

Roosters in het vliege oog

D.G. Stavenga

*Biofysica, Laboratorium voor Algemene Natuurkunde,
Rijksuniversiteit Groningen.*

Inleiding

Het zenuwnetwerk van visuele systemen is uitermate geschikt voor onderzoek naar funda-

mentele neurale processen. De neuronen daarin zijn namelijk vaak zeer regelmatig geordend, in afzonderlijke ganglia, waardoor ook complexe neurale interacties toegankelijk worden voor analyse. Omdat bij ongewervde dieren met samengestelde ogen de neurale ordening vanaf de buitenkant, dus direct aan het intacte dier, te onderkennen is aan het rooster van de facetlenzen is het daarbij zelfs mogelijk zeer gekontroleerd zintuigcellen afzonderlijk te stimuleren. Hiervan maakte Hartline gebruik in zijn werk aan het samengestelde oog van de molukkenkreeft *Limulus*, nu dertig jaar geleden, toen hij het principe van de laterale inhibitie ontdekte. Later is gebleken dat met name het visuele systeem van de vlieg een uitstekend studie-objekt is voor onderzoek aan optische informatieverwerking en aan de neurale schakelprincipes die hierbij een belangrijke rol spelen (1). Hoewel de anatomie van het gehele neurale systeem van de vlieg minutieus in kaart is gebracht (2), beweegt het neurobiologische onderzoek zich tot dusver voornamelijk in de buitenste gebieden: veel aandacht is besteed aan de optica en de zintuigcellen enerzijds, en aan de eigenschappen van de zgn. neuronen in de optische lob en het visueel gestuurde gedrag anderzijds.

In dit artikel zal uiteengezet worden hoe de optiek van het vliege oog afgestemd is op de ruimtelijke ordening van de zintuigcellen in de retina en op de koppeling van de retina met het eerste neurale station, de lamina. Het accent zal daarbij liggen op de fraaie roosteropbouw van het vliege oog.

Het samengestelde oog

Samengestelde ogen beschikken over een groot aantal facetlenzen welke bij vrijwel alle vliegsoorten buitengewoon ordelijk gerangschikt zijn, zoals te zien is aan de zweefvlieg van Fig.1. De lenswerking van de facetten kan direct gedemonstreerd worden met behulp van een puntvormige lichtbron in het oneindige. Met een cirkelvormige diafragma voor de facetlens ontstaat in het brandvlak een Airy - diffractiepatroon (Fig.2).

In het schema (Fig.3) van het vliege oog is te zien dat het oog opgebouwd is uit een groot aantal gelijke bouwstenen, de zgn. ommatidia. Ieder ommatidium heeft aan de buitenkant een facetlens. Daarachter bevinden zich een achttal zintuigcellen en een aantal pigmentcellen. Het belangrijkste onderdeel van een zintuigcel is een sterk geplooid stuk celmembraan, waarin zich de visuele moleculen bevinden, en die, dankzij de cilindrische vorm, functioneert als een lichtgeleider. Doordat de top van deze lichtgeleider gelegen is in het brandvlak van de lens, bepalen het diffractiepatroon en de lichtgeleidereigenschappen samen de richtinggevoeligheid van de zintuigcel. De hoekgevoeligheid, welke in de orde van enkele graden ligt, wordt niet alleen beperkt gehouden door het samenspel van facetlens en lichtgeleider, maar eveneens door de sterk absorberende pigmenten in de pigmentcellen welke strooilight in het oog effectief wegvangen.

Het licht dat door de visuele moleculen geabsorbeerd wordt geeft dan aanleiding tot een reeks van moleculaire processen, welke tenslotte resulteren in een verandering in de elektrische spanning over het celmembraan. Deze spanningsverandering is dus het door licht opgewekte elektrische



Fig. 1
De zweefvlieg *Lathroptalmus aeneus* in vooraanzicht. De reflecties van een microscooplamp aan de facetlenzen tonen het facetrooster. Het rooster is duidelijk te zien ter plaatse waar de pigmentcellen donkergekleurd zijn.

