



Doctoral Thesis

System identification of groundspeed control in *Drosophila melanogaster*

Author(s):

Medici, Vasco

Publication Date:

2010

Permanent Link:

<https://doi.org/10.3929/ethz-a-006353337> →

Rights / License:

[In Copyright - Non-Commercial Use Permitted](#) →

This page was generated automatically upon download from the [ETH Zurich Research Collection](#). For more information please consult the [Terms of use](#).

DISS. ETH NO. 19417

SYSTEM IDENTIFICATION OF
GROUNDSPEED CONTROL IN
DROSOPHILA MELANOGASTER

A dissertation submitted to the

ETH ZURICH

for the degree of

DOCTOR OF SCIENCES

presented by

Vasco Medici

Dipl Ing Microtech, MSc Microtechn
Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne

Born on July 3, 1981
Citizen of Morbio Inferiore, TI

Accepted on the recommendation of

Prof Dr. Rodney J. Douglas
Prof. Dr. Steven N. Fry
Prof. Dr. Petr Marsalek

2010

Abstract

I performed a system identification of flight speed control in the fruit fly *Drosophila melanogaster*. To this end, novel free-flight measurement and stimulation techniques were used. Fruit flies are capable of impressive aerobatic flight despite their small size and hence limited neural resources. These aspects combined with its highly stereotyped and reflexive nature of the analyzed behavior make *Drosophila* an ideal model system for the study of biological control mechanisms. System identification provides a quantitative insight into biological flight control and therefore is well suited for the extraction of basic control principles, which might then be implemented onto small flying robots.

Drosophila, as most insects, relies strongly on vision for speed control. From a biomechanical point of view, the control of speed is mediated by changes in the body posture, which itself is controlled by integrating the visual and mechanosensory information. To avoid disrupting the natural mechanosensory feedback, the behavioral experiments onto which I based my analysis were performed in free-flight. To elicit changes in flight speed, I used a setup that allowed visual stimulation of freely-flying flies both in open- and closed-loop. The setup consisted of a wind tunnel equipped with a virtual reality display system, a real time 3D tracking system (Trackit 3D) and a high-speed camera filming from the side, allowing to track the x-z position and the body pitch angle at 1kHz. The measured flight trajectories and body posture were then used to reverse engineer speed control at different levels. This setup allowed to measure transient responses to varying visual stimuli conditions. Steady state responses, as measured in most of the free flight experiments performed in the past, would have been insufficient for a proper system identification, for which time information is essential.

To reverse engineer speed control, I took a grey-box top-down approach. The fly was modeled as a feedback loop, with sensors, controllers and plant dynamics. This allowed to make use of the analytical tools provided by control theory to quantitatively identify the control parameters and investigate stability issues.

First, I analyzed how flight speed is controlled from a biomechanical point of view. My observations confirmed previous results stating that longitudinal speed is controlled by modulating the body pitch angle. For the first time, a transfer function explaining how changes in pitch reflect into changes in speed was identified and subsequently used in the overall speed control loop. I investigated the remarkable linearity of the identified transfer function, revealing the important role of passive wing aerodynamic damping in shaping it.

Subsequently, I tested the speed response of the flies using open-loop and closed-loop vi-

sual step inputs and I analyzed the frequency response using sinusoidally oscillating visual stimuli. I then proposed and tested an overall system's architecture of a vision based speed controller. In my model the speed is set by controlling the body pitch angle. I tested different linear control strategies and discussed their applicability in detail, especially concerning the important problems of wind compensation and optic flow based flight control. Proportional integral control models proved suitable to reproduce the observed behavior. The model is able to explain wind compensation and the probable absence of an inertial sense of gravity during flight. I also investigated the interesting question of multi-sensory integration and I proposed a model of visuo-mechanosensory integration for the control of the pitch angle.

In conclusion, the identified models for both the biomechanics and sensory-motor control provide an overall advance in the understanding of flight control in insects and their future transfer into technology. The combination of these top-down models and the data acquired in bottom-up physiological studies provides an exhaustive knowledge base to better understand Nature's solution of the exciting problem of flight control.

