

Lepidoptiek

Om met schele ogen naar te kijken. Een vlinder heeft maar liefst twee maal 12 tot 17.000 'oogjes' gebundeld in z'n twee facetogen. En daarnaast is er nog een aantal kleinere oogjes, die her en der 'verdwaald' zijn op z'n kop. Een verblindend aantal. Toch onderwerpt 'Vlinders' het facetoog aan een nadere beschouwing.

Het facetoog van een vlinder (fig.1) bestaat uit vele duizenden, zeshoekig gevormde 'oogjes', ook wel facetten of -beter nog- ommatidia genoemd. Elk is een zelfstandig werkend eenheidje, relatief onafhankelijk van en op dezelfde manier werkend als de vele duizenden burens.

Elk ommatidium bestaat in principe uit drie elementen met verschillende (hoofd)functies (fig. 1C):

1. het lenssysteem dat het licht opvangt en in zekere mate bundelt;
2. het zintuigdeel dat de verschillende lichtprikkels registreert en de signalen naar de hersenen transporteert; en
3. een licht/donker regelaar die zorgt voor aanpassing aan wisselende lichtsterktes.

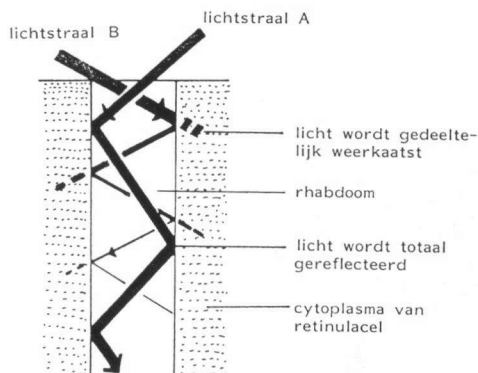
Het lenssysteem

De functie van het lenssysteem, bestaande uit een lens en een kristalkegeltje (fig. 1C) is het opvangen en geleiden van het licht naar 'onderen' naar het zintuigdeel. De lens fungeert als een loep. De lichtstralen worden naar elkaar gebogen, het ommatidium in. Het lensoppervlak is bedekt met microscopisch kleine kegel-achtige structuurtjes, waardoor de brekingsindex verandert en er minder licht weerkaatst. Daarnaast heeft de lens een beschermende functie.

