

## Untersuchungen am dioptrischen Apparat des Leuchtkäferauges

G. SEITZ

Zoologisches Institut der Universität Frankfurt a. M.

Eingegangen am 18. Oktober 1968

### *Investigations on the Dioptric Apparatus of the Firefly Eye*

*Summary.* The optical properties of the ommatidium in the compound eye of the firefly *Phausis splendidula* L. were investigated.

1. The dioptric apparatus — corneal lens and processus corneae — is composed of layers with different optical density. The highest refractive index is found in the centre of the lens and of the pseudocone ( $n_e = 1.520$ ; Fig. 4a). The optical density decreases to the peripheral zone ( $n_e = 1.356$ ). The corneal lens is a homogeneous spherical lens, the pseudocone is a lens cylinder (Fig. 5).

2. The refractive index of the cone is  $n_e = 1.349$ , and that of the pigment cells is  $n_e = 1.340$ . The cone acts as a wave guide, the angle of total reflection  $\alpha_T$  is  $83.4^\circ$ . The optical density of the proximal rhabdoms (Fig. 1) is  $n_e = 1.351$ .

3. Parallel rays entering the facet of an ommatidium converge to one point in the focal plane which lies inside the pseudocone. They leave the process of the corneal lens again as parallel rays (Fig. 5). The way of light beams through the dioptric apparatus corresponds to the theory of EXNER (1891). The width of the visual field of a single ommatidium is about  $8^\circ$ .

4. The coni act as wave guides, the whole irispigment does not migrate between the pseudoconi in the dark-adapted eye (HORRIDGE, 1968). Light leaving an ommatidium is captured by the pigment. For these reasons it is uncertain whether a superposition of several pictures, each formed by one ommatidium, occurs.

*Zusammenfassung.* Die optischen Eigenschaften des Ommatidiums im Facettenauge des Leuchtkäferchens *Phausis splendidula* L. wurden untersucht.

1. Der dioptrische Apparat, bestehend aus Cornealinse und Processus corneae, setzt sich aus Schichten unterschiedlicher optischer Dichte zusammen. Die höchste Brechzahl wurde in der Mitte der Linse und des Pseudoconus gefunden ( $n_e = 1,520$ ; Abb. 4a). Die optische Dichte nimmt zu den Rändern hin ab ( $n_e = 1,356$ ). Die Cornealinse ist eine homogene, sphärische Linse; der Pseudoconus ist ein Linsenzylinder (Abb. 5).

2. Der Brechungsindex des Conus ( $n_e = 1,349$ ) ist höher als der der Pigmentzellen ( $n_e = 1,340$ ). Der Conus wirkt als Lichtleiter; der Winkel der Totalreflexion  $\alpha_T$  beträgt  $83,4^\circ$ . Die optische Dichte der proximalen Rhabdome beträgt  $n_e = 1,351$ .

3. In das Ommatidium einfallende Parallelstrahlen laufen zu einem Punkt der Brennebene, die innerhalb des Pseudoconus liegt, und verlassen diesen wieder als parallele Strahlen (Abb. 5). EXNERS Theorie über den Strahlenverlauf im dioptrischen Apparat konnte bestätigt werden. Der Öffnungswinkel des einzelnen Ommatidiums ergibt sich zu  $8^\circ$ .

4. Da die Coni als Lichtleiter wirken und auch in dunkel-adaptierten Augen nicht das gesamte Irispigment zwischen die Pseudoconi wandert (HORRIDGE, 1968), ist es fraglich, ob eine Superposition der von mehreren Ommen entworfenen Bilder überhaupt möglich ist.

### Einleitung

Der englische Physiker HOOKE veröffentlichte 1665 erstmals eine Theorie über die Bildentstehung im Insektenauge, die MÜLLER (1826) weiter ausführte. Dieser kam zu dem Ergebnis, daß in jedem Komplexauge ein aufrechtes Netzhautbild der Umgebung entstehe, welches aus vielen einzelnen Punkten mosaikartig zusammengesetzt sei. EXNER (1891) unterschied nach der optischen Wirkung drei Typen von Facettenaugen: Zwei Typen wirken dioptrisch, wobei er nach der Bildentstehung trennte und dem Appositionsauge das Superpositionsauge gegenüberstellte. An den Augen des Pfeilschwanzkrebse (*Limulus*) und des Leuchtkäfers (*Phausis splendidula*) zeigte er die unterschiedliche Wirkungsweise. Der dritte Augentyp, mit katoptrischer Wirkung ist selten (z. B. in den Seitenaugen von *Phronima*). Es können nur solche Augen katoptrisch wirken, deren Cornealinsen einen Fortsatz nach proximal entsenden. Nur in diesen können schräg auf den Rand treffende Strahlen durch Totalreflexion abgelenkt werden, da der Fortsatz optisch dichter als die umgebenden Strukturen ist. In Ommen ohne Corneafortsatz, z. B. bei *Calliphora erythrocephala*, kann am Rand des Kristallkegels keine Totalreflexion eintreten, da dieser einen kleineren Brechungsindex als die Pigmentzellen hat (SEITZ, 1968a). Randstrahlen werden deshalb immer in die Pigmentzellen abgelenkt, in denen das Licht absorbiert wird.

Als typische Superpositionsaugen gelten seit EXNER die Komplexaugen der vor allem nächtlich aktiven Leuchtkäferchen. Er bestimmte durch genaue optische Messungen die Eigenschaften des dioptrischen Apparates, der sich aus der Cornealinse und einem anhaftenden Fortsatz zusammensetzt. Ein scharfes Bild eines entfernten Gegenstandes erhielt EXNER 0,23 mm proximal des isolierten dioptrischen Apparates. Parallelstrahlen werden zunächst in einem Punkt der Brennebene vereinigt, welche nahe der Spitze, aber noch innerhalb des Corneafortsatzes liegt. Da die hintere Begrenzung des Fortsatzes angenähert eine Kugelfläche ist und zwei Räume verschiedener Brechungsindices voneinander trennt, wirkt sie wie eine weitere Linse. Ihre vordere Brennebene liegt genau an derselben Stelle im Corneafortsatz wie die hintere Brennebene der distalen Linse. Der dioptrische Apparat ist also etwa so lang wie die Summe der Brennweiten: Dadurch verlassen auf die Cornea treffende Parallelstrahlen den Fortsatz wieder als parallele Strahlen. Da eine normal gebaute, also homogene und sphärische Linse keine so hohe Brechkraft

entwickeln kann, muß der Fortsatz als Linsenzylinder wirken. Die optische Dichte nimmt bei einem Linsenzylinder von der Achse zum Rand hin ab.

