

Bibliografia

1. Vetulani J. (2008). Neurobiologia moralności. Rocznik PAU 2007/2008, PAU, Kraków, 2008, 141–161
2. <http://www.galton.org/>
3. Galton F. (1904). Eugenics: Its Definition, Scope, and Aims. *Am J Sociology* 1904, 10, 1–6, http://hsmt.history.ox.ac.uk/hsmt/courses_reading/undergraduate/authority_of_nature/week_4/galton_eugenics.pdf.
4. Galton F. (1901). The Possible Improvement of the Human Breed under the Existing Conditions of Law and Sentiment. *Nature* 64, 659–665, <http://galton.org/essays/1900-1911/galton-1901-improvement.pdf>
5. Wells G.H. (1895). The Time Machine. William Heinemann, London <https://www.fourmilab.ch/etexts/www/wells/timemach/timemach.pdf>
6. Osborn F. (1937). Development of a Eugenic Philosophy. *Am Sociol Rev* 2, 389–397, <http://www.jstor.org/stable/pdf/2084871.pdf?acceptTC=true>
7. New England Biolabs, <https://www.neb.com/tools-and-resources/feature-articles/crispr-cas9-and-targeted-genome-editing-a-new-era-in-molecular-biology>
8. <https://www.youtube.com/watch?v=2pp17E4E-O8>
9. Galton D.J. (1998). Greek theories on eugenics. *J Med Ethics* 24, 263–267, <http://jme.bmj.com/content/24/4/263.full.pdf>
10. Roper A.G. (1913), *Ancient Eugenics* (Oxford: Cliveden Press, 1913), <http://www.evolution.com/articles/ancient.htm>
11. Seneca, Lucius Annaeus (1995). *Seneca: Moral and Political Essays*. Cambridge University Press. p. 32. ISBN 0-5213-4818-8.
12. Black E. (2003). Eugenics and the Nazis — the California connection. *California Chronicle*, <http://www.sfgate.com/opinion/article/Eugenics-and-the-Nazis-the-California-2549771.php>
13. Grant M. (1916). *The Passing of the Great Race*. Charles Scribner's Sons. New York 1916.
14. Hitler A. (1961). *Hitler's Secret Book*. New York: Grove Press. pp. 17–18. ISBN 0-394-62003-8.
15. Ulf Schmidt, Karl Brandt: *The Nazi Doctor*, Hambleton Continuum 2007.
16. Salter F.K.: *Eugenics, Ready or Not*. *Quantum* 2015 <https://quadrant.org.au/magazine/2015/05/eugenics-ready/>

Prof. dr hab. Jerzy Vetulani, neuropsychofarmakolog, członek PAU, PAN i EDAB, jest profesorem MWSZ im. Józefa Dietla i Instytutu Farmakologii PAN w Krakowie. E-mail: nfvetula@cyfronet.pl

JAK WIDZI OWADZIE OKO?

Michał Tabor, Katarzyna Zychal, Jolanta Górską-Andrzejak (Kraków)

Streszczenie

Gdy patrzymy na muchę, uprzykrzonego owada, którego tak często musimy od siebie odpędzać w ciepłe, letnie dni, naszą uwagę zwracają olbrzymie oczy, które pokrywają większą część muszej głowy. Są to tzw. oczy złożone, składające się z dużej liczby maleńkich oczek, tzw. ommatidiów. W oku złożonym muchy domowej (łac. *Musca domestica*) jest ich ponad 4 tysiące. Czy zastanawialiście się kiedyś nad tym, jak działają tego typu oczy? Czy mucha widzi lepiej niż człowiek? Mając tak duże oczy owad ten nawet w bezruchu obserwuje duży fragment otoczenia, okazuje się jednak, że widzi mniej wyraźnie niż człowiek. Oko muchy tworzy obraz mozaikowy, który jest mniej szczegółowy niż ten tworzony przez nasze oko. Z kolei oko złożone muchy łatwo wykrywa ruch obiektów i znacznie szybciej niż nasze oko reaguje na bodźce wzrokowe. Oprócz tego podobnie jak nasze oko widzi barwy i jest zdolne do adaptacji do różnych warunków oświetlenia.

