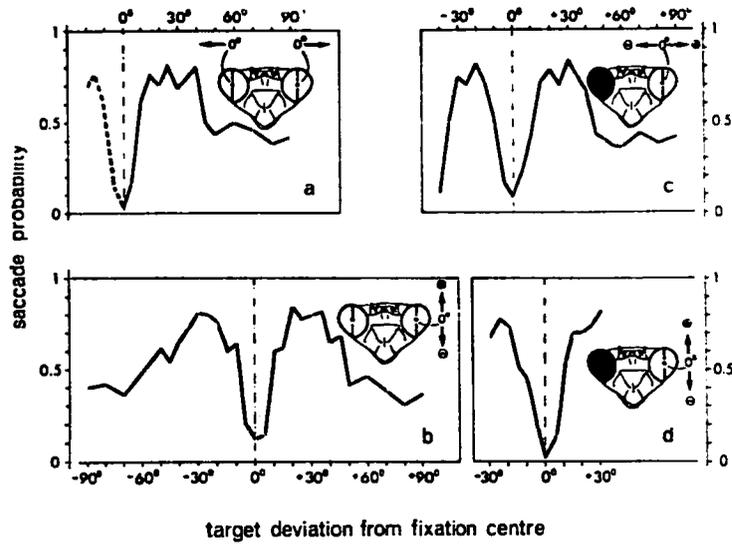


Fig. 8 : Schéma montrant les conséquences d'un aveuglement d'un oeil, sur la capacité de la mante religieuse Tenodera australasia, à fixer une cible.

- - - - - trajet de la cible

- - - mouvement de fixation de la mante

(a,b) vision binoculaire

(d,c) vision monoculaire

(a,c) présentation de la proie dans un plan antéro-lateral

(b,d) présentation de la proie dans un plan dorso-ventral

Cependant la notion d'angle interommatidien n'est pas une notion strictement équivalente pour les yeux composés de tous les Insectes; en effet il existe deux organisations structurales des ommatidies. Dans les ommatidies à rhabdomères fusionnés, les rhabdomères ne sont pas optiquement isolés, dans ce cas l'angle interommatidien est réellement un facteur qui influence le pouvoir séparateur, tandis que dans les ommatidies à rhabdomères ouverts où chaque rhabdomère est isolé optiquement des rhabdomères avoisinants, l'angle utile nécessaire pour pouvoir séparer deux points est alors l'angle inter-rhabdomère. (JEANROT, 1977)

ii) La sensibilité directionnelle

Chaque unité visuelle fonctionnelle (l'ommatidie pour les yeux à rhabdomères fusionnés ou le rhabdomère pour les yeux à rhabdomères ouverts, possède propre champ visuel. Dans ce champ, il existe un axe de vision optimale qui correspond à l'axe visuel de l'unité visuelle; autour de cet axe la sensibilité directionnelle varie diminuant de part et d'autre de l'axe suivant une courbe de GAUSS. (WASH ZU, BURK HARDT et STRECK, 1964; AUTRUM et WEEDERMANN, 1962).

La sensibilité directionnelle varie suivant les espèces selon les conditions d'éclairement, ceci est dû à un phénomène d'adaptation à la lumière ou à l'obscurité : à la lumière les pigments migrent à la partie distale de l'ommatidie donc le nombre de rayons lumineux qui pénètrent jusqu'au rhabdome diminue, donc la sensibilité directionnelle décroît (la courbe de GAUSS est plus ramassée autour de son axe médian); le phénomène inverse se produit lors l'adaptation à l'obscurité.

Cette théorie a été prouvée par des données expérimentales issues des travaux sur le criquet Locusta (TUNSTALL & HORRIDGE, 1967; WILSON, 1975) et sur la blatte Periplaneta (BUTLER & HORRIDGE, 1973).