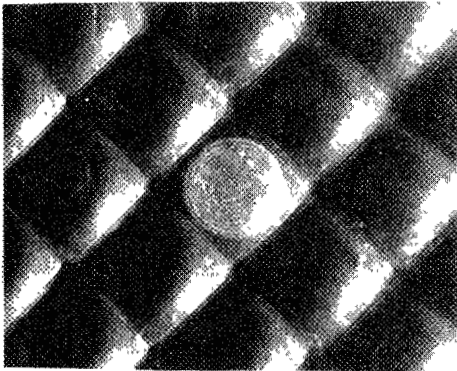


Fig. 2
Diffractie aan de facetlens van een bromvlieg. De laag van lensjes is vrijgeprepareerd en bekeken via een waterimmersieobjectief. Een puntbron in het oneindige belicht een diafragma met een diameter van $23 \mu\text{m}$, welke voor een facet is geplaatst. Het facettenpatroon is zichtbaar gemaakt door in Fig. 2a de facetten ook nog van opzij te belichten. In het brandvlak ontstaat een Airy-diffractiepatroon. De diameter van de eerste donkere ring is $2,5 \mu\text{m}$. De golflengte van de lichtbron was 494 nm . Voor de brandpuntafstand volgt dan $48 \mu\text{m}$.

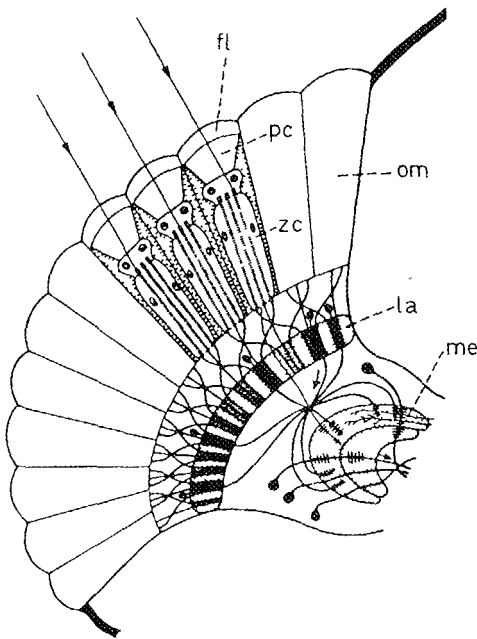


Fig 3

Schema van het oog van een vlieg. Een ommatidium (om) bestaat uit een facetlens (fl), een pseudocone (pc), met daarachter de zintuigcellen (zc). (Het geheel is omringd door cellen met pigmentkorrels). De lichtgevoelige moleculen van een zintuigcel bevinden zich in een lichtgeleider (gearceerd). Achter de retina, d.i. de laag van ommatidia, bevinden zich de lamina en de medulla, twee lagen van zenuwcellen.

signaal dat doorgegeven wordt naar de zenuwcellen van de eerste laag neuronen, de lamina. Bij vliegen koppelen de zintuigcellen en de laminacellen op een zeer bijzondere manier met elkaar, wat slechts begrepen kan worden als de roosterstructuur van facetlensen en zintuigcellen duidelijk is.

Het rooster van de facetlensen

Het rooster van de facetlensen is bij de zweefvlieg van Fig. 1 te herkennen aan de puntvormige reflecties (van de microscooplamp) aan de bolle voorkanten van de

lensjes. Het rooster is prettig te beschrijven met twee coördinaten waarvan de assen bij benadering orthogonaal, respectievelijk horizontaal en verticaal, zijn (3). Een facetlens komt dan overeen met de Wigner - Seitzcel van een twee-dimensionaal kristal (Fig.4).

Bekijkt men het facetrooster van het oog van een huisvlieg, en wel achtereenvolgens aan de voorkant en dan aan de zijkant van het oog, dan blijkt de stapeling te veranderen op een manier zoals schematisch weergegeven is in Fig.5. In kristalroosterterminologie, de verhouding van de translatievectoren a_H/a_V neemt continu af, zodat een hexagonaal facetrooster via een kwadratisch rooster overgaat in weer een hexagonaal rooster (zie ook Fig.10).

Het rooster van de zintuigcellen

De acht zintuigcellen van een ommatidium uit het vliege oog vormen twee klassen. De cellen met nummers 1-6 hebben een dikke lichtgeleider (diameter $\approx 2 \mu\text{m}$), over vrijwel de gehele lengte van het ommatidium (zie Fig.3); de nummers 7 en 8 hebben dunne lichtgeleiders (diameter $\approx 1 \mu\text{m}$) ter lengte van de helft van het ommatidium, waarbij de lichtgeleiders in elkaars verlengde staan. Zoals blijkt uit de anatomische foto (Fig.6) en het schema (Fig.7) omringen de lichtgeleiders van de cellen 1-6 de lichtgeleider van 7 en 8 in een zeer karakteristiek patroon, en wel zo dat de H^* - en V^* -assen bij benadering parallel staan aan de H- en V-assen van het facetrooster.