Abstract

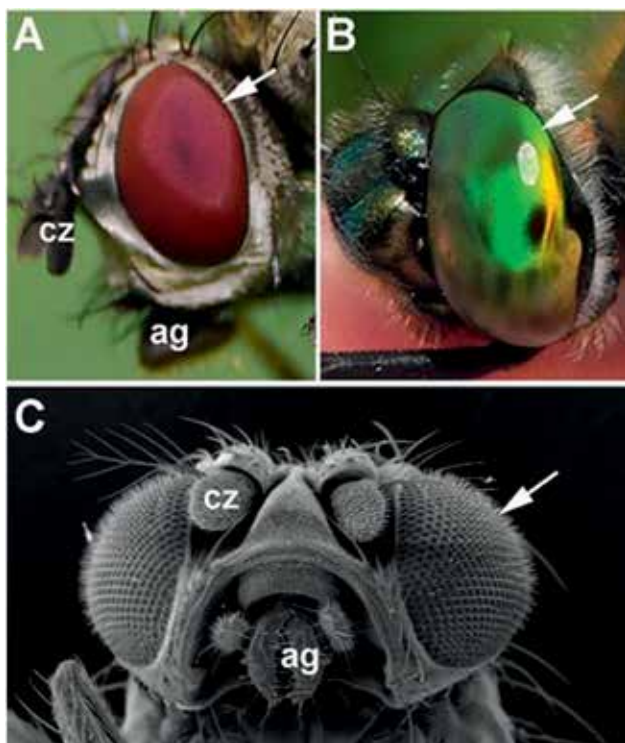
When we look at a fly, the insufferable insect that keeps buzzing around during warm sunny days, our attention is caught by large eyes that cover the significant portion of the fly's head. These are the so called compound eyes, that consist of many small eyes, named ommatidia. The compound eye of the house fly (lac. *Musca domestica*) contains more than 4 thousand ommatidia. Have you ever wondered how such eyes operate? Whether the fly can see better than we can? Being equipped with such large eyes, the fly can watch a large

part of its surrounding even when not moving. It cannot, however, see as clearly as a human. It's eyes form a mosaic image, which is not as detailed as the image produced by our eyes. On the other hand, the compound eye is highly sensitive to movement of distant objects and it can react to visual stimuli much faster than our eye. Apart from that, it can see colors and can adjust to changes in light intensity just like our eye.

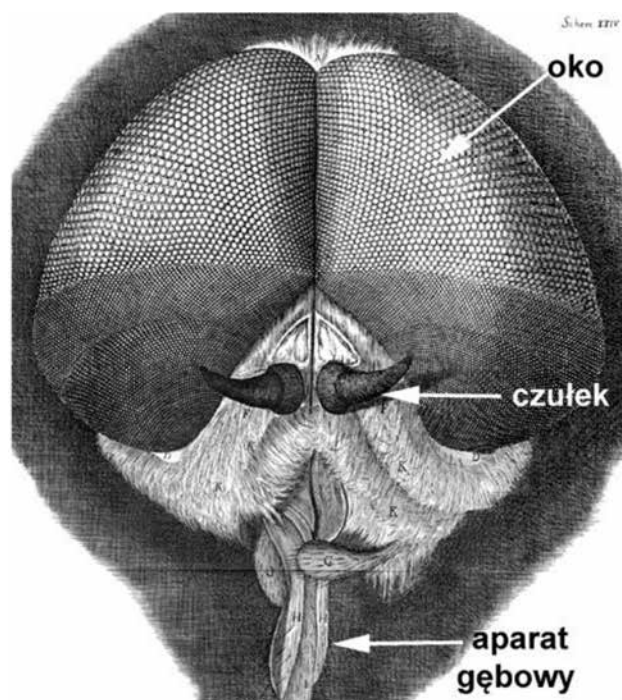
Gdy patrzymy na muchę, uprzykrzonego owada, którego tak często musimy od siebie odpędzać w ciepłe, letnie dni, naszą uwagę zwracają olbrzymie oczy, które pokrywają większą część muszej głowy. Są to tzw. oczy złożone (fasetkowe, mozaikowe), składające się z dużej liczby małych oczek. W oku złożonym muchy domowej (łac. *Musca domestica*) jest ich ponad 4 tysiące (Ryc. 1A). Podobną budowę mają także oczy innych owadów, przy czym mogą one zawierać większą lub mniejszą liczbę oczek, przeciętnie od 3 do 9 tysięcy. Oczy rybników (rząd: Szczeciogonki, łac. *Thysanura*), owadów bezskrzydłych, składają się tylko z kilku oczek, gdyż owady te stosunkowo słabo wykorzystują narząd zmysłu wzroku żyjąc w glebie, pod liśćmi lub kamieniami. Z kolei liczba pojedynczych oczek w olbrzymim oku ważek (Ryc. 1B), szybko latających owadów drapieżnych (rząd Ważki, łac. *Odonata*), może dochodzić aż do 30 tysięcy. Oko złożone małej muszki, powszechnie wszystkim