D - La vision des formes

Découlant de l'acuité visuelle le pouvoir de discrimination des formes est une faculté que se partagent de nombreux Insectes. La littérature scientifique est particulièrement abondante dans ce domaine, surtout en ce qui concerne la perception des formes chez les Abeilles (WEHNER, 1972; 1975; ANDERSON, 1977)

1) Méthode d'étude

De nombreuses investigations sur ce sujet ont été effectuées par ANDERSON (1977) pour évaluer les paramètres pris en compte par l'Abeille pour reconnaître et classer les formes.

a) Dispositif expérimental

Il est constitué par deux plans verticaux en Plexiglass disposés parallèlement et percés de trois orifices dans lesquels s'emboîtent trois tubes de verre. Le tube centre débouche dans une petite chambre contenant une solution de sucrose. (cf Fig. 9)

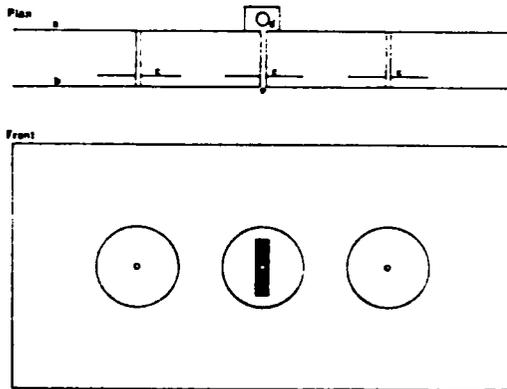


Fig. 9 : Dispositif expérimental utilisé par ANDERSON.

Les formes testées sont maintenues en place par l'intermédiaire du tube de verre. Elles présentent une grande diversité : forme effilée, plus massive, taille réduite, ... (cf Fig. 10)

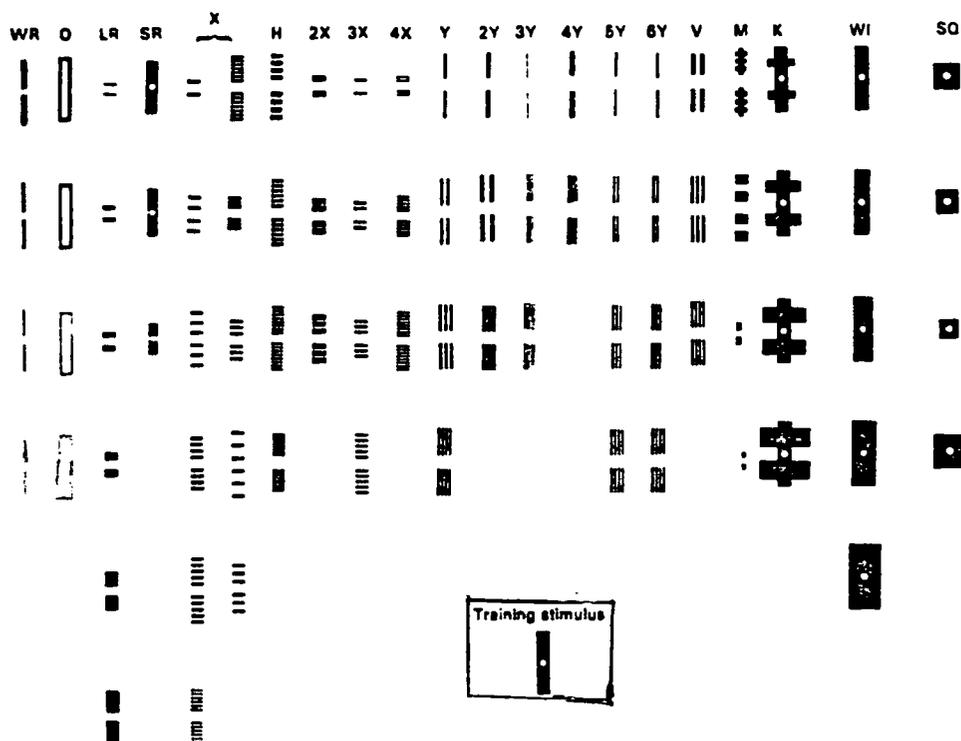


Fig. 10 : Formes test et forme d'exercice utilisées par ANDERSON

b) Protocole expérimental

Dans un premier temps une forme d'exercice (rectangle noir) est positionnée au centre du dispositif expérimental; les abeilles attirées par la solution sucrée, se posent sur la forme, pénètrent à l'intérieur du tube et prélèvent leur récompense (un peu d'eau sucrée).