EXNER kam durch Bestimmung der abbildenden Eigenschaften dieses komplizierten Systems zu seinen Ergebnissen. In dieser Arbeit sollen nun die genauen physikalisch optischen Daten der Strukturen im einzelnen Ommatidium von *Phausis splendidula* L. ermittelt und der daraus sich ergebende Strahlenverlauf konstruiert werden.

Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. K. VON FRISCH (München) und Herrn Prof. Dr. D. BURKHARDT danke ich für die Anregung und für ihr Interesse am Fortgang der Arbeit. Frau JANKE danke ich für die Anfertigung der histologischen Präparate und Herrn Dipl.-Biol. OHLY für die Hilfe bei der Beschaffung der Versuchstiere.

### Material und Methode

Untersuchungsobjekte waren Männchen des Glühwürmchens *Phausis splendidula* L., die aus der Umgebung von Frankfurt a. M. stammten. Einige Tiere wurden in Bouinschem Gemisch fixiert, in Methylmethacrylat (RATHMAYER, 1961) eingebettet und 10  $\mu$  dick geschnitten. Die Präparate wurden nach der Azan-Methode angefärbt. Diese erwies sich als sehr gut geeignet, da das reichlich vorhandene dunkelbraune Pigment im Laufe der Färbung zum größten Teil verschwindet. Die Auswertung war dadurch leichter als bei solchen Schnitten, die mit Hämatoxylin-Eosin angefärbt waren.

Zu den interferenzmikroskopischen Untersuchungen wurden die Köpfe der übrigen Leuchtkäferchen auf einem Gefriermikrotom der Firma Leitz, Wetzlar, bei  $-20^{\circ}$  C geschnitten. Die Schnittstärke betrug 10  $\mu$ ; die Schnittrichtung lag parallel und senkrecht zu den Ommenachsen. Unter einem Polarisationsmikroskop mit Interferenzeinrichtung der Firma Carl Zeiss, Oberkochen, wurde die Differenz der optischen Wege, der Gangunterschied  $G$ , für die Wellenlänge  $\lambda = 546$  nm gemessen. Der Meßstrahl geht dabei durch das Präparat, der Vergleichsstrahl durch das Einbettungsmedium (für Wasser beträgt die Brechzahl für die benutzte Wellenlänge  $n_e = 1,3347$ ). Diese Methode ist bei SEITZ (1968 a) näher beschrieben. Dort finden sich auch weitere Literaturangaben zur interferometrischen Messung. Die Brechzahl  $n_e$  des Objekts für die Wellenlänge  $\lambda = 546$  nm errechnet sich aus  $n_e = G/d + n_m$ , wobei  $G$  (in nm) der Gangunterschied,  $d$  (in nm) die Präparatstärke und  $n_m$  die Brechzahl des umgebenden Mediums ist.

### Ergebnisse

Das fast kugelförmige Facettenauge von *Phausis*-Männchen setzt sich aus etwa 2750 Ommatidien zusammen (SCHWALB, 1961). EXNER (1891) und KIRCHHOFFER (1908) beschrieben den Bau des einzelnen Ommatidiums, wie es sich im lichtmikroskopischen Bild zeigt. SCHWALB gibt einen Überblick über die Augen der beiden in Deutschland häufigsten Arten, *Phausis splendidula* und *Lampyrus noctiluca*. HORRIDGE (1968) untersuchte licht- und elektronenmikroskopisch Ommen der amerikanischen Art *Photuris versicolor*. Im folgenden soll ein einzelnes *Phausis*-Omma kurz beschrieben werden. Im zweiten Teil folgen dann die interferenzmikroskopischen Befunde.

