

Ik zie, ik zie wat jij niet ziet!

Tekst: Albert Vliegenthart

Tegenwoordig zijn er zoveel mensen die naar vlinders kijken, dat een vrij goed inzicht is ontstaan over de verspreiding van de meeste soorten. Het is goed voor te stellen dat het gezichtsvermogen een van de belangrijkste zintuigen is om te overleven. Maar hoe werkt dat nu bij vlinders? Insecten, dus ook vlinders hebben samengestelde ogen, ook wel facetogen genaamd. Het is nog niet zo lang geleden dat men erachter kwam dat vlinders gespecialiseerde visuele zintuigcellen hebben om kleuren te onderscheiden.

Facetogen bij vlinders Bijna iedereen heeft de term facettoog wel eens gehoord, maar hoe zit zo'n oog nu precies in elkaar? De facetten, in feite allemaal lensjes, zitten aan de buitenkant van de samengestelde ogen, die als een mozaïek opgebouwd zijn uit een groot aantal gelijke bouwstenen, welke ommatidia (ommatidium = oogje) worden genoemd (Fig. 1). Een vlinderommatidium bevat negen lichtgevoelige zintuigcellen of fotoreceptoren (Fig. 2). In het algemeen is één van die zintuigcellen maximaal gevoelig in het UV, één in het blauw, en zeven zijn gevoelig in het groen tot rood.

De zintuigcellen zitten in een zeer sterk geplooid deel van het celmembraan, het rhabdomeer, waarin de visuele pigmentmoleculen geconcentreerd zijn. De negen rhabdomeer van een ommatidium vormen samen een cilindrische structuur, het rhabdome, welke functioneert als een lichtgeleider. Hierdoor is de kans groot dat invallend licht, dat binnenkomt via de facetlens en een kristallijne kegel, door de visuele pigmenten geabsorbeerd wordt. Het licht dat in het rhabdome voortgeleid wordt maar daar niet door de visuele pigmentmoleculen opgevangen wordt, bereikt het einde van de rhabdome. Daar zit een soort spiegel, het tapetum, dat gevormd wordt door een samengevouwen luchtzak. Het tapetum reflecteert het licht weer terug in

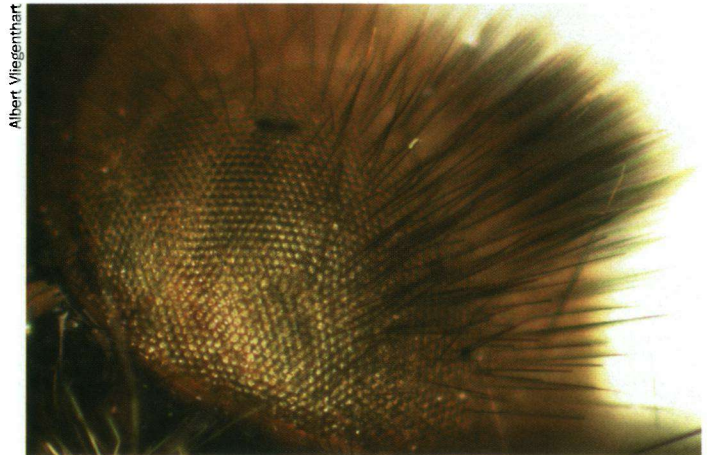


Fig. 1. Detailopname van het facettoog van een dagpauwoog, *Inachis io*. Het oog bestaat uit duizenden ommatidia, waarvan aan de buitenkant de facetlensen te zien zijn. Tussen de facetlensen staan haren, die functioneren als mechanosensoren.

het rhabdome, waar het een nieuwe kans krijgt om door de visuele pigmenten geabsorbeerd te worden. Het licht dat dan nog steeds niet geabsorbeerd wordt verlaat de facetlens weer. Hierdoor zijn in vlinderogen vaak mooie kleuren te zien.