Ensuite, le tube central est obturé et les abeilles doivent choisir entre la forme d'exercice et une forme-test sans qu'elles reçoivent la moindre récompense à l'issue de leur choix.

Puis le dispositif précédent est remis en place; ANDERSON fait régulièrement alterner la phase d'entraînement avec récompense et la phase de choix sans récompense.

Deux vidéo-cameras filment le comportement des abeilles et permettent de comptabiliser le nombre d'approches de la forme testée. Dans ce dénombrement

seuls les atterrissages ou les palpations par les antennes sont pris en compte. Un dénombrement selon les différentes sections de la forme testée est aussi effectué grâce à une grille. (cf Fig. 11)

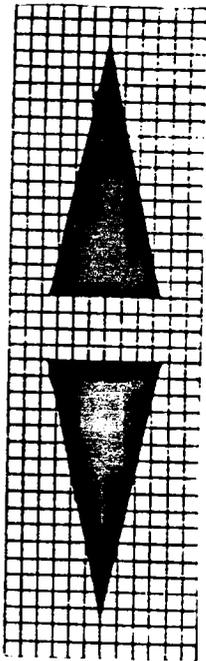


Fig. 11 : Grille utilisée pour déterminer la fréquence des séjours de l'abeille dans les différentes régions de la forme.

2) Résultats Discussion

ANDERSON met en évidence deux paramètres essentiels dans l'attractivité d'une forme pour l'abeille : la surface de la forme et sa densité de contour (rapport entre la surface et le périmètre). En effet le pourcentage de réponses vérifie la relation linéaire suivante :

$$\log_e R = K \cdot \frac{1}{(S_e - S_t) \cdot (DC_e - DC_t)}$$

où R est le pourcentage de réponse,

S_e et S_t les surfaces de la forme d'exercice et de la forme test

DC_e et DC_t les densités de contour de la forme d'exercice et de la forme test

(cf Fig. 12).

Il semble donc que les abeilles établissent une classification des formes qu'elles visitent en mesurant la surface et la densité de contour de la forme rencontrée et en les comparant à une forme de référence gardée en mémoire; de plus les abeilles marquent une nette préférence pour les formes ou portions de forme possédant des angles aigus ou une structure fine comme des