znanej pod potoczną nazwą „muszka owocowa” (Ryc. 1C), zbudowane jest wprawdzie z mniejszej niż oko muchy domowej, lecz nadal imponującej liczby oczek – w jednym oku złożonym tego małego owada jest ich około 800!

O tym, że oczy owadów zbudowane są z małych oczek dowiedzieliśmy się w XVII wieku, gdy skonstruowano pierwsze mikroskopy, a Robert Hook, jeden z pionierów mikroskopii, po raz pierwszy pokazał je na rysunku (Ryc. 2) w swoim dziele *Micrographia* (1665). Kilkaset lat później oczy złożone wciąż budzą nasze zainteresowanie, choć znamy już podstawowe aspekty ich działania.



Ryc. 1. Oczy złożone (strzałka) muchy domowej (A), ważki (B, fot. Artur Czekaj) i muszki owocowej (C, fot. Olga Woźnicka). Ogromne oczy ważek zajmują prawie całą górną i boczną powierzchnię głowy. Na mikrografii z mikroskopu elektronowego skaningowego (C) wyraźnie widać małe oczka, z których składają się oczy złożone wywільny karłowatej, potocznie nazywanej muszką owocową (łac. *Drosophila melanogaster*). ag - aparat gębowy, cz - czułki.

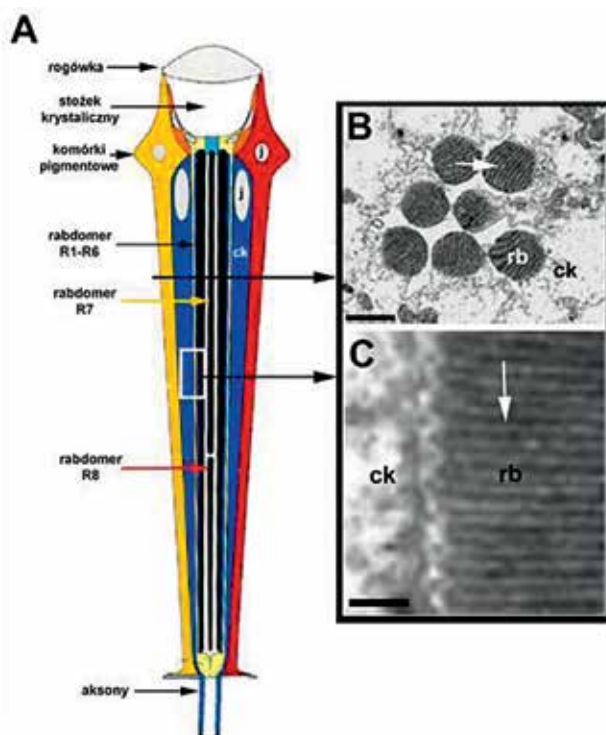


Ryc. 2. Głowa muchy na rysunku Roberta Hooka w jego dziele *Micrographia* (1665). Hook z dużą starannością narysował pojedyncze oczka wchodzące w skład dużych oczu złożonych (zmienione za <http://en.wikipedia.org/wiki/Micrographia>).