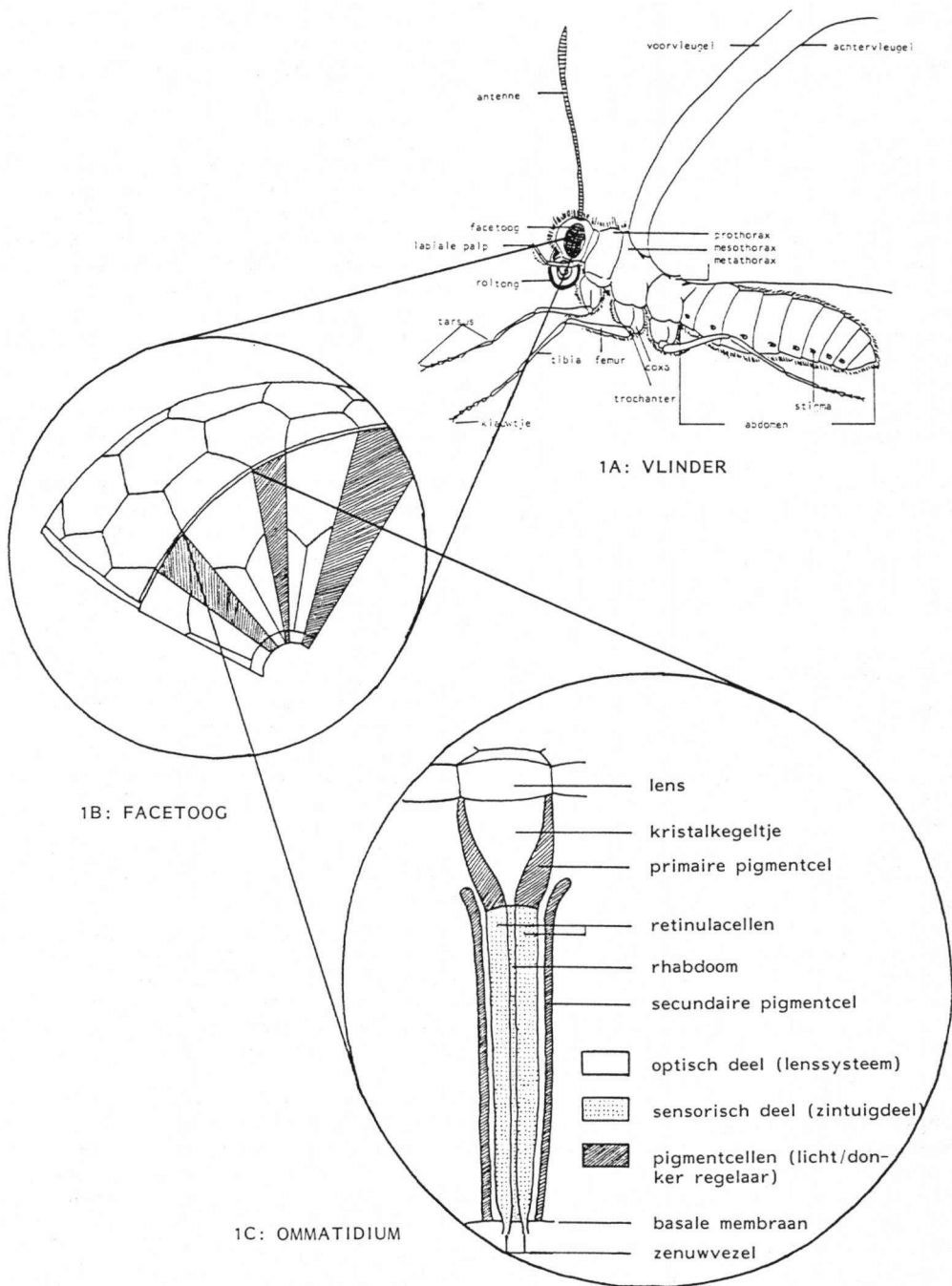
Het kristalkegeltje heeft waarschijnlijk vooral een geleidende en richtende functie. In gewoon Nederlands: zorgt dat het licht zo goed mogelijk in het onderliggende, lichtopvangende deel komt.

Het zintuigdeel

De omzetting van licht in zenuwsignalen geschiedt in de rhabdomeren van de (meestal 8 tot 10 onder elkaar gelegen) retinulacellen. Het rhabdomeer is een gespecialiseerd deel van de retinulacel. De rhabdomeren van de retinulacellen liggen centraal in het ommatidium en vormen samen het rhabdome (fig. 1C). Het rhabdome is een 'val' die het binnenvallende licht 'opsluit'. Die weerkaatsing wordt veroorzaakt doordat de brekingsindex van het rhabdome hoger is dan dat van het plasma (de celvloeistof) van de aanliggende retinulacellen. Door die verschillen wordt het licht afgebogen, in dit geval in een zodanige mate, dat niet al te schuin invallend licht weerkaatst wordt (fig. 2).



Figuur 2. Weergave van het lichtvangend vermogen van het rhabdome. Lichtstraal A wordt volledig weerkaatst, maar lichtstraal B, die te schuin invalt wordt steeds slechts gedeeltelijk gereflecteerd. Zodoende wordt het licht 'opgeslokt' door het plasma van de omliggende retinulacellen.



Figuur 1. Het facetoog van de vlinder bestaat uit duizenden kleine 'oogjes', de ommatidia. Voor de werking van het ommatidium moet verwezen worden naar de tekst.

In het rhabdium wordt het licht omgezet in elektrische energie, in 'boodschappen', die door de retinulacellen en hun zenuwuitlopers naar de hersenen getransporteerd worden. Een lichtpartikel (een lichtstraal bestaat uit een veelheid aan kleine pakketjes lichtenergie) valt op een 'fotopigment' (een eiwit), dat daardoor uit elkaar valt in twee of meer delen. Een van die delen past als een sleutel op het slot in een retinulacel en veroorzaakt daar een elektrische impuls. Deze omzetting lijkt sterk op die in ons menselijk oog. In feite zijn er waarschijnlijk deels dezelfde stoffen bij betrokken (onder meer vitamine A).

Deze omzetting is een kringloop. Enerzijds valt het aanwezige fotopigment door het binnenvallende licht uit elkaar, anderzijds maken de retinulacellen van de uiteengevallen delen weer een nieuw fotopigment.