De zeer regelmatige ordening van facet- en zintuigcelrooster blijkt duidelijk uit Fig.8. Hiertoe is de kop van een bromvlieg, in tegenstelling met de normale situatie, van achteren belicht, zodat het licht dus aan de achterkant de lichtgeleiders van de zintuigcellen binnen kan komen. Niet-geabsorbeerd licht verlaat de lichtgeleiders vervolgens aan de voorkant. Dit licht kan direct met behulp van een microscoop geobserveerd worden (Fig.8a), indien de lenswerking van de facetten met immersie uitgeschakeld wordt. (Door het microscoop in te stellen op het niveau van de facetlensen wordt het facetrooster zichtbaar, Fig.8b.)

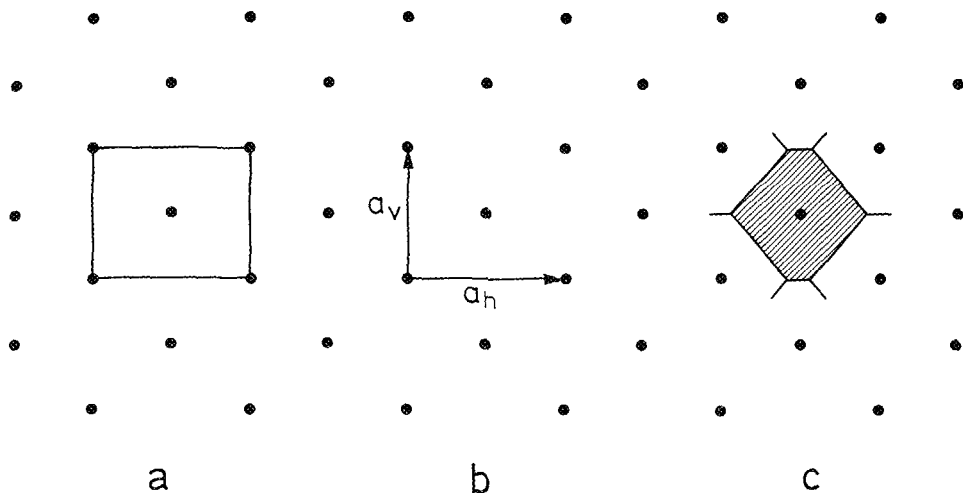


Fig. 4
 Het facetrooster is bij benadering een gecentreerd rechthoekig rooster. In *a* is de eenheidcel getekend, in *b* de primitieve translatie-vectoren, en in *c* de Wigner-Seitzcel, welke overeenkomt met een facetlens.

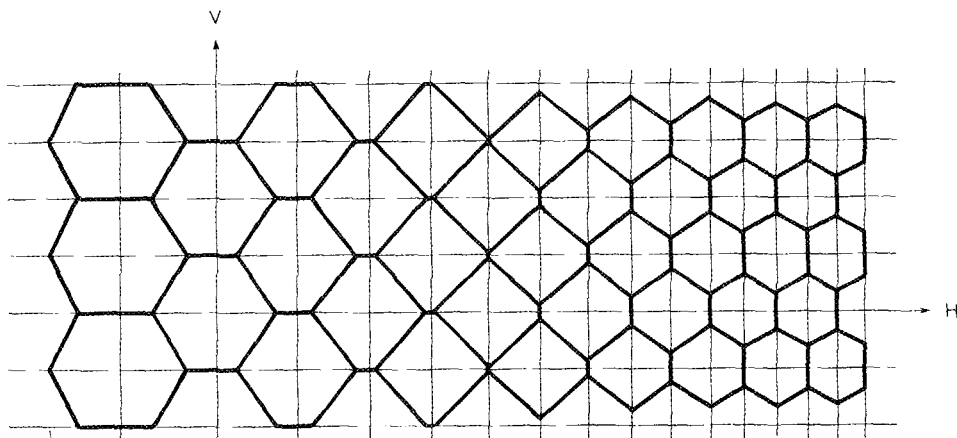


Fig. 5
 Het patroon van de facetlensen in het linkeroog van een vlieg (van voren gezien). De facetten zijn aan de voorkant groot, opzij kleiner. De roosterassen H en V staan ongeveer horizontaal, respectievelijk verticaal.