Czy wy także zastanawialiście się nad tym, jak działają oczy złożone? Jak widzi mucha domowa lub jej mniejsza kuzynka, muszka owocowa? Czy fakt posiadania oczu tak dużych w stosunku do reszty ciała powoduje, że owad ten widzi lepiej niż człowiek? Czy to dlatego z taką łatwością unika naszej dłoni? Aby móc odpowiedzieć na te pytania, warto najpierw poznać budowę oka złożonego. Pozwoli to zrozumieć jego wady i zalety.

Budowa oka złożonego muchy

Małeńkie oczka, które budują siatkówkę (retinę) oczu złożonych much, a także innych owadów, to tzw. ommatidia (8). Każde ommatidium składa się z części optycznej, skupiającej światło, czyli stanowiącej aparat dioptryczny oka oraz części rejestrującej światło, czyli fotoreceptorowej (Ryc. 3). Przezroczyste struktury aparatu dioptrycznego, czyli warstwa oskórka nazywana rogówką oraz leżący pod nią stożek krystaliczny, znajdują się w górnej części rurkowatego ommatidium (Ryc. 3A) i działają jak soczewka. Struktury te silnie załamują padające na ommatidium promienie świetlne, dzięki czemu docierają one do leżących poniżej światłoczułych komórek wzrokowych, tzw. fotoreceptorów (8).



Ryc. 3. A: Schemat przedstawiający budowę pojedynczego ommatidium (przekrój podłużny) muszki owocowej, *Drosophila melanogaster*. Światłoczuły rdzeń ommatidium stanowią rbdomery ośmiu fotoreceptorów (R1-R8). Rbdomery R1-R6 są grubsze i dłuższe niż rbdomery leżące w środku ommatidium fotoreceptora ósmego (R8) i położonego ponad nim fotoreceptora siódmego (R7). Silnie wydłużone ciała komórkowe fotoreceptorów (ck) budują siatkówkę oka złożonego, natomiast aksony tych komórek wnikają do leżącego pod siatkówką pierwszego neuropilu wzrokowego. j - jądra komórkowe; (zmienione za *The development of Drosophila melanogaster*, Wolff & Ready, Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1993). B: Przekrój porzecznym przez pojedyncze ommatidium (mikrofotografia z mikroskopu elektronowego transmisyjnego, TEM). Wewnątrz ommatidium widać tylko siedem rbdomerów (rb), gdyż rbdomer R8 leży pod rbdomerem R7. Błony komórkowe mikrokosmków są szczególnie dobrze widoczne w jednym z rbdomerów (strzałka). rb - rbdomer, ck - ciało komórki fotoreceptora. Skala: 2 μ m. C: Mikrofotografia z TEM pokazująca fragment rbdomera (na schemacie A, w okienku) w przekroju podłużnym. Strzałka wskazuje na jedną z błon komórkowych budujących rbdomer. rb - rbdomer, ck - ciało komórki fotoreceptora. Skala: 500 nm.

W każdym z ommatidiów oka muchy występuje osiem komórek fotoreceptorowych. Ich wydłużone ciała komórkowe posiadają światłoczułe sztyfciki nazywane rbdomerami (Ryc. 3). W ommatidiach much każdy z fotoreceptorów posiada osobny rbdomer (Ryc. 3B), ale u większości owadów rbdomery poszczególnych fotoreceptorów zlewają się ze sobą tworząc w środku ommatidium jeden wspólny pręcik wzrokowy, tzw. rbdom (2). Rbdomery są zbudowane z tzw. mikrokosmków, czyli gęsto upakowanych, palczastych wypustek błon komórkowych (Ryc. 3C). To na powierzchni błon komórkowych mikrokosmków znajdują się cząsteczki barwnika wzrokowego, zwanego rodopsyną lub czerwienią wzrokową, które pochłaniają światło (2, 5).