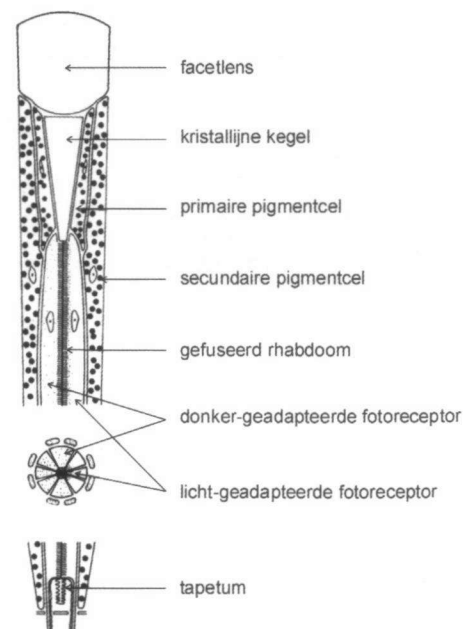


Fig. 2. Een ommatidium van het oog van een dagvlinder. Invallend licht wordt door de facetlens en de kristallijne kegel gefocuseerd in het gefuseerde rhabdome. Dit is de lichtgeleider die gevormd wordt door de membranen van de negen zintuigcellen (of fotoreceptoren), die aan een kant sterk geplooid zijn. De zintuigcellen zijn omgeven door primaire en secundaire pigmentcellen. De zintuigcellen bevatten zelf ook pigmentkorrels, die in het donker ver weg van het rhabdome zitten, maar bij intens licht naar het rhabdome toe bewegen. Ze vervullen zo de functie van een lichtregulerende pupil. De visuele pigmenten die in het rhabdome zitten absorberen invallend licht en maken zo het zien mogelijk. Het tapetum spiegelt licht dat onder bij het rhabdome aankomt en nog niet geabsorbeerd is (Bron: D.G. Stavenga).

I spy with my little eye

The most important sense organs for insects are their compound eyes, the anatomy of which enables light to be absorbed efficiently. Two types of compound eyes are found in the Lepidoptera, the apposition eye of day-flying insects and the superposition eye that is usually found in the night insects.

Perception of colour is important for butterflies as it enables them to find food and recognize other butterflies of the same species. An experiment showed that they can be conditioned to one particular colour when looking for food.

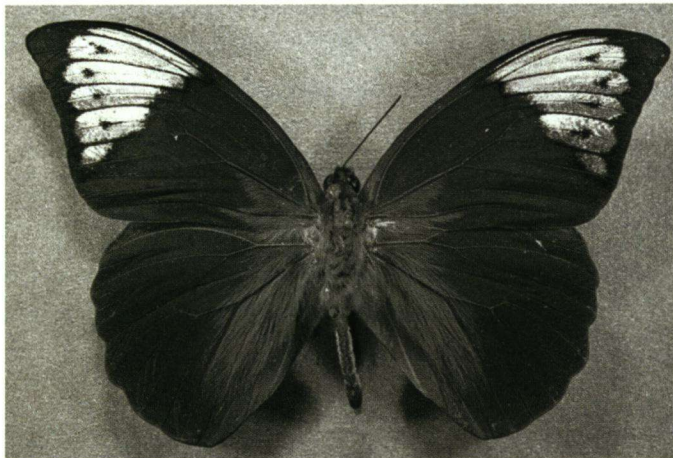
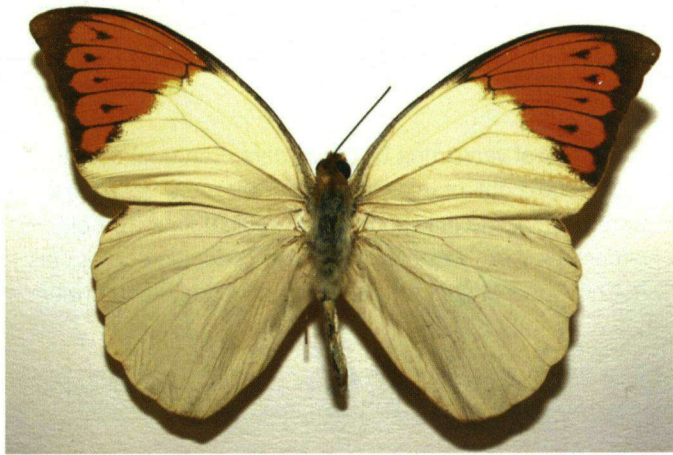


