

Die Spiegeloptik des Flußkrebssauges*

Klaus Vogt**

Biologisches Institut der Universität, Ulmer Strasse 227, D-7000 Stuttgart 60, Bundesrepublik Deutschland

Angenommen am 16. August 1979

The Optical System of the Crayfish Eye

Summary. In the superposition eye of the crayfish (*Astacus leptodactylus*), images are formed by radial plane mirrors arranged in an orthogonal pattern. The optical structure of the crayfish eye can be described as a family of virtual reflecting cone envelopes concentric around each direction in space. There exist two reflection mechanisms: total internal reflection at the sides of the crystalline cones and reflection by multilayer mirrors attached to the distal parts of the cones. Image-forming rays have to be reflected twice in the general case, and once in the case of perpendicular position of the plane of incidence and the mirror plane. For rays incident at small angles to the ommatidial axis, this condition is almost satisfied due to a particular axial variation of the refractive index of the crystalline cone, and for rays incident at large angles, due to the spectral reflecting properties of the multilayer reflector.

I. Einleitung

Das Flußkrebssauge läßt sich auf Grund seiner Anatomie und des Auftretens eines ausgedehnten Augenleuchtens als Superpositionsauge klassifizieren (Exner, 1891; Parker, 1897; Bernhards, 1916; Kunze, 1972). Während heute anerkannt ist, daß ein Superpositionsstrahlengang in Augen von Insekten durch die von Exner (1891) geforderte Brechungsindexvariation im Kristallkegel zustande kommt (Kunze und Hausen, 1971; Horridge et al., 1972; Cleary et al., 1977), kann die Bildentstehung im Flußkrebssauge nicht in dieser Weise erklärt werden. Hier entstehen Bilder durch Reflexionen an radial angeordneten

Planspiegeln; ein räumlicher Abbildungsstrahlengang ist durch die orthogonale Stellung dieser Spiegel möglich (Vogt, 1975). Für Tiefseegarnelen wurde Bildentstehung durch radial angeordnete Spiegel von Land (1976) zweidimensional beschrieben. Dieses neue (zuvor auch in der technischen Optik unbekannte) Abbildungsprinzip und seine Verwirklichung im Flußkrebssauge soll in dieser Arbeit ausführlich dargestellt werden.

II. Versuchstier

Die Untersuchungen wurden vor allem an *Astacus leptodactylus* (geliefert von Fa. Langbein, Hamburg) durchgeführt. Vergleichend wurden, ohne daß wesentliche Unterschiede festgestellt werden konnten, auch die europäischen Arten *A. fluviatilis*, *A. torrentium*, *A. pallipes* und die amerikanische Art *Orconectes limosus* herangezogen. Angaben und Abbildungen beziehen sich, wenn nicht anders erwähnt, auf einen mittleren Augenbereich von männlichen *A. leptodactylus* einer Länge (Telson-Rostrum) von 12–13 cm.

III. A. Bau des Auges

Über den Bau von Flußkrebssaugen liegen ausführliche Arbeiten vor: z.B. Parker (1897) und Bernhards (1916); speziell über die Retina Eguchi u. Waterman (1966) und Krebs (1972). In der vorliegenden Arbeit werden deshalb nur Befunde hervorgehoben, die neu (wie z.B. der Multilayer-Reflektor) oder für die Optik des Auges funktionell wichtig sind. Zur histologischen Untersuchung wurden die Augen zumeist mit 5% Glutaraldehyd in physiologischer Lösung (van Harreveld, 1936) oder in Bouin-Lösung fixiert, in Äthanol dehydriert, in Benzoesäuremethylester als Zwischenmedium gegeben und in ein Medium nach Spurr (1969) eingebettet.

Wie schon Parker (1897) bemerkte, sind die Augen von Flußkrebsen nicht kugelförmig. Der Augenradius in der Horizontalebene beträgt 1,90 mm, in allen Ebenen senkrecht zur Horizontalebene dagegen 1,45 mm. Die Augenoberfläche ist also eine Torusfläche, bei der der kleinere Radius 75% des größeren beträgt. Obwohl diese Torusgeometrie des Auges einige interessante Implikationen hat (s. z.B. Anm. 1),

* Dissertation der Universität Stuttgart

** Derzeitige Anschrift: Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik, Spemannstrasse 38, D-7400 Tübingen, Federal Republic of Germany