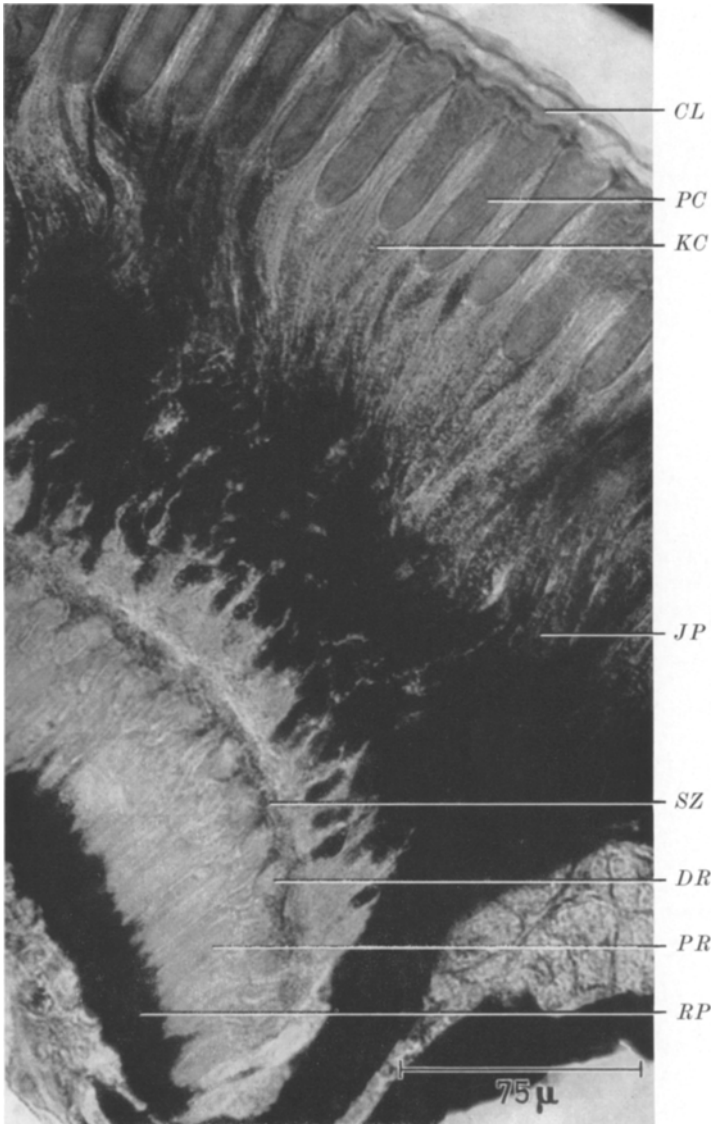


Abb. 1. Achsenparalleler Schnitt durch mehrere Ommen. *CL* Cornealinsse; *DR* distale Rhabdome; *IP* Irispigmentzellen; *KC* Kern einer Conuszelle; *PC* Pseudoconus; *PR* proximale Rhabdome; *RP* Retinulapigmentschicht; *SZ* Schicht der Sinneszellen, die Kerne haben sich angefärbt

### 1. Morphologie des einzelnen Ommatidiums

Die konvexe Oberfläche der Cornealinsse hat einen Krümmungsradius zwischen 21 und 27  $\mu$ ; ihr Durchmesser schwankt zwischen 19 und

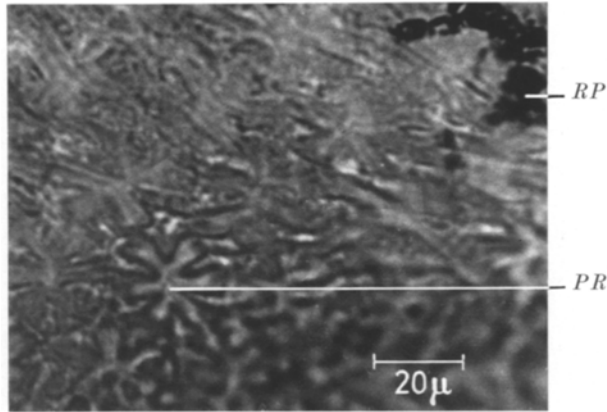
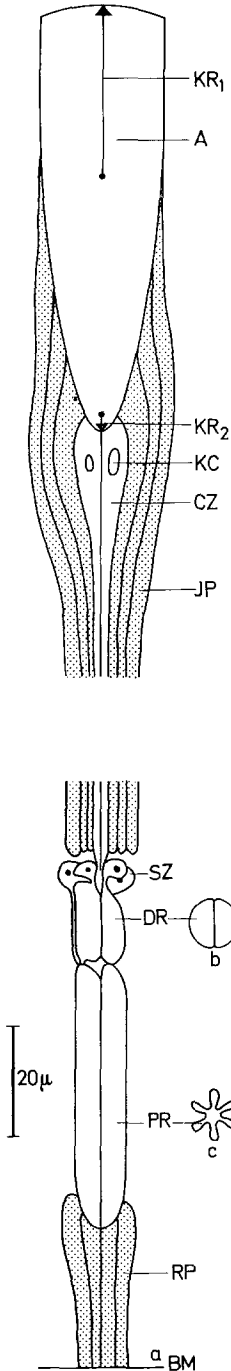


Abb. 2. Schnitt senkrecht zu den Ommenachsen. Gut ist die von den proximalen Rhabdomen (*PR*) im Querschnitt gebildete sechsstrahlige Figur zu sehen. Am Rand ist die Retinulapigmentschicht (*RP*) angeschnitten

25  $\mu$ . Der gesamte dioptrische Apparat, bestehend aus Cornealinse und dem kutikularen Processus corneae, ist ca. 75  $\mu$  lang (es handelt sich hier um einen kutikularen Pseudoconus im Gegensatz zum weichen Pseudoconus, z. B. bei den Fliegen). Der Radius einer der proximalen Pseudoconusspitze angenäherten Kugel schwankt zwischen 3 und 9  $\mu$ . Die Größe der Ommatidien ist von der Lage im Auge abhängig. Größere Ommen liegen mehr in der Mitte, kleinere mehr am Rande des Facettenauges. Der dioptrische Apparat ist zumindest im für den Menschen sichtbaren Spektralbereich vollkommen durchsichtig, zeigt jedoch im achsenparallelen Schnitt einen submikroskopischen Aufbau aus einzelnen Schichten, die im Fortsatz angenähert die Form von Rotationsparaboloiden haben (HORRIDGE, 1968).

Zwischen den Pseudoconi liegen Pigmentzellen, die sich bis zu den Retinulazellen hin erstrecken (Abb. 1 und 3a). Zwischen diesen Irispigmentzellen verlaufen dicht gedrängt vier Conuszellen von der Spitze des Pseudoconus bis zu den Sinneszellen. Die Zellkerne der Conuszellen, die wahrscheinlich den Semperschen Zellen in den Augen anderer Insekten entsprechen, liegen wenige  $\mu$  proximal der Spitze des Corneafortsatzes (Abb. 2). In diesem Bereich hat der Conus seinen größten Durchmesser (ca. 11  $\mu$ ). Nach proximal verengt sich dieser bis zu einem Durchmesser von ungefähr 4,5  $\mu$ . Er kann in der Abb. 1 nicht auf der gesamten Strecke verfolgt werden, da einerseits die Zellen bei der Fixierung schrumpfen und sie andererseits im Präparat von Pigmentgranula überlagert sind.