Licht/donker

Ook vlinders moeten zich voortdurend aanpassen aan wisselingen in de hoeveelheid licht. Wij doen dat door onze pupil te variëren in grootte en zonodig een zonnebril op te zetten. Vlinders gebruiken daarvoor speciale primaire en secundaire pigmentcellen (fig. 1C). De daarin aanwezige 'bewegingspigmenten' absorberen licht maar doen daar niets mee. Het licht wordt zo onschadelijk gemaakt. Bij veel licht bewegen 'bewegingspigmenten' in de pigmentcellen naar het centrum van het ommatidium (waar het licht in valt) en absorberen daardoor meer licht. Bij lagere lichthoeveelheden gaat het precies omgekeerd.

Aanpassing aan lichtarme situaties vindt ook plaats doordat de hoeveelheid fotopigment toeneemt. Dit is echter geen actief proces, het gebeurt vanzelf. Op het moment dat er minder licht binnenkomt, wordt er minder fotopigment afgebroken. De opbouw van uiteengevallen delen door de retinulacellen gaat in het begin nog wel net zo hard door. Er ontstaat een nieuw evenwicht met een grotere

hoeveelheid fotopigment. Binnenvallende lichtstralen hebben daardoor een grotere kans om omgezet te worden.

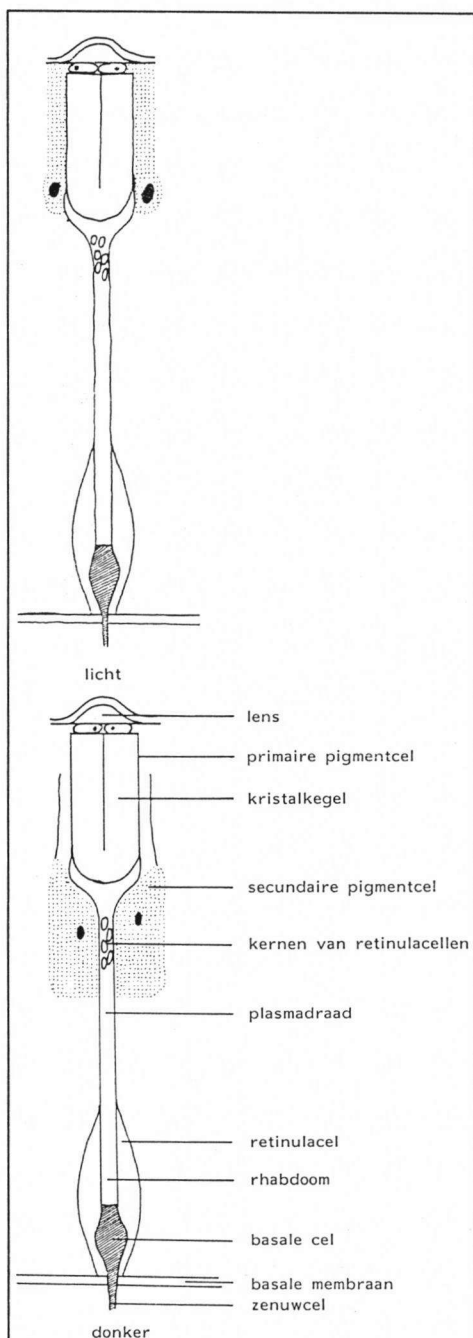
Een derde mechanisme om bij een lagere lichtintensiteit het nog wel binnenvallende licht efficiënter op te pikken, geschiedt door veranderingen in het celplasma van de retinulacellen. De brekingsindex wordt kleiner en het verschil met die van het rhabdium wordt diensgevolge groter. Daardoor wordt eenmaal 'gevangen' licht nog beter weerkaatst.

Nachtvlinders

Alle bovenstaande aanpassingen functioneren prima....bij dagvlinders. De hoeveelheid licht bij volle maan is echter geen vergelijk bij een (zelfs bewolkte) zonverlichte zomerdag. Nachtvlinders bezitten dan ook permanente aanpassingen aan het oog. Zoals te verwachten was zijn de aanpassingen voor een belangrijk deel in de pigmentcellen terug te vinden (fig. 3). In spaarzame lichtsituaties bewegen de (vaak ook kleinere) secundaire pigmentcellen naar 'boven' en maken daarmee het ommatidium zo open mogelijk, een effect dat nog versterkt wordt door de korte retinulacellen. Daarmee vervalt de isolatie tussen de verschillende ommatidia. Het licht dat bij de een niet in het rhabdium terechtkomt bewijst dan nog wel z'n diensten bij de buurman.