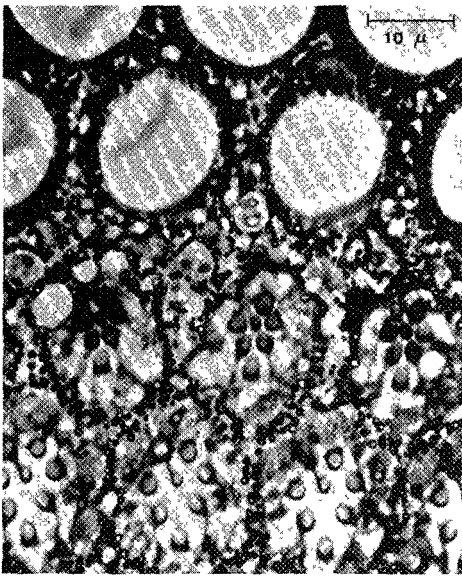


Fig. 6
Dwarsdoorsnede van het oog van een fruitvlieg. Bovenaan is de coupe ter hoogte van de pseudocone, de ruimte achter de facetlenzen (zie fig. 3). Midden en onder zijn de groepjes zintuigcellen te zien met de lichtgeleiders.

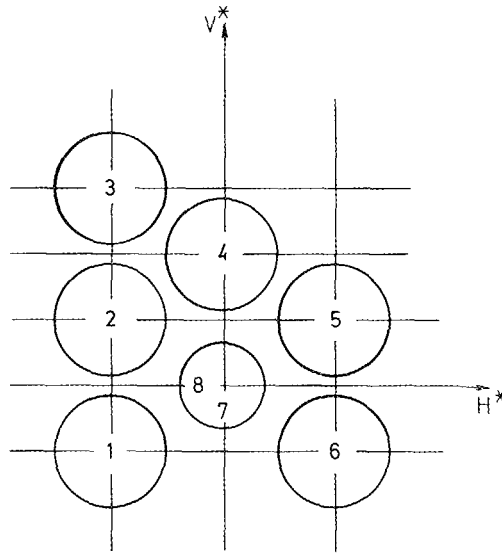


Fig 7
Schema van het zintuigcelrooster met assen H^* en V^* welke bij benadering parallel staan aan de H - en V -assen van het facetrooster

Neurale superpositie

De zintuigcellen van één en hetzelfde ommatidium hebben ieder een eigen blikrichting omdat ze van elkaar gescheiden lichtgeleiders hebben. Echter, in naburige ommatidia is er steeds een aantal zintuigcellen waarvan de blikrichtingen samenvalen (Fig.3). Het curieuze van het vliege oog is nu, dat die zintuigcellen welke in dezelfde richting kijken, hun uitlopers, de axonen, samen laten komen in de lamina. Deze zgn. neurale superpositie is geschetst in Fig.9.

De signalen van zes zintuigcellen, ieder vanuit zes naburige ommatidia, worden opgeteld in zenuwcellen van de lamina, waardoor een winst in signaal-ruisverhouding van $\sqrt{6}$ bereikt wordt. De signalen van de cellen 7,8 welke in dezelfde richting

kijken worden onafhankelijk hiervan behandeld; die gaan direct door naar het volgende zenuwstation, de medulla (Fig.9). De neurale superpositie kan meer inzichtelijk gemaakt worden met behulp van de hiervoor geïntroduceerde roosters. Fig. 10 geeft de drie ideale facetroostersituaties weer, met daarin de lichtgeleider-configuratie. De zwart getekende lichtgeleiders hebben eenzelfde blikrichting, en de uitlopers van de bij behorende zintuigcellen komen samen in één groepje zenuwcellen van de lamina, zoals aangegeven in Fig. 11. Uit het voorgaande mag duidelijk zijn, dat een vliege oog de buitenwereld bemonstert met een aantal blikrichtingen, ofwel visuele assen, gelijk aan het aantal facetten. Met andere woorden, ieder facet correspondeert met een visuele as, en wel met de