Die Retinulazellen liegen ungefähr 240  $\mu$  von der Corneaoberfläche entfernt (Abb. 1 und 3a). Von ihnen ziehen Verbindungen zu den zwei distalen Rhabdomen, die im Querschnitt einen Kreis bilden (Abb. 3b),



und zu den sechs proximalen Sehstäben. Letztere bilden im Querschnitt eine sechsstrahlige Figur (Abb. 2 und 3c). Bei *Photuris versicolor* bilden die proximalen Rhabdome einen Kreis (HORRIDGE, 1968). Derselbe Autor hat elektronenmikroskopisch die Tubulisstruktur der acht Rhabdome nachgewiesen. In den distalen verlaufen die Mikrovilli parallel; sie stehen senkrecht auf der Berührungsfläche der beiden Sehstäbe. In den inneren Rhabdomen sind die Tubuli angenähert radiär um den Mittelpunkt der Sehstäbe angeordnet. HORRIDGE hat damit die großen proximalen Fortsätze der Sinneszellen als die lichtrezipierenden Strukturen im Ommatidium identifiziert. Nach anderen Untersuchungen ist sicher, daß der Sehfärbstoff in den Mikrovilli eingelagert ist (vgl. LANGER, 1965). Die Retinulaschicht (Sehzellen mit Rhabdomen) ist ungefähr 65 µ dick. Die Axone der distalen Sehstäbe ziehen an den proximalen entlang und gehen zusammen mit deren Neuriten durch die Basalmembran. Vor dieser werden die proximalen Sehstäbe und die Axone der distalen von den sehr dicht gelagerten Retinulapigmentzellen eng umhüllt. Die Axone der inneren Sehstäbe sind deshalb in der Abb. 1 nicht zu sehen.

## 2. Ergebnisse

### der interferenzmikroskopischen Untersuchungen

a) *Der dioptrische Apparat.* Unter dem Interferenzmikroskop zeigt sich, daß Cornealinse und Pseudoconus aus optisch unterschiedlich dichten Schichten aufgebaut sind. In dem mit einem Pfeil

Abb. 3a—c. Schematische Darstellung eines Ommatidiums mit den Querschnitten der distalen (b) und proximalen (c) Rhabdome.  $KR_1$  und  $KR_2$  sind die Krümmungsradien der Linsenoberfläche und einer der Pseudoconusspitze angenäherten Kugel. *A* dioptrischer Apparat; *BM* Basalmembran; *CZ* Conuszelle; *DR* distales Rhabdom; *IP* Irispigmentzelle; *KC* Kern der Conuszelle; *PR* proximales Rhabdom; *RP* Retinulapigmentzelle; *SZ* Sinneszelle (Zeichnungen: Frau T. HÖLDOBLER)

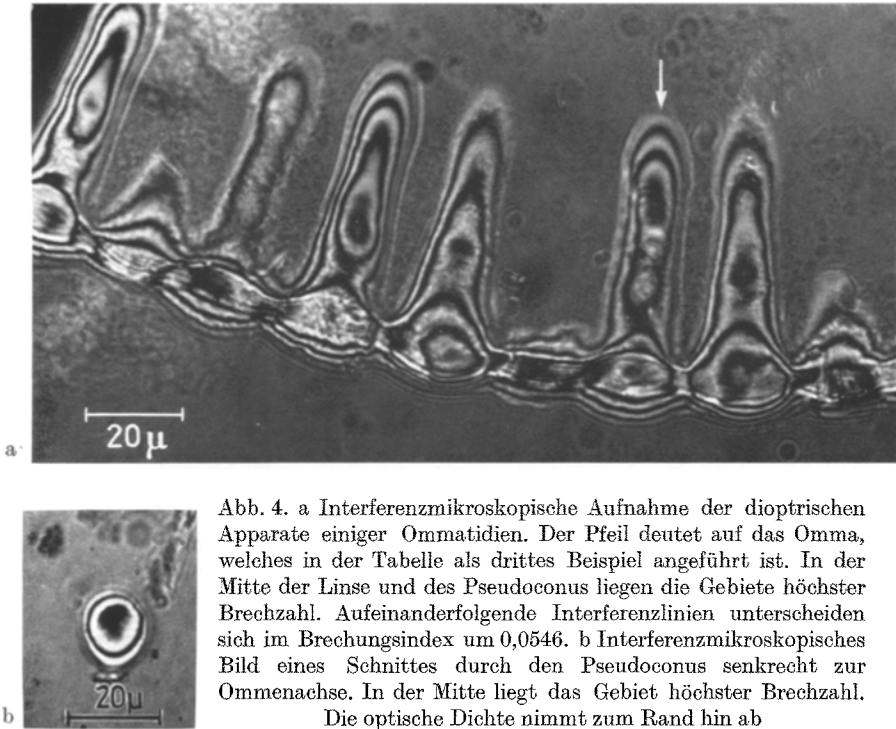


Abb. 4. a Interferenzmikroskopische Aufnahme der dioptrischen Apparate einiger Ommatidien. Der Pfeil deutet auf das Omma, welches in der Tabelle als drittes Beispiel angeführt ist. In der Mitte der Linse und des Pseudoconus liegen die Gebiete höchster Brechzahl. Aufeinanderfolgende Interferenzlinien unterscheiden sich im Brechungsindex um 0,0546. b Interferenzmikroskopisches Bild eines Schnittes durch den Pseudoconus senkrecht zur Ommenachse. In der Mitte liegt das Gebiet höchster Brechzahl. Die optische Dichte nimmt zum Rand hin ab

gekennzeichneten Ommatidium der Abb. 4 a (vgl. Tabelle) liegt in der Mitte der Linse und im inneren Drittel des Pseudoconus die Schicht höchster Brechzahl ( $n_e = 1,520$ ). Nach den Rändern zu folgen Interferenzlinien, welche jeweils einen Gangunterschied von einer Wellenlänge zur nächsten besitzen. Dies entspricht bei einer Schnittdicke von  $10\mu$  einer Differenz der Brechungsindices von 0,0546. Die äußerste Schicht der Cornealinse erhält dadurch eine Brechzahl  $n_e = 1,356$ , die des Pseudoconus  $n_e = 1,375$ . Die Interferenzfiguren in der Cornealinse, also distal der Stelle, an der die Pseudoconi auseinanderweichen, sind denen von *Calliphora erythrocephala* sehr ähnlich (SEITZ, 1968 a). Die Cornealinse kann deshalb auch hier als homogene, sphärische Linse betrachtet werden. Der Pseudoconus wirkt dagegen als Linsenzylinder. In der Mitte liegt die optisch dichteste Schicht. Die Brechzahl nimmt zum Rand hin kontinuierlich ab.