Bij een aantal nachtvlinders lopen bovendien de tracheën (luchttoevoerbuisjes) door tot bovenin het oog en vormen een reflecterende laag rondom de ommatidia. Strooilicht wordt zo 'binnen gehouden'.

Oorspronkelijk dacht men dat isolatie door secundaire pigmenten tussen de ommatidia noodzakelijk was. Deze ontvingen daardoor duidelijk gescheiden beelden en de hersenen wisten dan precies wat door welk oogje gezien werd. Uit proeven bij genetisch afwijkende exemplaren van een vliegsoort die dit 'bewegingspigment' missen, bleek het gezichtsvermogen zeker niet slechter. Eerder zelfs wat beter. Bij grotere lichtintensiteit



Figuur 3. Detail van een ommatidium van een nachtvlinder, aangepast aan lichte resp. donkere omstandigheden.

is er echter een snellere afbraak van de hoeveelheid lichtpigment. Misschien is het 'bewegingspigment' in de pigmentcellen er dan ook alleen maar om het fotopigment uit het rhabdoom voor een snellere afbraak te behoeden.

Een andere theorie stelt dat het ontbreken van een scheiding tussen de facetten het mogelijk maakte dat complete beelden op het 'netvlies' ontvangen werden, een vorm van superpositie. Dit idee blijkt in de meeste gevallen niet te kloppen en valt door de uitzonderingspositie buiten het bestek van dit artikel.

Zien

Zien doe je met je hersenen, niet met je ogen. Dit geldt ook voor vlinders. Ogen zijn niet meer dan de apparatuur die registreert. De conclusies, waar het uiteindelijk om gaat, worden uiteindelijk getrokken in de hersenen. Die bepalen hoe er gereageerd moet worden. Natuurlijk heeft de bouw van de apparatuur consequenties voor het soort signalen dat opgevangen wordt. Zo zijn factoren als het golflengtebereik dat geregistreerd kan worden en de maximale hoek van het binnenvallende licht dat nog opgepikt wordt wel degelijk van belang. Zij bepalen voor een deel wat de hersenen (kunnen) zien.

Een algemeen voorkomend misverstand is dat vlinders de omgeving als een stippeltjesbeeld zien. Dit misverstand komt voort uit de veronderstelling dat alleen min of meer loodrecht invallende lichtstralen in het ommatidium kunnen binnendringen. Het licht dat bij de ene naar binnen viel zou bij de naastliggende geen reactie veroorzaken omdat het te schuin invalt en de naast elkaar gelegen en onderling geïsoleerde ommatidia zouden dan elk een specifiek stukje omgeving waarnemen.

Dit blijkt niet het geval. Ommatidia kunnen licht tot onder een hoek van enkele graden redelijk opvangen (fig. 4). Doordat de hoek die de buurommatidia met elkaar maken zo'n

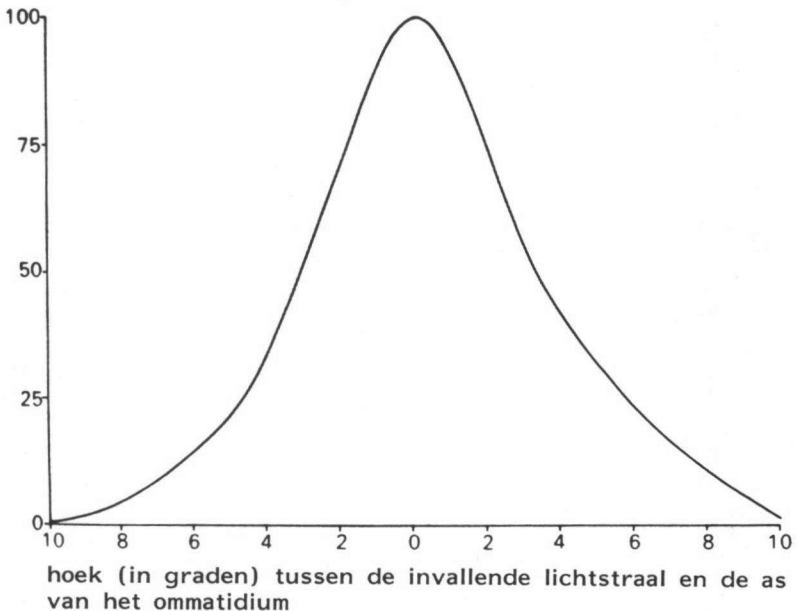
1 á 2 graden is, betekent dat dat de beelden elkaar overlappen. Vlinders zien dus geen stippeltjesbeeld, maar een compleet, afgerond beeld van de omgeving.