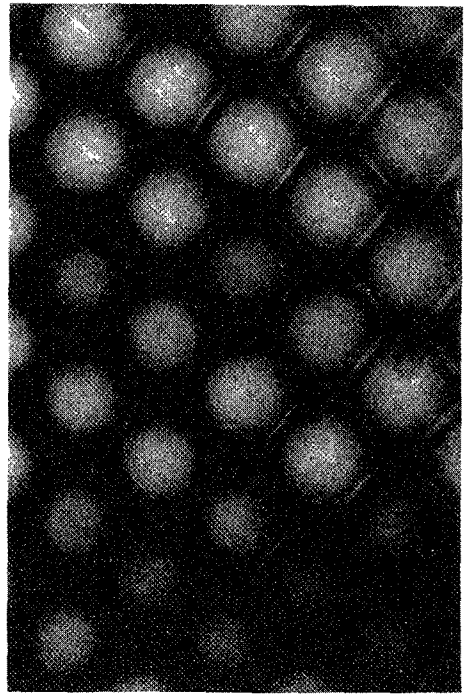
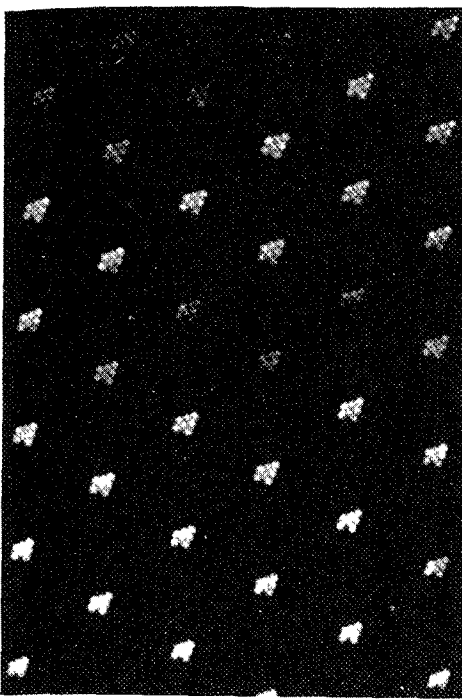


Fig. 8
Het rooster van zintuigcellichtgeleiders (a) en facetten (b) zichtbaar gemaakt door het oog van een bromvlieg van achteren te belichten

visuele as van het erachter gelegen R7,8 koppel, en ook met die van het erachter gelegen groepje zenuwcellen in de lamina. Met deze kennis kan in kaart gebracht worden hoe vliegen hun visuele wereld af-tasten. Een voorbeeld geeft Fig. 12 waarin te zien is dat de hoek tussen de visuele assen, in het horizontale vlak, in de voor-waartse richting kleiner is dan in de achter-waartse richting. Aan de voorkant is het oplossend vermogen van het oog dus het beste (4).

De blikvelden van de twee ogen vertonen aan de voorkant een zeer geringe overlap, terwijl er achterwaarts een "dode hoek" bestaat.

De binoculaire overlap is op een alternatieve wijze weergegeven in Fig.13, welke de twee ogen van een huisvlieg schematiseert (in vooraanzicht). Ieder zwart blokje correspondeert daarin met één facet. De pijlen verbinden steeds een facet op de rand van het linkeroog met dat facet uit het rechteroog welke dezelfde visuele as heeft.

De witte horizontale lijn in Fig.13 geeft de symmetrielij, de zgn. equator, tussen boven- en onderhelft van het oog weer. Het zintuigcelrooster (Fig.7) blijkt namelijk in boven- en onderhelft ten opzichte van de equator spiegelsymmetrisch te zijn. Linker- en rechteroog zijn eveneens