Da die Gangunterschiede, die in der Abb. 4 a die Lage der Interferenzlinien bestimmen, nicht nur von der optischen Dichte, sondern auch von der Präparatdicke abhängen, können diese Streifen auch bei einem homogenen, aber schräg angeschnittenen Kegel entstehen. Bei achsenparallelen Schnitten wurde deshalb immer darauf geachtet, daß der dioptrische Apparat in der Ommenmitte ausgemessen wurde. Eindeutig

kann der Nachweis eines Linsenzylinders aber in Schnitten senkrecht zur Ommenachse erbracht werden. Hier ergeben sich kreisrunde Interferenzlinien; die optisch dichteste Schicht liegt in der Mitte (Abb. 4 b). Natürlich ist die höchste Brechzahl von der Schnitttiefe abhängig, in welcher der Corneafortsatz geschnitten wurde. Die Berechnungen führen in Schnitten senkrecht und parallel zur Ommatidienachse zu gleichen Brechzahlen, wenn man die Lage der ersteren im Ommatidium berücksichtigt.

b) *Irispigment-, Conuszellen und Rhabdome*. Leider gelang die Bestimmung der Brechzahlen der proximal vom dioptrischen Apparat gelegenen Strukturen sehr selten. Nach dem Auftauen der Gefrierschnitte überschwemmten die dunkelbraunen Pigmentkörnchen sofort das gesamte Präparat, was die Messung erschwerte. Aus den wenigen gelungenen Versuchen geht jedoch hervor, daß die Brechzahl der Conuszellen mit  $n_e = 1,349$  größer ist als die der Pigmentzellen mit  $n_e = 1,340$ . Diese Eigenschaft der Coni wurde auch von KIRCHHOFFER (1908) und von HORRIDGE (1968) beschrieben. Der Conus wirkt deshalb als Lichtleiter für alle Strahlen, deren Einfallswinkel zum Lot größer als der Winkel der Totalreflexion ist. Aus den optischen Dichten des Conus und der Pigmentzellen ergibt sich ein Winkel der Totalreflexion  $\alpha_T$  von  $83,4^\circ$ . Dieser wird größer, wenn die Pigmentgranula direkt an den Conus herantreten, da diese optisch dichter als die Intrazellularflüssigkeit sind.

Die optische Dichte der distalen Rhabdome konnte leider nicht ermittelt werden. Die Brechzahl der proximalen Sehstäbe beträgt  $n_e = 1,351$ , liegt also in der Größenordnung, wie sie für die Rhabdomere der Schmeißfliege ( $n_e = 1,349$ ; SELTZ, 1968a) berechnet wurde.

EXNER beschreibt den Querschnitt der zuletzt besprochenen Strukturen folgendermaßen: „Inmitten jedes der blütenförmigen Querschnitte sieht man eine ungefärbte Stelle, das Rhabdom GRENACHERS“. In diesen Untersuchungen konnte weder unter dem normalen Lichtmikroskop (vgl. Abb. 2) noch unter dem Interferenzmikroskop eine solche in der Mitte liegende Stelle gefunden werden. Wegen des anderen Brechungsindex wäre dies bestimmt aufgefallen. Die sternförmige Figur (Abb. 2 und 3 c) erweist sich als völlig homogen. Polarisationsoptische Untersuchungen, zur Feststellung einer eventuell vorhandenen Doppelbrechung, konnten leider noch nicht gemacht werden.

### Konstruktion des Strahlenverlaufs im einzelnen Ommatidium

Die Abb. 5 ist eine maßstabgetreue Zeichnung des dioptrischen Apparates mit den Brechzahlen der verschiedenen Schichten. Zur Vereinfachung der Konstruktion wurden, vor allem in der Cornealinse, mehrere Lagen unterschiedlicher Dichte zu einer mit mittlerer Brechzahl zusammengefaßt. In dem gewählten Beispiel (Nr. 3 der Tabelle) liegt in der Mitte



Tabelle. *Morphologische und optische Daten des dioptrischen Apparates aus 5 Ommatidien*

$n_1$  bis  $n_4$  Brechzahlen der einzelnen Schichten;  $r_1$  Radius der Corneoberfläche;  $y_1$  Abstand eines achsenparallelen Strahles von der Ommenachse;  $u$  der Winkel, den der abgelenkte Strahl im Brennpunkt  $F'$  mit der Achse bildet;  $f_1$  bildseitige Brennweite, distal von  $F'$ ;  $f$  die dazugehörige objektseitige Brennweite;  $n_g$  Gesamtbrechzahl dieser distal von  $F'$  gelegenen Linse;  $l$  Gesamtlänge des dioptrischen Apparates;  $\emptyset$  Durchmesser der Cornealinse;  $SF'$  Abstand vorderer Scheitelpunkt  $S$  zum Brennpunkt  $F'$ ;  $S'F'$  Abstand hinterer Scheitelpunkt  $S'$  zum Brennpunkt  $F'$  (vgl. Abb. 5);  $y_2$  Abstand des aus dem Pseudoconus austretenden achsenparallelen Strahles von der Achse;  $f_2$  von  $F'$  nach proximal zu rechnende Brennweite der inneren Linse;  $f'_2$  die entsprechende etwa von der Pseudoconusspitze nach innen zu rechnende Brennweite;  $r_2$  der Radius einer der Fortsatzspitze angenäherten Kugelfläche. Längen sind in  $\mu$  und Winkel in  $^\circ$  angegeben.