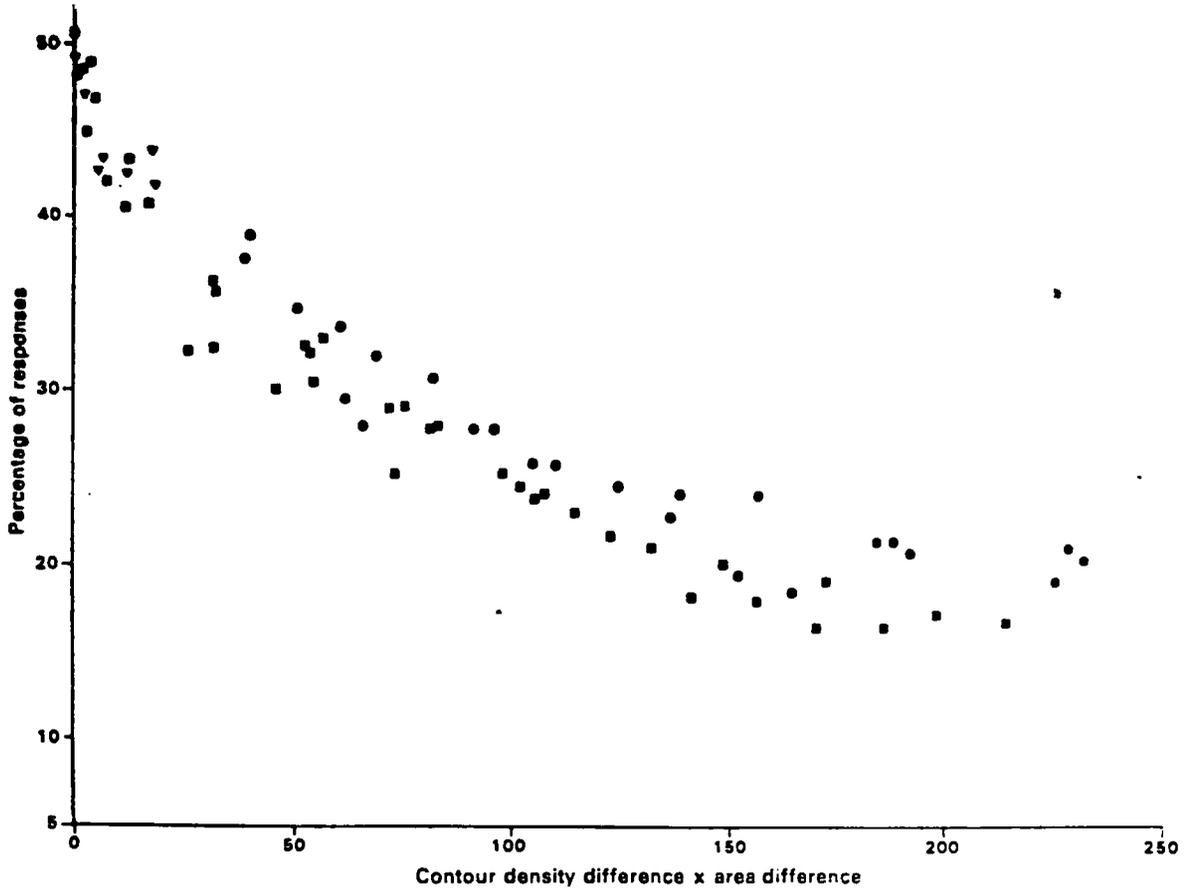


Fig. 12 : Axe des ordonnées - pourcentage de réponses reçues par les stimulus test dans les expériences de choix avec un stimulus d'exercice.

Axe des abscisses - différence de contours de densité multipliée par la différence de surfaces
1 unité = 1 mm²

raies alternativement blanches et noires. (cf Fig. 13)

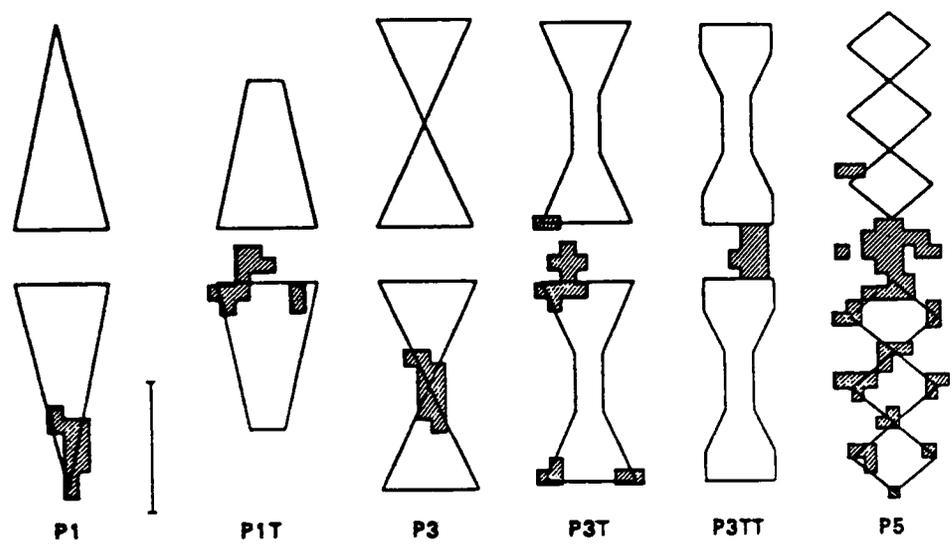


Fig. 13 : Schéma illustrant les zones préférentielles d'atterrissage des abeilles. (zones hachurées)

Cette préférence en faveur de formes anguleuses ou, des alternances de raies sombres et claires manifestée par les abeilles, se retrouve chez de nombreux Insectes de cet ordre et aussi chez les Lépidoptères.