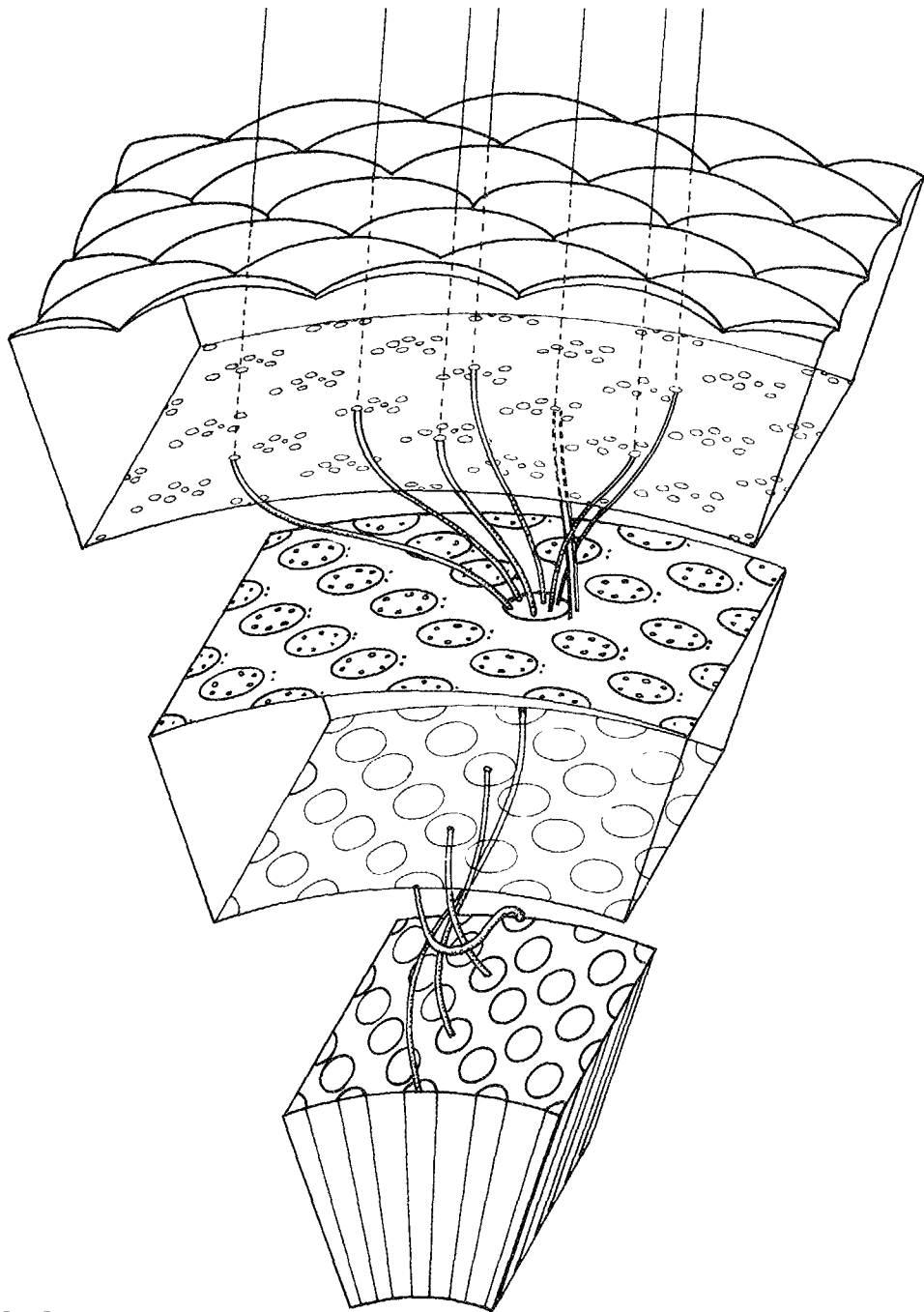


Fig. 9
 Neurale superpositie. De zintuigcellen welke licht ontvangen vanuit dezelfde richting sturen hun signalen via de axonen naar één en hetzelfde groepje zenuwcellen in de lamina (vgl. fig. 3). De lamina projecteert op de medulla, d.i. de volgende laag van zenuwcellen, via een zgn. chiasma.

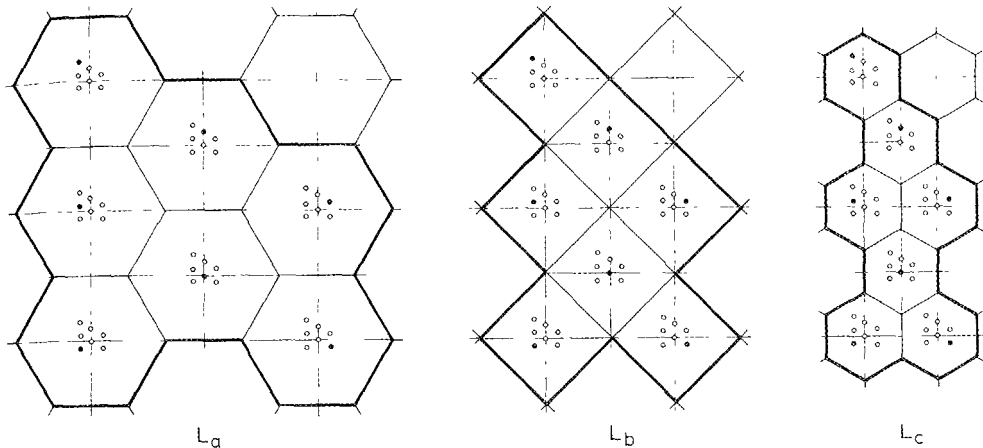


Fig. 10
De drie ideale facetroosters met daarin de zintuigcelpatronen. De gesloten cirkels geven de zintuigcellen aan waarvan de axonen samenkomen.

spiegelsymmetrisch, en wel ten opzichte van een verticale lijn.