Sommario (italian translation of the abstract)

Ho eseguito un'identificazione di sistema del controllo della velocità di volo nel moscerino della frutta *Drosophila melanogaster*. A tal fine, ho utilizzato delle tecniche innovative di stimolazione e di misura in volo libero. I moscerini della frutta hanno delle impressionanti capacità di volo, nonostante a causa delle loro piccole dimensioni dispongano di risorse neurali limitate. Questi aspetti, combinati con la natura fortemente stereotipata del comportamento analizzato, fanno della *Drosophila* un modello ideale per lo studio dei meccanismi di controllo in biologia. L'identificazione di sistema permette di acquisire una visione quantitativa del controllo del volo in biologia e quindi è particolarmente adatta all'estrazione di principi di controllo fondamentali, che potrebbero in seguito essere applicati a piccoli robot volanti.

La *Drosophila*, come la maggior parte degli insetti, basa il controllo della velocità sulla visione. Da un punto di vista biomeccanico, il controllo della velocità è mediato dai cambiamenti della postura del corpo, la quale viene controllata integrando le informazioni visive e meccanosensoriali. Per evitare di interrompere il naturale feedback meccanosensoriale, ho eseguito gli esperimenti comportamentali su cui ho basato la mia analisi in volo libero. Per suscitare dei cambiamenti della velocità di volo, ho usato una configurazione che mi ha permesso di stimolare visivamente i moscerini in volo libero, sia in open- che in closed loop. L'apparecchiatura consisteva in una galleria del vento, dotata di un sistema di proiezione, un sistema di localizzazione 3D in tempo reale (trackIT 3D) e una fotocamera ad alta velocità che riprendeva di lato permettendo la registrazione della posizione XZ e l'angolo di beccheggio del corpo a 1 kHz. Le misure delle traiettorie di volo e della postura del corpo sono state poi utilizzate per identificare i principi di controllo della velocità a diversi livelli. Questa impostazione degli esperimenti mi ha permesso di misurare le risposte transitorie dei moscerini per diverse condizioni di stimoli visivi. Misure stazionarie, come quelle della maggior parte degli esperimenti di volo libero eseguiti in passato, sarebbero state insufficienti per un'adeguata identificazione di sistema, per cui l'informazione riguardante il tempo è essenziale.

Per identificare i meccanismi di controllo della velocità, ho utilizzato una tecnica grey-box top-down. La mosca è stata modellizzata come un sistema a retroazione, con sensori, controllori e dinamiche interne. Questo ha permesso di far uso degli strumenti analitici forniti dalla teoria del controllo automatico per identificare quantitativamente i parametri di controllo e analizzare i problemi di stabilità.

In primo luogo, ho analizzato come la velocità di volo viene controllata da un punto di vista biomeccanico. Le mie osservazioni hanno confermato i risultati precedenti, affermando che la velocità longitudinale è controllata modulando l'angolo di beccheggio del corpo. Per la

prima volta, ho identificato una funzione di trasferimento che spiega come i cambiamenti dell'angolo di beccheggio si riflettano in cambiamenti di velocità. Successivamente questa funzione è stata utilizzata nel sistema globale di controllo della velocità. Ho poi esaminato la notevole linearità della funzione di trasferimento individuata, rivelando l'importante ruolo dello smorzamento aerodinamico sull'ala.

Successivamente, ho testato la risposta in velocità delle mosche in open-loop and in closed loop utilizzando delle variazioni a gradino della velocità dello stimolo visivo e ho analizzato la risposta in frequenza usando delle variazioni sinusoidali. Ho poi proposto e testato un'architettura di sistema globale per il controllo della velocità basato sulla visione. Nel mio modello la velocità è impostata controllando l'angolo di beccheggio del corpo. Ho testato diverse strategie di controllo lineari e ne ho discusso l'applicabilità in dettaglio, soprattutto per quanto riguarda gli importanti problemi della compensazione del vento e del controllo del volo basato sul flusso ottico. Dei modelli di controllo proporzionale-integrale sono risultati essere in grado di riprodurre il comportamento della mosca osservato durante gli esperimenti. Il modello è in grado di spiegare la compensazione del vento e la probabile assenza di un senso di un senso inerziale della gravità durante il volo. Ho anche studiato l'interessante questione dell'integrazione multi-sensoriale e ho proposto un modello di integrazione visuo-meccanosensoriale per il controllo dell'angolo di beccheggio.

In conclusione, i modelli individuati sia per la biomeccanica che per il controllo sensoriale-motorio costituiscono un avanzamento generale nella comprensione del controllo del volo negli insetti anche in vista di un futuro trasferimento in robotica. La combinazione di questi modelli "top-down" ed i dati acquisiti negli studi fisiologici "bottom-up" offre un'esaustiva base di conoscenza che permette di meglio capire la soluzione della Natura all'entusiasmante problema del controllo del volo.