$n_1$	$n_2$	$n_3$	$n_4$	$r_1$	$y_1$	$u$	$f_1$	$f'_1$	$f_1$	$n_g$	$l$	$\emptyset$	$SF'$	$S'F'$	$y_2$	$f_2$	$f'_2$	$r_2$
1,570	1,524	1,470	1,415	23,5	7,5	11,5	36,9	36,9	13,4	2,75	66,5	18,8	47,0	19,5	2,4	12,0	11,5	2,7
1,523	1,468	1,414	1,359	21,8	3,4	6,1	31,4	31,4	9,6	3,26	67,2	17,4	43,5	23,7	2,2	20,0	19,8	3,1
1,520	1,465	1,410	1,356	21,8	3,4	5,3	36,1	36,1	14,3	2,53	66,3	16,8	44,6	21,7	1,8	19,9	19,7	4,0
1,510	1,456	1,401	1,347	22,4	3,4	4,5	42,6	42,6	20,1	2,12	74,2	24,2	57,5	16,7	1,2	14,9	14,8	3,7
1,529	1,474	1,420	1,365	27,0	3,4	4,5	42,6	42,6	15,6	2,73	74,7	24,3	62,0	12,7	1,0	12,8	12,6	8,9

der Linse und des Pseudoconus die optisch dichteste Schicht. Am proximalen Rand folgen die Linien gleicher Brechzahlen ungefähr Parabeln.

Zur Festlegung der Brennpunkte wurde der Verlauf naher, achsenparalleler Strahlen durch den dioptrischen Apparat konstruiert: Lichtstrahl 1 (Abb. 5) trifft  $2,4 \mu$  von der Achse entfernt unter einem Einfallswinkel  $\alpha$  auf die Cornea. Nach dem Snelliusschen Brechungsgesetz wird der Lichtstrahl zum Lot hin gebrochen, da er in ein dichteres Medium eintritt. Der Lichtstrahl wird weiter auf seinem Weg durch den dioptrischen Apparat immer mehr zur Achse hin gebrochen, entsprechend den

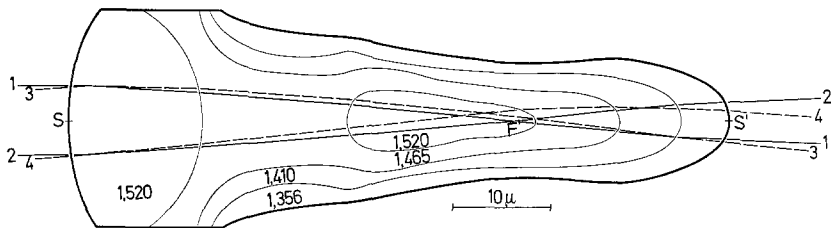


Abb. 5. Schematische Darstellung des dioptrischen Apparates eines Ommatidiums mit den bei der Konstruktion verwendeten Brechzahlen. 1 und 2 sind Paraxialstrahlen; 3 und 4 sind zueinander, aber nicht zur Achse parallel.  $F'$  bildseitiger Brennpunkt;  $S$  und  $S'$  distaler und proximaler Scheitelpunkt des dioptrischen Apparates

Unterschieden in der optischen Dichte und der Krümmung der Grenzflächen aneinanderstoßender Schichten. Im bildseitigen Brennpunkt  $F'$ , innerhalb des Pseudoconus, schneidet ein außen achsenparallel einfallender Lichtstrahl die optische Achse. Nach proximal wird der Winkel zu Achsenparallelen wieder geringer und der Strahl verläßt den Linsenfortsatz wieder annähernd als Parallelstrahl.  $F'$  ist also gleichzeitig der Brennpunkt einer inneren Linse.

Nach den Gesetzen der geometrischen Optik schneiden sich Parallelstrahlen, die nicht achsenparallel verlaufen, in einem Punkt der Brennebene. Sein Abstand von der Systemachse ist vom Einfallswinkel abhängig. Der Verlauf zweier Parallelstrahlen wurde konstruiert (Strahlen Nr. 3 u. 4 der Abb. 5). Beide treffen in den gleichen Punkten wie die Strahlen 1 und 2 auf die Corneaoberfläche. Sie schneiden sich in einem Punkt, der auf der Senkrechten zur Achse im Brennpunkt  $F'$  liegt. Den dioptrischen Apparat verlassen sie wieder als Parallelstrahlen.

Zur Konstruktion wurden nur Paraxialstrahlen benutzt. Achsenferne, aber zur Achse parallele Strahlen schneiden die Achse in Punkten, welche näher an der Corneaoberfläche liegen als  $F'$  (Katakaustik). Bei dieser Methode der Brennpunktbestimmung können die Linsenfehler nicht berücksichtigt werden. Die Gesetze der geometrischen Optik sind Nähe-

rungsformeln und gelten — streng genommen — nur für achsennahe Strahlen, deren Einfallswinkel zur Achse nicht zu groß sind. Als Brennpunkt des Linsensystems gilt der Schnittpunkt naher, achsenparalleler Strahlen (Paraxialstrahlen), in diesem Fall  $F'$ .

Der distal des Brennpunktes  $F'$  gelegene Teil des dioptrischen Apparates soll nun als zentriertes optisches System mit einer brechenden Kugelfläche, der Corneaoberfläche, aufgefaßt werden. Der dioptrische Apparat kann als zentriert angesehen werden, da keine Ommen gefunden wurden, deren Cornealinsen und Pseudoconi nicht rotationssymmetrisch um die Ommatidienachse aufgebaut waren. Für ein derartiges System gelten nach BERGMANN-SCHAEFER (1962) folgende Formeln:

$$f = \frac{n_1 r}{n_2 - n_1}; \quad (1)$$

$$f' = \frac{n_2 r}{n_2 - n_1}; \quad (2)$$

$$f' - f = r. \quad (3)$$

Aus (1) und (2) folgt (4)  $f/f' = n_1/n_2$ .