Fig. 3. De vleugels van *Hebomoia glaucippe* zijn grotendeels wit (boven), maar reflecteren niet in het ultraviolet, ten gevolge van een UV-absorberend pigment (onder). Het oranje pigment absorbeert niet alleen ultraviolet, maar ook blauw licht. Toch reflecteren de vleugels in het oranje deel ultraviolet licht. Dit is het gevolg van een multilaagstructuur in de schubben. Dezelfde soort spiegelstructuren is te vinden in de vleugels van de *Morpho*'s, maar die reflecteren voornamelijk in het blauw (Foto: H.L. Leertouwer, van een exemplaar uit de verzameling van Naturalis, Leiden).

De ommatidia zijn omgeven door pigmentcellen. De primaire pigmentcellen hebben vaak een licht-gekleurd pigment, dat de kleur van het oog bepaalt, bijvoorbeeld wit bij het groot koolwitje en zwart bij de atalanta. De secundaire pigmentcellen hebben altijd een sterk absorberend, zwart pigment, dat functioneert om scheef invallend licht tegen te houden, omdat anders de gezichtscherpte verslechterd wordt.

Verschillende typen ogen Er worden twee typen facetogen onderscheiden. Bij het appositieoog van de dagvlinders (Fig. 1 en 2) ontvangen de zintuigcellen het licht via slechts één facetlens, die dicht bij de zintuigcellen ligt. Bij het tweede type oog, het superpositieoog van de nachtvlinders, ontvangt een zintuigcel een lichtstraal via een groot aantal - soms enkele honderden - facetlenzen. De zintuigcellen van het superpositieoog zitten daarbij op een tamelijk grote afstand tot de facetlenzen. Het onderscheid van appositie- en superpositieogen is echter niet scherp. Dikkopjes, die tot de dagvlinders behoren, hebben een superpositieoog en zo zijn er allerlei tussenvormen.

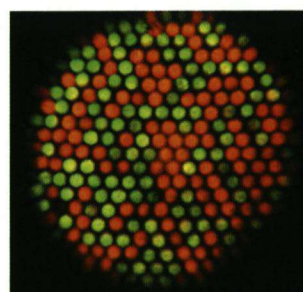
Libellen Libellen hebben facetogen die sterk lijken op de ogen van dagvlinders. Bij geen enkele andere insectenorde zijn de facetogen echter zo groot als bij libellen. De ogen van heidelibellen bestaan bijvoorbeeld uit 12.000 ommatidia en keizerlibellen kunnen er wel 29.000 hebben. De ogen van libellen bestaan vaak uit een aantal gespecialiseerde delen, hetgeen te herkennen is aan de lokale oogkleur.

Op een soort verhoging (vertex) tussen de ogen zitten bij libellen drie puntogen, de ocelli. Eén naar voren en twee naar links en rechts gericht. Deze ogen functioneren als 'visueel' evenwichtsorgaan omdat ze sterke lichtverschillen waarnemen wanneer de libel kantelt of duikt.

Bij heidelibellen is het bovendee van het facetoog oranje-bruin en de facetten zijn daar naar verhouding erg groot. In dit naar boven gerichte deel is de gezichtsscherpte hoog. De visuele zintuigcellen zijn daar sterk gevoelig voor ultraviolet en blauw licht, zodat langsvliegende insecten goed gedetecteerd kunnen worden als contrastrijke puntjes tegen de blauwe lucht. Dankzij deze specialisatie zijn libellen effectieve rovers. Het onderste deel van het libellenoog ziet minder detail, maar is ook gevoelig over een groot kleurbereik, vanaf het ultraviolet tot in het oranje-rood. Een vergelijkbare regionale oogverdeling als dat van libellen komt ook vaak voor bij vlinders.