Roosters en optische informatische verwerking door het visuele systeem.

De roosteropbouw van het vliege oog zoals die herkenbaar is op het niveau van de facetlinsen is direct te herkennen in de lagen van hogere zenuwcellen van de visuele hersenen. Metingen aan de elektrische activiteit van bewegingsgevoelige hersencellen, alsmede aan optisch gestuurd gedrag van vliegende en lopende vliegen hebben aangetoond dat de neurale interacties onmiddellijk samenhangen met de twee, horizontale en verticale, assen. Bij het gedetailleerde onderzoek naar verwerking van optische informatie door het visuele systeem wordt dan ook in belangrijke mate gebruik gemaakt van de kennis van de optiek van de facetlinsen en van de roosters van zintuigcellen en zenuwcellen (5).

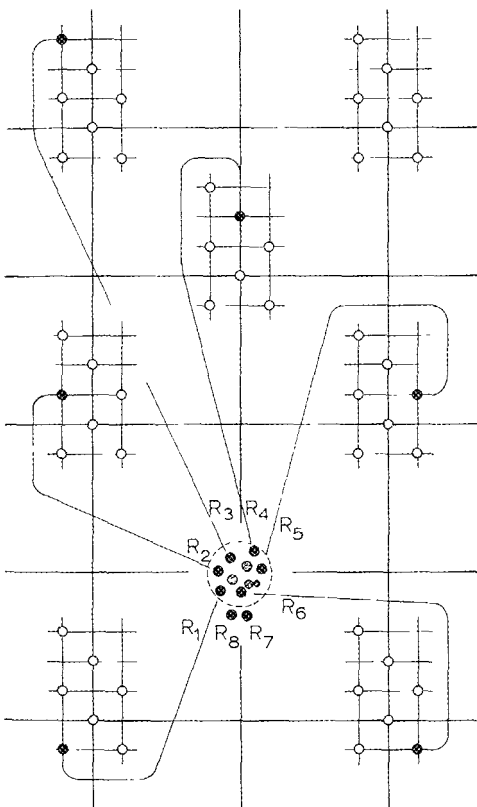


Fig. 11
Schema van de projectie van zintuigcel-axonen in de lamina van de vlieg.