In diesen Formeln ist  $n_1$  die Brechzahl des Mediums vor der brechenden Fläche (hier die Brechzahl der Luft  $n_1 = 1,00$ ),  $n_2$  die hinter der Kugelfläche und  $r$  deren Radius;  $f$  bedeutet die objektseitige,  $f'$  die bildseitige Brennweite. Außerdem gilt die Gaußsche Definition der Brennweite:

$$f' = y/\text{tg } u; \quad (5)$$

$y$  ist der Abstand eines Paraxialstrahls von der Achse und  $u$  ist der Winkel, welchen der Strahl im Brennpunkt  $F'$  mit der Achse einschließt.

Wendet man die Formel (5) auf die in der Tabelle angegebenen Werte an, so ergeben sich bildseitige Brennweiten, die zwischen 31 und 43  $\mu$  liegen. Ommen mit langen dioptrischen Apparaten haben auch längere Brennweiten. Aus  $f'$  läßt sich nach (4) die objektseitige Brennweite errechnen:  $f$  schwankt zwischen 9 und 16  $\mu$ . Die Ommen von *Phausis splendidula* sind also Systeme sehr kurzer Brennweiten (vgl. Tabelle). Bei der Schmeißfliege liegt  $f$  zwischen 40 und 62  $\mu$  (SEITZ, 1968 a).

Aus den Formeln (1) bzw. (2) läßt sich nun auch ein Gesamtbrechungsindex für eine homogene Linse berechnen, welche distal von  $F'$  liegt und die gleiche Brechkraft wie der dioptrische Apparat bis zu diesem Punkt besitzt. Diese Brechzahl  $n_g$  bewegt sich in dem Bereich von 2,12—3,26. Sie ist stark abhängig vom Einfallswinkel eines Lichtstrahls. Achsenferne Strahlen führen zu noch höheren Werten — bis  $n_g = 6$ . Die große Brechzahl  $n_g$  wird von keinem Brechungsindex der Schichten erreicht; sie kommt durch die Schichtung zustande. Bei der Linse im menschlichen Auge liegen ähnliche Verhältnisse vor. Der Brechungsindex, berechnet

aus Brechkraft und Krümmungsradien, wäre 1,42. Dieser Wert wird von keiner Linsenschicht erreicht: Die Brechzahl steigt aber von der Schale zum Kern von 1,37—1,40 (REIN-SCHNEIDER, 1966).

Ähnliche Berechnungen lassen sich für eine zweite „Linse“ proximal des Brennpunktes  $F'$  durchführen. Die distalen Brennweiten ( $f_2$  der Tabelle) müssen von  $F'$  nach innen gerechnet werden. Ihre Werte liegen zwischen 12 und 20  $\mu$ ; die proximalen sind nahezu gleich ( $f_2$  der Tabelle), da die optischen Dichten der äußersten Pseudoconusschicht und des Conus fast gleich sind.

Unberücksichtigt blieben bisher Strahlen, welche unter großen Winkeln zur Ommenachse einfallen. Sind sie um mehr als  $4^\circ$  gegen die Achse geneigt, erleiden sie im Corneafortsatz Totalreflexion und werden in die Irispigmentzellen abgelenkt. Es ist auch möglich, daß sie durch mehrfache Totalreflexion den dioptrischen Apparat wieder durch die Cornea verlassen (katoptrische Wirkung des Pseudoconus). Der Öffnungswinkel des einzelnen Ommas kann deshalb als ungefähr  $8^\circ$  angenommen werden.

### Diskussion

Zur Vereinfachung der Konstruktion des Strahlenganges wurde der dioptrische Apparat in einzelne optisch unterschiedlich dichte Schichten zerlegt. Jede Lage wurde als homogen aufgefaßt. In Wirklichkeit nehmen die Brechzahlen jedoch kontinuierlich von der Mitte der Cornealinse und des Pseudoconus zu den Rändern ab und erreichen dort die niedrigsten Werte. Durch diese Näherungskonstruktion treten kleine Abweichungen vom wirklichen Strahlenverlauf auf. Die Lichtstrahlen erleiden keine Ablenkung in bestimmten Punkten, sondern bewegen sich auf gekrümmten Bahnen. EXNERS Theorie über den Strahlenverlauf und den optischen Aufbau des dioptrischen Apparates konnten damit für das Leuchtkäferchen vollauf bestätigt werden.

Bezeichnet man mit  $y_1$  die Größe eines Gegenstandes und mit  $y_2$  die des Bildes nach dem Strahlengang durch den dioptrischen Apparat (vgl. Abb. 5 und Tabelle), so gilt für die Lateralvergrößerung  $v = y_2/y_1$ . Diese ist abhängig vom Linsensystem und vom einfallenden Lichtstrahl. Bei den 5 in der Tabelle angeführten Ommen liegt  $v$  um 0,4. Die Lichtintensität, welche beim Eintritt über die Fläche  $F$  verteilt war, wird durch den dioptrischen Apparat auf eine Fläche von  $0,16 F$  konzentriert: Die Bestrahlungsstärke wird größer. Licht, welches innerhalb des Öffnungswinkels von  $8^\circ$  in das einzelne Ommatidium fällt, wird zum Conus gelenkt und in ihm unter Totalreflexion zu den Rhabdomen weiter geleitet. HORRIDGE (1968) hat bei *Photuris versicolor* nach innen zu den Rhabdomen ziehende Ausläufer der Conuszellen („crystalline threads“) gefunden, von denen jeder einzelne als Lichtleiter fungieren soll. Der Conus könnte

damit als kohärenter Lichtleiter Strahlen mit verschiedenen Einfallswinkeln zu den getrennten Rhabdomen führen. Ähnlich wie die Anordnung der Rhabdomere in den Ommatidien der Schmeißfliege zur gleichen Richtcharakteristik bestimmter Sehstäbe in benachbarten Ommen führt (SEITZ, 1968 b), welche in einem Neurommatidium zusammengefaßt werden (KIRSCHFELD, 1967), könnte auch beim Leuchtkäfer ein neurales Superpositionsauge zu einer besseren Lichtausnutzung beitragen. Der Verlauf der Axone der Sinneszellen ist aber noch ungeklärt.