SPRENGEL (1793) suggéra une explication à cette préférence en se basant sur le fait suivant : de telles formes sont rencontrées dans le milieu naturel sous forme de fleurs à pétales plus ou moins échancrés ou qui présentent des stries par réflectance ultra-violet.

ANDERSON, deux siècles plus tard, étaye cette hypothèse en effectuant une série d'expériences où les formes-test sont directement inspirées de fleurs réelles ou de fleurs imaginaires. Les résultats montrent une nette attraction pour les formes-test possédant des caractéristiques voisines de celles de fleurs existants dans le milieu naturel.

L'utilisation de leurres ayant des caractéristiques : couleur, forme, contraste, ... analogues à des éléments du milieu naturel, est devenue une méthode classique en éthologie pour étudier le comportement des Insectes et des animaux en général.

E - Aspect comportemental de la vision des Insectes

La liste de tous les comportements où le sens de la vision intervient chez les Insectes, est infinie : comportement de recherche de nourriture, comportement reproducteur, comportement d'orientation, évitement des obstacles en vol...

A chaque comportement, à chaque espèce correspond un modèle expérimental spécifique. Cette spécificité rend très difficile une généralisation des techniques d'études de ces comportements.

1) Rôle de la vision dans la fonction alimentaire

a) Prédation,

L'étude de la prédation chez les Insectes, comporte l'utilisation d'une proie vivante (ROSSEL, 1983; WEBER & CAILLERE, 1978); ou d'une cible de caractéristiques proches de celles de la proie habituelle de l'animal considéré. Proie vivante ou cible sont peu à peu amenées dans le champ de vision de l'animal par l'expérimentateur, (ETIENNE, 1977) ou par un moteur, (ROSSEL, 1983).

Les réactions de l'animal sont le plus souvent enregistrées à l'aide de caméras vidéo, pour être ensuite analysées par l'expérimentateur. Ce système simple présente l'inconvénient de ne pas être totalement fiable au point de vue du moment exact du déclenchement et de la durée du phénomène filmé.

L'utilisation de microélectrodes implantées directement sur les cellules sensorielles visuelles ou, l'enregistrement de manière fiable, d'un mécanisme physiologique synchrone de la réaction étudiée, permet de pallier l'approximation due aux limites de la vision humaine.

De nombreux Insectes ont retenus l'attention des éthologistes par leur comportement de capture des proies en particulier :

- les larves d'Odonatoptères (BALDUS, 1926 ; FRIEDERICH, 1931; HOPPENHEIT, 1963; PRITCHARDT, 1966; CAILLERE, 1974; ETIENNE, 1977; WEBER & CAILLERE, 1978);
- la ranatre (CLOAREC, 1971);
- la mante religieuse (MALDONADO & co; ROSSEL, 1980,1983);
- la fourmi (VIA, 1977);
- la mouche (VIRSIK & REICHARDT, 1976);
- ...

b) Recherche de nourriture

Pour l'étude de ce comportement les Insectes sont placés en milieu plus ouvert. Cette liberté leur permet d'effectuer un choix en faveur de tel ou tel stimulus présenté. Ce type de comportement de recherche de nourriture a été principalement et presque exclusivement étudié chez L'Hyménoptère Apis mellifica, (SPRENGEL, 1793; WEHNER, 1972, 1975; CRUSE, 1972; ANDERSON, 1977).

2) Rôle de la vision dans la fonction de reproduction

a) Recherche du partenaire

Chez les Diptères, les males de syrphides utilisent leur système visuel pour détecter et poursuivre les femelles en vol, (COLLETT & LAND, 1978).

Les auteurs ont utilisé pour symboliser les femelles qui traversent le champ visuel du male, des projectiles placés à l'extrémité d'un fil en nylon et lancés de manière manuelle. Les expériences sont là aussi filmées par des caméras vidéo.

b) Recherche d'un lieu de ponte

Les femelles du papillon Battus philenor, sont capables, suivant les stades de la végétation, de choisir parmi deux plantes à feuilles totalement différentes celle qui sera optimale pour la croissance de leurs larves. (RAUSHER, 1978).