Ultraviolet en kleuren Kleur is vrijwel altijd het gevolg van zowel reflectie als absorptie van licht. Zwarte voorwerpen absorberen al het opvallende licht, en witte voorwerpen absorberen juist weinig of niets van het (voor de mens) zichtbaar licht. Het witte licht dat we zien is licht dat door een voorwerp teruggekaatst wordt, via zogenaamde verstrooiing. Gele oppervlakken absorberen het blauw, en het niet-geabsorbeerde gele licht wordt dan dankzij verstrooiing gezien. Kleur is voor vlinders erg belangrijk bij het vinden van voedsel, maar ook voor het herkennen van soortgenoten. Wat mensen niet zien, maar vlinders wel is ultraviolet licht (UV). Veel vlindersoorten hebben ultraviolette patronen op hun vleugels (Fig. 3), die vaak sexe-afhankelijk zijn. Hierdoor kunnen individuen elkaar herkennen. In bloemen worden ook ultraviolette patronen gevonden, die als herkenningsmiddel dienen voor vlinders en andere insecten.

Kinoshita e.a. beschrijven een experiment waarin aangetoond is dat vlinders inderdaad kleuren kunnen zien. Voor dit experiment heeft men *Papilio xuthus*, een Japanse koninginpage als model gebruikt. Op een grijze ondergrond werden



De kleuren die in vlinderogen in reflectie te zien zijn.

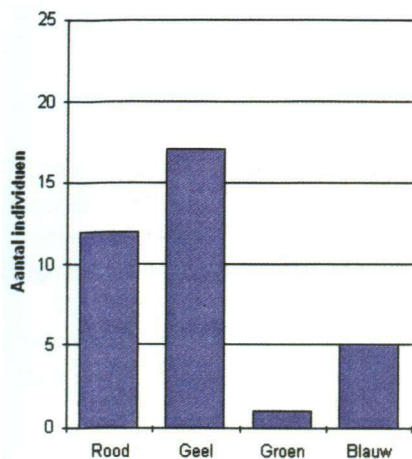


Fig. 4. De grafiek geeft het aantal kleurschijfbezoeken van ongetrainde vlinders aan. De instinctieve voorkeur ligt bij geel en rood. (Kinoshita e.a. 1998).

schijven met vier verschillende kleuren (rood, geel, groen en blauw) getest op vlinderbezoek. Het bleek dat de gele schijven en rode kleuren significant meer bezocht werden dan de groene en blauwe.

Gedurende negen dagen werden de vlinders getraind om voedsel (suikerwater) te vinden op één van de vier specifieke kleuren. De kleurvoorkeur kon op deze manier worden beïnvloed. Geel en rood bleken overigens gemakkelijker te trainen dan groen en blauw, omdat deze kleuren al instinctmatig de voorkeur hebben. Dagelijks werden de vlinders losgelaten tussen de vier kleurschijven, zonder voedsel erop. In de eerste dagen lag de keuze van de kleurvakken nog verdeeld, maar al na drie dagen werd duidelijk dat de vlinders een voorkeur kregen voor de kleuren waarop zij werden getraind (Fig. 4). Na negen dagen training gingen bijna alle vlinders alleen nog op hun getrainde kleur af (Fig. 5). Ook wanneer de kleur minder helder gemaakt werd, bleef het aantal bezoeken grotendeels bij dezelfde kleur. Zelfs wanneer deze vlinders op een pallet met dertien kleuren gezet werden, bleven de beesten zich focussen op hun 'eigen' kleur. Soms ont-

stond er wel verwarring bij de vlinders. Een deel bezocht bijvoorbeeld ook oranje vlakken, terwijl ze op geel getraind waren. Hetzelfde gold voor blauw en lichtblauw. Uit dit onderzoek blijkt dat zelfs vlinders te conditioneren zijn als het om voedsel gaat en dat vlinders kleuren kunnen zien.

Hartelijk dank aan Prof. Doekele Stavenga (Rijksuniversiteit Groningen) voor zijn medewerking aan dit artikel.