EXNER führte seine Untersuchungen an Augenkalotten durch, deren dioptrischer Apparat isoliert war. Die Retina, sowie die Pigment- und Conuszellen waren abgepinselt und durch ein homogenes Medium (eine Glycerin-Wasser-Lösung) ersetzt. Von einem 52 cm entfernten, 32 cm großen Objekt erhielt der Autor ein Bild, das 0,24 mm groß war und 0,23 mm proximal der Pseudoconusspitze lag. Auf Grund dieser Beobachtungen schloß EXNER auf das Superpositionsbild im Auge von *Phausis splendidula*: Von einem Punkt der Umgebung des Tieres ausgehende Strahlen verlaufen durch verschiedene Ommen und konvergieren wieder in einem Punkt. Dieser Bildpunkt liegt aber keinesfalls mehr im Bereich der lichtempfindlichen Strukturen, sondern ca. 80  $\mu$  weiter proximal. HORRIDGE kam zum dem gleichen Ergebnis: Das Superpositionsbild kann nur in Präparaten erhalten werden, in welchen die zelligen Bestandteile des Auges durch ein homogenes Medium ersetzt worden sind.

Nach EXNER soll bei der Hell-Adaptation des Auges das Irispigment (Abb. 1) vor allem proximal des dioptrischen Apparates liegen und somit die einzelnen Ommen gegeneinander abschirmen. In der Dunkelstellung umgibt es dagegen nur die Pseudoconi. Die Ommatidien sind nicht mehr voneinander optisch isoliert und das Superpositionsbild kommt wie oben beschrieben zustande. Die Pigmentwanderung ist aber nicht so vollständig. Vermutlich wandert auch im dunkel-adaptierten Auge nicht das gesamte Irispigment nach distal zwischen die Pseudoconi (vgl. Abb. 3 bei HORRIDGE, 1968). Eine teilweise optische Isolierung der Ommatidien bleibt bestehen. Wenn man annimmt, daß die dunkelbraunen Pigmente im Auge von *Phausis splendidula* ungefähr das gleiche Absorptionsspektrum wie das rotbraune Pigment im Auge von *Calliphora erythrocephala* haben (LANGER, 1967), würden diese gerade das Licht am stärksten absorbieren, welches von den *Phausis*-Weibchen bei der Partnersuche emittiert wird. Das Maximum des ausgestrahlten Lichts liegt ebenfalls zwischen 500 nm und 600 nm (SCHWALB, 1961).

Im hell-adaptierten Auge lagern sich die Pigmentkörner sehr eng an den Conus. Da diese optisch dichter als die Intrazellularflüssigkeit der Pigmentzellen sind, wird der Winkel der Totalreflexion größer. Schräg auf die Conuswand treffende Strahlen werden bei kleinerem Einfallswinkel zum Lot in die Pigmentzellen abgelenkt als im dunkel-adaptierten

Auge. Durch die Pigmentwanderung ist eine veränderliche Pupille gegeben, die sich im Hellen verengt und im Dunkel erweitert (vgl. KUIPER, 1962).

Der mikroskopische Aufbau und die optischen Eigenschaften des dioptrischen Apparates führen zu dem Strahlenverlauf wie ihn EXNER angenommen hatte. Die lichtleitende Wirkung der Coni, sowie die unvollständige Wanderung des Pigmentes in den Irispigmentzellen werfen jedoch die Frage auf, ob es im dunkel-adaptierten Leuchtkäferauge zu einer Summation der Einzelbilder überhaupt kommen kann. Die großen, in zwei Lagen angeordneten Rhabdome könnten zur Wahrnehmung sehr geringer Lichtintensitäten, welche bei Nacht ins einzelne Ommatidium fallen, ausreichen.

### Literatur

- BERGMANN, L., u. CL. SCHAEFER: Lehrbuch der Experimentalphysik, 3. Aufl., Bd. 111. Berlin: W. de Gruyter & Co. 1962.
- EXNER, S.: Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig u. Wien: Franz Deuticke 1891.
- HOOKE, R.: Micrographia Obs. XXXIX: Of the eyes and head of a grey drone-fly, and of several other creatures, p. 175—180 (1665).
- HORRIDGE, G. A.: Pigment movement and the crystalline threads of the firefly eye. Nature (Lond.) **218**, 778—779 (1968).
- KIRCHHOFFER, O.: Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer. Arch. Biontol. **2**, 235—287 (1908).
- KIRSCHFELD, K.: Die Projektion der optischen Umwelt auf das Raster der Rhabdome im Komplexauge von *Musca*. Exp. Brain Res. **3**, 248—270 (1967).
- KUIPER, J. W.: The optics of the compound eye. Symp. Soc. exp. Biol. **16**, 58—71 (1962).
- LANGER, H.: Nachweis dichroitischer Absorption des Sehfarbstoffes in den Rhabdomeren des Insektenauges. Z. vergl. Physiol. **51**, 258—263 (1965).
- Über die Pigmentgranula im Facettenauge von *Calliphora erythrocephala*. Z. vergl. Physiol. **55**, 354—377 (1967).
- MÜLLER, J.: Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Leipzig: C. Knobloch 1826.
- RATHMAYER, W.: Methylmethacrylat als Einbettungsmedium für Insekten. Experimentia (Basel) **18**, 47—48 (1961).
- REIN-SCHNEIDER: Physiologie des Menschen, 15. Aufl. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1966.
- SCHWALB, H.: Beiträge zur Biologie der einheimischen Lampyriden *Lampyris noctiluca* GEOFFR. und *Phausis splendidula* LEC. und experimentelle Analyse ihres Beutefang- und Sexualverhaltens. Zool. Jb., Abt. System., Ökol. u. Geogr. **88**, 399—550 (1961).
- SEITZ, G.: Der Strahlengang im Appositionsauge von *Calliphora erythrocephala* (MEIG.). Z. vergl. Physiol. **59**, 205—231 (1968a).
- Der dioptrische Apparat im Insektenauge. Verh. Zool. Ges. Innsbruck (1968b) (im Druck).

Dr. GEORG SEITZ  
 Zoolog. Institut der Universität  
 6 Frankfurt a. M., Siesmayerstraße 70