L'observation de ce comportement a été faite dans le milieu naturel; cette méthode permet une bonne analyse du comportement réel de l'animal, mais manque de précision lorsqu'il s'agit de quantifier les phénomènes observés.

3) Autres rôles de la vision

a) Orientation

Le grillon Nemobius sylvestris s'oriente de préférence vers des zones sombres (JEANROT, 1977). Placé à l'intérieur d'une arène, il se dirige vers le lieu le plus sombre, montrant ainsi un scototactisme positif. Cette préférence est issue de son mode de vie, en effet ce grillon vit dans les forêts où la luminosité est faible.

Abeille, mouche et la plupart des Insectes qui volent, se dirigent et se posent en utilisant les informations transmises par leurs cellules visuelles à leur cerveau, comme données nécessaires à une navigation ou un atterrissage le plus parfait possible.

b) Evitement des obstacles

La plupart des Insectes utilisent leur système visuel pour distinguer leur environnement, et ainsi détecter les objets avec lesquels ils risqueraient d'entrée en collision. Les yeux sont, aux exceptions près, le seul organe des sens utilisé pour éviter les obstacles en vol; et associés aux autres sens pour éviter les obstacles au sol.

F - Discussion Conclusion

Les Insectes semblent avoir une perception visuelle très élaborée; si nous établissons un parallèle entre vision chez les Insectes et vision humaine, l'Homme est loin d'égaliser les performances mesurées chez les Insectes.

Ceux-ci sont dotés d'une particularité par rapport à l'Homme : ils sont capables de percevoir le mouvement de manière tout à fait fine, dans certains cas le mouvement est même une condition sine qua non pour la détection d'un objet par l' Insecte.

Cependant si les Insectes sont doués d'aptitudes visuelles particulièrement efficace aussi bien pour percevoir les formes, les couleurs, la lumière polarisée, le relief; ils se répartissent ses capacités entre les différentes espèces qui composent la classe des Insectes. L'abeille semble avoir été particulièrement favorisée en la matière; en effet celle-ci distingue parfaitement les formes, la lumière polarisée et du point de vue des couleurs un large éventail de longueurs d'onde dans le visible et l'ultra-violet. Moins favorisés, menant une vie souterraine, ^{certains Insectes} ont vu regressé voire même disparaître leurs organes visuels; d'autres organes ont alors pris le relais : chimiorécepteurs, mécanorécepteurs, ...

Selon le mode de vie, la place attribuée à chaque organe des sens est plus ou moins importante. Cette distribution des organes des sens semble être faite de manière optimale, puisque qu'elle permet aux Insectes d'être présents dans tous les biotopes; aussi bien à 6 000 mètres d'altitude dans l'Himalaya que dans les déserts africains.

Grâce à leur connaissance parfaite de l'environnement, les Insectes se placent au sommet de l'arbre évolutif des Invertébrés, au même niveau que l'Homme sur la branche des Vertébrés.

L'objectif de cette note de synthèse n'a pas été totalement rempli, en ce sens que le panorama dressé devait mettre en évidence l'utilisation d'automates pour étudier la vision des Insectes d'un point de vue éthologique. Cette idée, émise par monsieur CAILLÈRE n'est certainement pas une utopie, en effet d'après les spécialistes en matière de robotique elle est tout à fait réalisable étant donné les progrès gigantesques effectués dans cette discipline ces dernières années.

Deux hypothèses peuvent être émises quant à la cause de cette absence d'information sur ce sujet : les bases de données ont eu connaissance de telles techniques, mais dans leur indexation elles n'ont pas fait apparaître cette méthode d'étude, l'interrogation en elle-même a peut être été mal conduite, ou tout simplement rien n'a encore été publié sur ce sujet, ce qui ne signifie pas obligatoirement que rien n'ait été essayé dans cette voie.