Literatuur

- Stavenga, D.G. en G.D. Bernard (1984). Zien met Vlinderogen. *Natuur en Techniek*, 52 (5), pp 353-367.
- Keeton, W.T. en J.L. Gould (1993). *Biological Science*. 5th ed. W.W. Norton & Co, New York, pp 1037-1038.
- Kinoshita, M. et al (1999). Colour vision of the foraging swallowtail butterfly *Papilio xuthus*. *Journ. of exp. Biol* 202, pp 95-102.
- Briscoe, A. (2003). Evolution of color vision: Butterflies as a model. Seminar report 9, Dept. of Ecology and Evolutionary Biology, University of California.
- Nederlandse Vereniging voor Libellenstudie (2002). De Nederlandse Libellen (Odonata), Nederlandse Fauna 4. Nationaal Historisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland.

Een uitgebreide serie UV foto's van vlinders staat in James A. Scott, *The Butterflies of North America: A Natural History and Field Guide* (ook als CD verkrijgbaar).

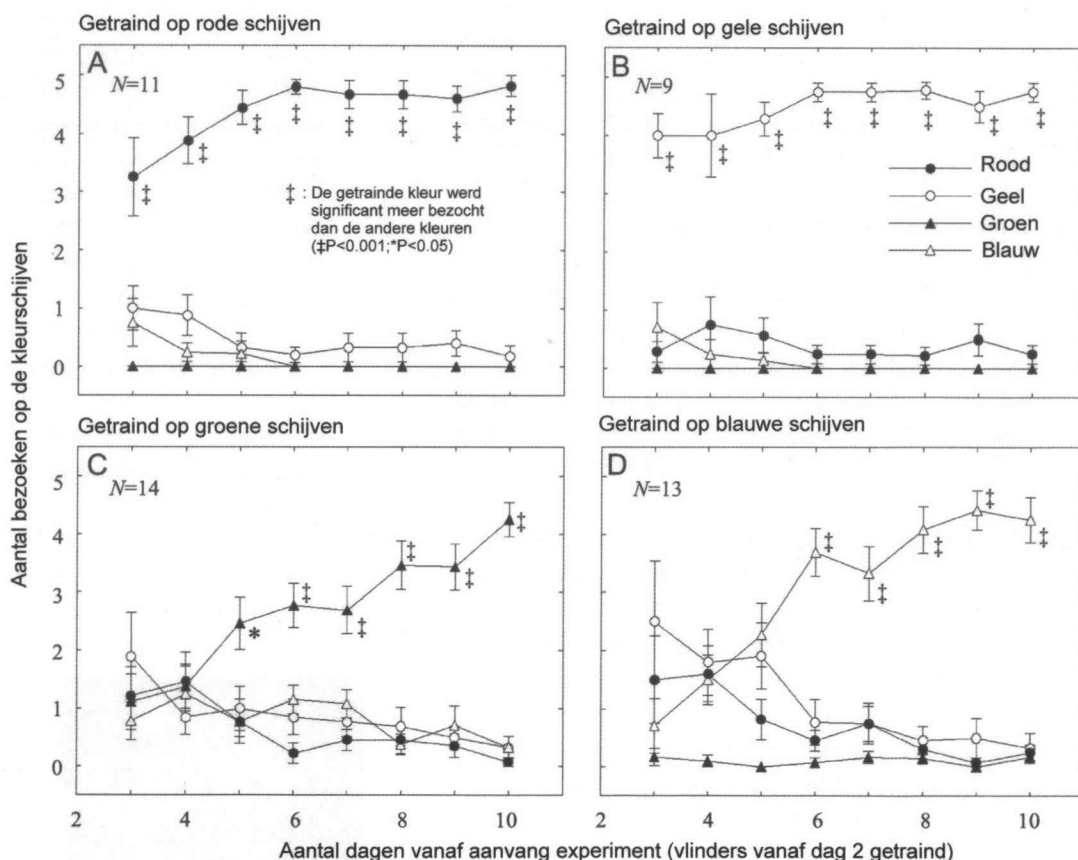


Fig. 5. Het verloop van het bezoek aan een gekleurde schijf ten gevolge van training met suikerwater bij de Japanse koninginnenpage *Papilio xuthus*.