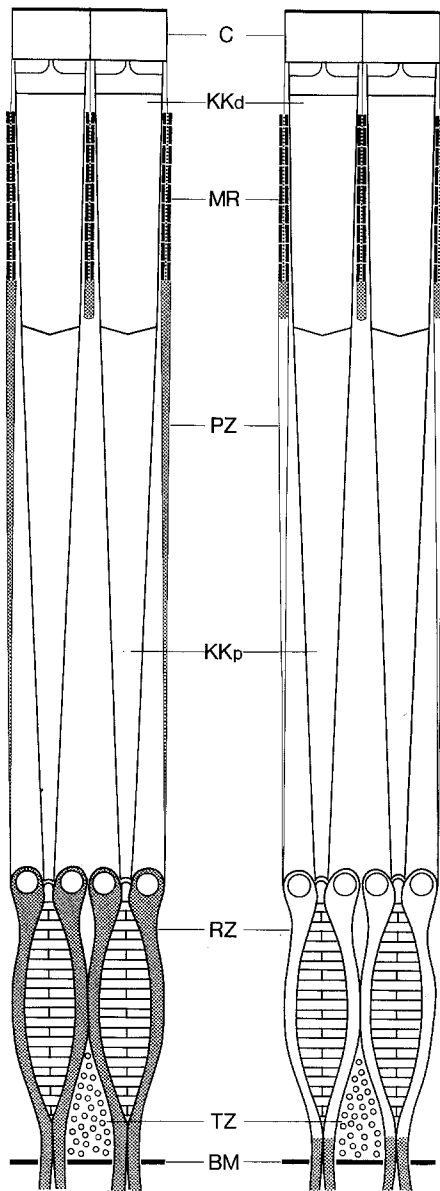


Abb. 1. Bau der Ommatidien (halbschematisch); links helladaptiert, rechts dunkeladaptiert. Die Pigmentzellen sind jeweils außen in ihrer Erstreckung an den Kanten, jeweils innen an den Seitenflächen der Kristallkegel dargestellt. C, Cornea; KKd, distaler Teil des Kristallkegels; KKp, proximaler Teil des Kristallkegels; MR, Multilayer-Reflektor; PZ, distale Pigmentzelle; RZ, Retinulazelle; TZ, Tapetumzelle; BM, Basalmembran

soll das Auge in den folgenden Kapiteln – der Einfachheit wegen – als kugelförmig betrachtet werden. Die Ommatidien sind in Reihen angeordnet, die einen Winkel von $\pm 45^\circ$ zur Horizontalebene des Auges bilden. Der Divergenzwinkel $\Delta\phi$ der Ommatidienachsen in einer solchen Reihe wurde an fixierten, mit einer Rasierklinge radial aufgeschnittenen Augen als $2,3^\circ$ bestimmt. Ein Ommatidium besteht aus der Corneafacette (zwei Corneazellen), dem Kristall-

kegel (vier Semperzellen), zwei distalen Pigmentzellen, dem Rhabdom (8 Retinulazellen) und den Tapetumzellen. Eine halbschematische Darstellung der Ommatidien gibt Abb. 1.

Die Corneafacette ist quadratisch mit einer Seitenlänge von $75\mu\text{m}$. Ihre Grenzflächen sind Ebenen senkrecht zur Ommatidienachse (Abb. 2a) und ihre Dicke – abhängig vom Häutungszyklus – beträgt ca. $50\mu\text{m}$. Die interferenzmikroskopische Untersuchung mit Methoden nach Vogt (1974) ergab, daß die Corneafacette (abgesehen von einer dünnen, etwas niedriger brechenden Zone an ihrer seitlichen Begrenzung) keine Variation des Brechungsindex mit dem Achsenabstand zeigt. Ihr Brechungsindex beträgt 1,48. Die Corneafacette kann also im folgenden als eine homogene planparallele Platte betrachtet werden, die den Strahlengang nicht wesentlich beeinflußt.

Der Kristallkegel hat eine Länge von $740\mu\text{m}$ und ist in einen distalen Teil (Kristallkörper; Bernhards, 1916) mit einer Länge von $220\mu\text{m}$ und einen proximalen Teil (Kristallstiel; Bernhards, 1916) gegliedert. Die Grenzfläche zwischen distalem und proximalem Teil hat die Form einer sehr flachen Pyramide, deren Kanten um 45° gegen die Kanten des Kristallkegels versetzt sind. Die Querschnitte des Kristallkegels sind quadratisch (Abb. 2). Es ist funktionell wichtig, daß dies auch für den proximalen Teil des Kristallkegels zutrifft (Abb. 2b). Dieser Befund korrigiert Bernhards (1916), der kreisförmige Querschnitte des Kristallstiels beschreibt. Der Kristallkegel hat also die Form eines vierseitigen regulären Pyramidenstumpfes. Der Winkel δ zwischen zwei gegenüberliegenden Seiten der Pyramide wurde mit $4,5^\circ$ bestimmt. Für den Winkel θ zwischen zwei benachbarten Seitenflächen gilt

$$\theta = 90^\circ + \arcsin \left(\sin^2 \frac{\delta}{2} \right). \quad (1)$$

Für $\delta = 4,5^\circ$ ergibt sich $\theta = 90,09^\circ$. Die Seitenflächen bilden also in sehr guter Näherung einen rechten Winkel.

Die beiden Pigmentzellen umschließen, von diametral gegenüberliegenden Kanten ausgehend, den distalen Teil des Kristallkegels bis zur Hälfte jeder Seitenfläche (Bernhards, 1916). In Höhe der Grenze zum proximalen Teil verjüngen sie sich zu einem Fortsatz, der entlang der Kante des Kristallkegels zur Basalmembran führt. Zusammen mit den Pigmentzellen der vier benachbarten Ommatidien ist also der distale Teil des Kristallkegels von einem geschlossenen Pigmentmantel umgeben, während sich im Raum zwischen dem distalen Teil und der Retina an den Kanten der Kristallkegel nur ein dünner Strang von zwei Pigmentzellen zweier Ommatidien befindet.