Uit gedragsproeven blijkt dat vlinders kleuren kunnen waarnemen. De ogen kunnen dus onderscheid maken tussen verschillende golflengtes in het binnenvallende licht. Hoe ze dit doen is onduidelijk. Mogelijk is elke retinulacel gevoelig voor bepaalde golflengtes. Dat betekent dus dat de fotopigmenten van dat deel van het rhabdome dat bij een bepaalde retinulacel hoort, alleen uit elkaar vallen wanneer ze licht opvangen van een bepaalde golflengte. Er moeten dan verschillende typen fotopigmenten bestaan, zoals ook bij bijvoorbeeld Heliconidae is aangetoond. (Er zal ongetwijfeld ook een correlatie zijn met de waargenomen voorkeur van vlinders voor paarse en rode/roze bloemen (Buesing &

Datema, 1986)). De meeste insecten kunnen licht onderscheiden in de golflengtereeks van $3-400 \times 10^{-9}$ m (ultraviolet) tot $6-650 \times 10^{-9}$ m (geel). Een aantal vlinders kan hogere waarden halen (tot 690×10^{-9} m).

Afstanden kunnen tamelijk nauwkeurig geschat worden, een eigenschap die ongetwijfeld van nut is tijdens een vlucht in een weelderige bloemenzee. Dat houdt net als bij mensen verband met binoculair zien en berust op de gelijktijdige waarneming met ommatidia uit beide ogen, zodat door de vergelijking van beide beelden diepte geschat kan worden. Plotseling opkomende vijanden worden ook adequaat waargenomen. Insectenogen zijn bij uitstek geschikt om bewegingen mee waar te nemen. De beweging van een vorm over de oogbol wordt zeer nauwkeurig geregistreerd, doordat steeds weer nieuwe ommatidia reageren terwijl

% van het invallende licht dat doorgelaten wordt



Figuur 4. De relatie tussen de hoek van een in het ommatidium vallende lichtstraal en het percentage van dat licht dat doorgelaten wordt. Dit is de curve van een bij, maar gezien de vergelijkbare bouw mag men bij de vlinder eenzelfde curve verwachten.

andere 'stilvallen'.

De lenzen kunnen echter niet scherpstellen op een bepaald object. Het lijkt dat vlinders daarom vormen niet echt scherp kunnen zien als deze zich niet op een bepaalde vaste afstand bevinden. Toch is het gevaarlijk om hierover uitspraken te doen. Er is eenvoudigweg te weinig bekend. Een theoretische mogelijkheid zou bijvoorbeeld kunnen zijn dat verschillende ommatidia lenzen met een verschillende brandpuntsafstand bezitten.

Het bovenstaande is weliswaar een wild idee, maar uit proeven met ondermeer sprinkhanen blijkt dat zij een scherper onderscheid tussen nabijgelegen voorwerpen kunnen maken (tot 0,3 m) dan op theoretische gronden werd verwacht (1,0 m). Men denkt daarom dat groepjes ommatidia gecoördineerd reageren. Waar

schrijvers dezes alleen maar mee willen zeggen dat het meeste nog onbekend is over het zien bij vlinders (en dus insecten) en dat we er niet vreemd van op moeten kijken als het veel beter blijkt dan we nu nog aannemen.

Literatuur

Buesink, H. & A. Datema, 1986. Bloembezoek. Vlinders 1 nr. 1: 9-13.

Chapman, R.F., 1971 (2^e druk). The insects, structure and function. Hodder and Stoughton Educational, London. The Eyes and Vision, p. 543-572.

Grass, P.R., 1951. Trait de zoologie, anatomie, systématique, biologie. Masson et cie, Paris. Ordre des lépidoptères, Yeux et ocelles, p. 283-340.

Richards, O.V. & R.G. Davies, 1977. General textbook of entomology. Methuen, London. Vision and visual organs, p. 148-162.