TROI SIEME PARTI E : BI BLI OGRAPHI E

ANDERSON A.W. (1977)

Shape perception in the honey bee.
Anim. behav., Vol. 25, p. 67-79.

ANDERSON A.W. (1977)

Parameters determining the attractiveness of stripe patterns in the honey bee.
Anim. behav., Vol. 25, p. 80-87.

ANDERSON A.W. (1977)

The influence of pointed regions on the shape preference of the honey bee.
Anim. behav., Vol 25, p. 88-94.

AUTRUM H. et WIEDERMANN I. (1962)

Versuche über den Strahlengang im Insektenaugen.
Z. naturforsch., Vol 176, p. 480.

BALDUS C. (1926)

Experimentelle Untersuchungen über die Entfernungslokalisation der Lebellien (Aeschna cyanea)
Z. verg. Physiol., Vol 3, p. 474-505.

BURK HARDT D. (1973)

Zum binocularum Entfernungssehen der Insekten : Die Struktur des Sehraums von Insekten.
J. comp. Physiol., Vol 87, p. 165-188.

BURK HARDT D. (1977)

On the vision of Insects
J. comp. Physiol., Vol. 120, p. 33-50.

BURK HARDT D., DE LA MOTTE I. & SEITZ G. (1966)

Physiological optics of the compound eye of the blowfly in : the functional organisation of the compound eye.
p. 51-62.

BUDDENBROCK VON W. (1952)

Vergleichende Physiologie
Band I Sinnes Physiologie
504 p.

BUTLER R. et HORRIDGE G.A. (1973)

The electrophysiology of the retina of Peripaneta.
J. comp. Physiol., Vol. 83, p. 263-278.

CAILLERE L. (1974)

Modalités du déclenchement du comportement de capture d'Agrion splendens.
Z. Tier. Psychol., Vol. 35, p. 381-402.

CHMURZYNSKI C. (1963)

Some remarks on the optics of the Bembex rostrata eye (Hyménoptera,
Siegidae).

Zool. Pol., Vol. 3, p. 111-135.

CLOAREC A. (1977)

Evolution de l'oeil composé de Ranatra linearis au cours du développement larvaire.

Bull. de la Société scientifique de Bretagne, Vol 46, p. 215-223.

COLLETT T. S. (1980)

Angular tracking and the optomotor response - an analysis of the visual reflex interaction in a hoverfly.

J. comp. Physiol., Vol. 140, p. 145-158.

COLLETT T. S. & LAND ^{H.F.} (1978)

How hoverflies compute interception courses.

J. comp. Physiol., Vol 125, p. 191-204.

CRUSE H. (1972)

A qualitative model for pattern discrimination in the honey bee in :
Information processing in the visual system of Arthropods, p. 79-94.

ETIENNE A. S. (1977)

A descriptive and functional analysis of a stereotyped pattern of locomotion after target tracking in a predatory insect.

Anim. behav., Vol. 25, p. 429-444.

EXNER S. (1891)

Die Physiologie der facetierten Augen von Krebsen und Insekten.

p. 206-230.

FRANCESCHINI N. & KIRSCHFELD K. (1971)

Les phénomènes de pseudo-pupille dans l'oeil composé des Diptères.

Kybernetik, Vol. 9, p. 159-182.

FRIEDERICH H.F. (1931)

Beitragen zur Morphologie und Physiologie der Sehorgane des Cicindilinen

Z. Morpho. u. Okol., Vol. 21, 1-72.

GALIFRET Y. (1980)

Vision (Physiologie) in : *Encyclopedia universalis*
Vol. 16, p. 886-897.

GAUMONT R. (1980)

Insectes in : *Encyclopedia universalis*
Vol. 8, p. 1041-1056.

GOULET M. (1977)

Contribution à l'étude de la perception visuelle chez deux espèces
d'Insectes : Lepismachalis targonii et Nemobius sylvestris.
Thèse présentée à l'Université Paul SABATIER, TOULOUSE

HOCKING B. (1964)

Aspects of Insect vision.
Can. Ent., Vol. 96, p. 320-334.