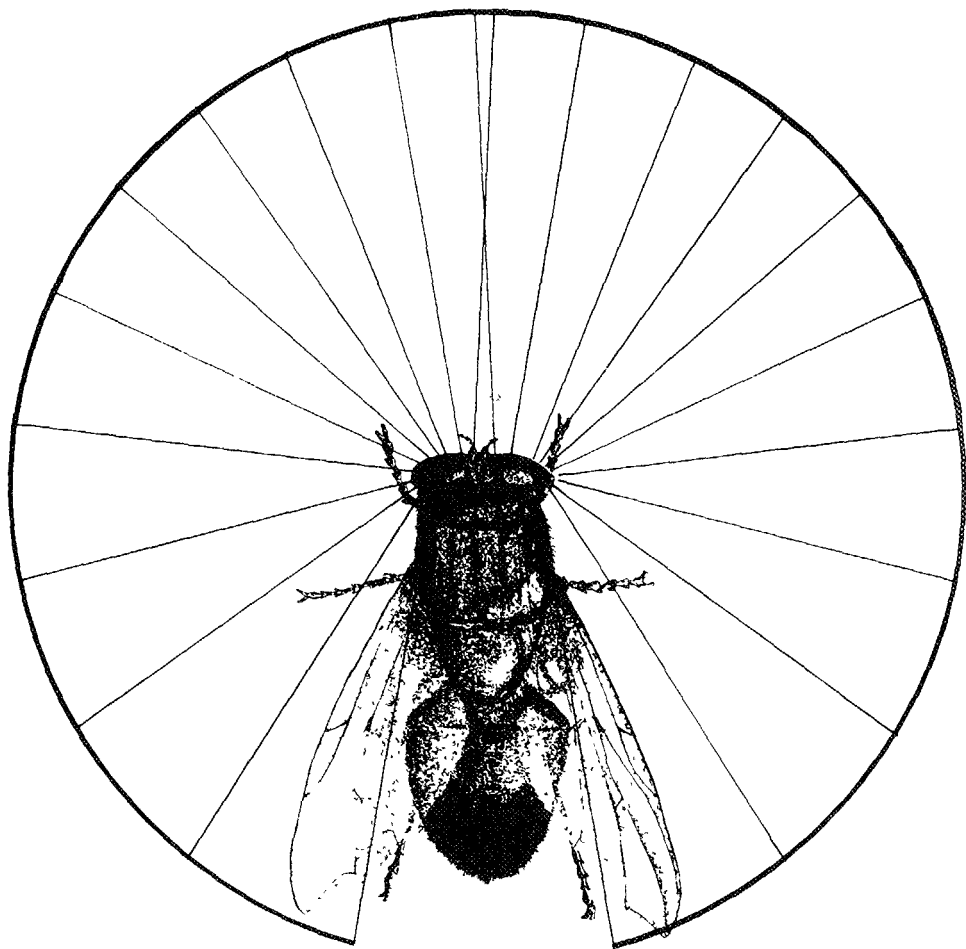


Fig. 12

Blikveldverdeling van een vlieg. De visuele assen zijn in de voorwaartse richting dichter gepakt dan in de zijwaartse en achterwaartse richtingen.

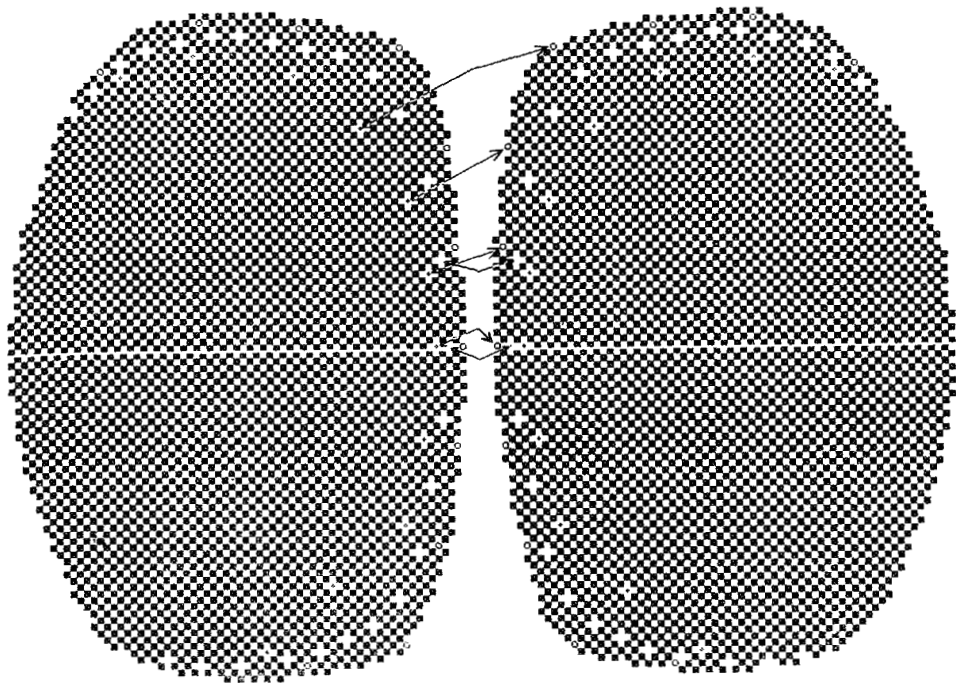


Fig. 13
Projectie van het facetrooster van een huisvlieg. Ieder zwart blokje representeert een facet. De facetten welke zijn aangegeven met een punt kijken in het symmetrievlak van de twee ogen. De pijlen verbinden een randfacet van het linkeroog (cirkel) met een facet in het rechteroog waarvan de as parallel is. De twee ogen hebben een duidelijk overlappend blikveld (zie ook fig. 12).

Literatuur

1. Reichardt W., Poggio T. (1976). Visual control of orientation behaviour in the fly. *Quart. Rev. Biophys.* 9: 311-375.
2. Strausfeld N.J. (1976) *Atlas of an insect brain*. Berlin: Springer.
3. Stavenga D.G. (1979) Pseudopupils of compound eyes. *Handbook of Sensory Physiology Vol. VII/6A*, 357-439. Berlin. Springer.
4. Beersma D.G.M. (1979). Spatial characteristics of the visual field of flies. *Dissertatie Groningen*.
5. Hateren J.H. van (1984) Waveguide theory applied to optically measured angular sensitivities of fly photoreceptors. *J. Comp. Physiol.* 154: 761-771.