HOPPENHEIT M. (1963)

Beobachtungen zum Beutefangverhalten der Larve von Aeschna cynea.
Zool. Anz., Vol. 172, p. 216-232.

JEANROT N. (1977)

Etude de certaines conditions limitantes du système visuel chez le
grillon Nemobius sylvestris dans la perception des formes.
Thèse de 3ième cycle présentée à l'Université Paul SABATIER, TOULOUSE.

MALDONADO H. & BARROS-PITA J.C. (1970)

Afovea in the praying mantis.
Z. vergl. Physiol., Vol. 67, p. 58-101.

MALDONADO H. & LEVIN L. (1967)

Distance estimation and the monocular cleaning reflex in the praying
mantis.
Z. vergl. Physiol., Vol. 56, p. 237-257.

MALDONADO H. & RODRIGUEZ E. (1972)

Depth perception in the praying mantis.
Physiol. & Behav., Vol. 8, p. 751-759.

MAZOKHIN-PORSNYAKOV G.A. (1969)

Insect vision.
p. 29-97.

MAZOK HIN-PORSNYAKOV G.A. (1973)

The functional characteristics of the different parts of the compound eye in Apis mellifica.

Zool. zh., Vol. 52, p. 1341-1352.

MARTOJA R. & MARTOJA M. (1967)

Initiation aux techniques histologie animale.

345p.

PRITCHARD G. (1966)

On the morphology of the compound eye of dragonflies (Odonata, Anisoptera) with special reference to the role in prey capture.

6ième proc. R. Ent. Soc., London, Vol. 3, p. 1-8.

RAUSHER M.D. (1980)

Search image for leaf shape in a butterfly

Science, Vol. 200, 1071-1073.

ROSSEL S. (1980)

Foveal fixation and tracking in the praying mantis.

J. comp. Physiol., Vol. 139, p. 307-331.

ROSSEL S. (1983)

Binocular stereopsis in a Insect.

Nature, Vol. 302, p. 821-822.

SHWIND R. (1978)

Visual system of Notonecta glauca : a neuron sensitive to movement in the binocular visual field.

J. comp. Physiol., Vol. 123, p. 315-328.

SEITZ G. (1968)

Der Strahlengang im Appositionsaugen von Calliphora erythrocephala.

Z. vergl. Physiol., Vol. 59, p. 209-231.

SNYDER A.W. (1977)

Acuity of compound eyes : physical limitations and design.

J. comp. Physiol., Vol., 116, p. 161-182.

SNYDER A.W., STAVENGA D.G. & LAUGHLIN S.B. (1977)

Spatial information capacity of compound eyes.

J. comp. Physiol., Vol. 116, p. 183-207.

SPRENGEL C. (1793)

Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und der Befruchtung der Blumen.

TUNSTALL J. & HORRIDGE G.A. (1967)

Electrophysiological investigation of the optics of Locust retina.
Z. vergl. Physiol., Vol 55, p. 167-182.

VIA J. E. (1977)

Visually mediated snapping in the bulldog ant : a perceptual ambiguity
between size and distance.
J. comp. Physiol., Vol. 121, p. 331-351.

WASHIZU Y. (1964)

Visual field of single retinula cell and interommatidial inclination
in the compound eye of the blowfly Calliphora erythrocephala.
Z. vergl. Physiol., Vol. 48, p. 413-428.

VIRSIK R.P. & REICHARDT D. (1976)

Detection and tracking of moving objects by the fly Musca domestica.
Biol. cybern., Vol. 23, p. 81-98.

WEBER T. & CAILLIERE L. (1978)

Thermistor telemetry of ventilation during prey capture by the
dragonfly larvae (Cornulegaster boltoni, Odonata).
J. comp. Physiol., Vol., p. 341-345.

WEHNER R & FLATT I. (1977)

Visual fixation in freely flying bees.
Z. naturforsch., Vol. 32, p. 469-471.

WILSON M. (1975)

Angular sensitivity of the light and dark adapted Locust retinula cells.
J. comp. Physiol., Vol. 83, p. 263-278.