Oprócz komórek aparatu dioptrycznego i komórek wzrokowych w skład każdego ommatidium wchodzi także komórki pigmentowe. Leżąc na obrzeżach ommatidiów komórki te otaczają znajdujące się w środku fotoreceptory (Ryc. 3A). Dzięki licznym ziarnom barwnika (pigmentu, ommochromu) ekranującego, które się w nich znajdują, zapewniają one poszczególnym ommatidiom izolację optyczną (efekt ekranowania).

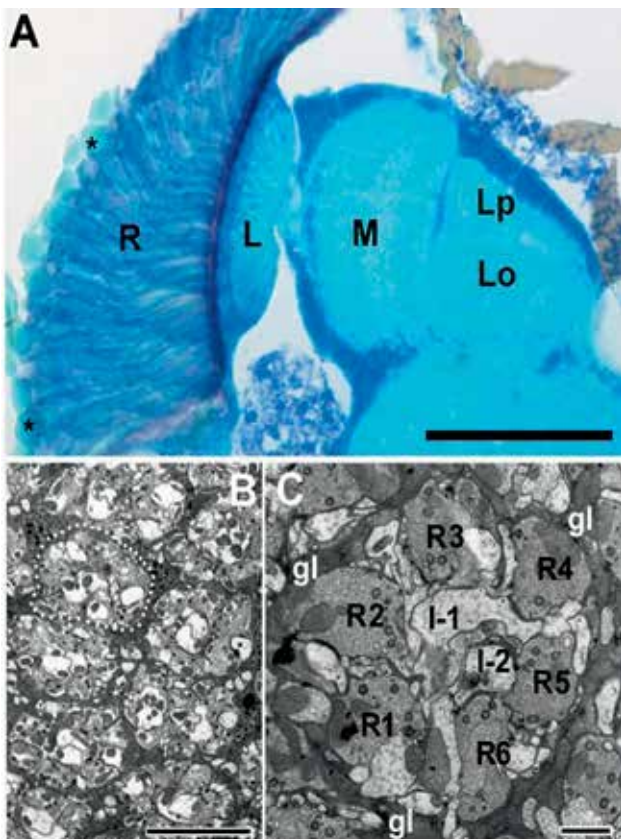
Fotorecepcja i fototransdukcja

Zdolność siatkówki oka do reagowania na bodźce świetlne nazywana jest fotorecepcją. Podstawą tego procesu są zachodzące pod wpływem światła zmiany w budowie chemicznej fotopigmentów, które występują w światłoczułych elementach komórek wzrokowych. Bombardujące fotopigment w komórkach wzrokowych muchy fotony zapoczątkowują złożony proces fotochemiczny prowadzący do pobudzenia tych komórek (2, 5).

Jak wcześniej wspomniano, w fotoreceptorach muchy światłoczułym barwnikiem jest rodopsyna. Barwnik ten jest chromoproteina. Składa się z części białkowej, którą jest opsyna oraz części chromoforowej, którą jest retinal – pochodna witaminy A. Pod wpływem światła retinal zmienia swoją budowę molekularną. W ciągu pikosekund od momentu zaadsorbowania fotonu światła zmienia swoją konformację z formy niestabilnej (*cis*-retinalu), która może istnieć tylko w połączeniu z opsyną, do formy stabilnej (*trans*-retinalu), zdolnej występować samodzielnie. Powoduje to przekształcenie rodopsyny w jej izomer, tzw. metarodopsynę. Zmiana konformacyjna pigmentu wzrokowego zapoczątkowuje w oku muchy kaskadę złożonych procesów komórkowych, które ostatecznie prowadzą do otwarcia kanałów wapniowych i napływu do wnętrza fotoreceptora jonów wapnia

(Ca²⁺). Wywołuje to depolaryzację (w siatkówce kręgowców – hiperpolaryzację) błony komórkowej fotoreceptora (2). Zachodząca w komórkach wzrokowych konwersja energii bodźca świetlnego na impulsy nerwowe nazywana jest fototransdukcją. Reakcję oka na światło można zmierzyć rejestrując impulsy elektryczne, które napływają z komórek siatkówki. Zapis fizjologii tego procesu nazywany jest elektroretinogramem (ERG).

Odbierane przez fotoreceptory informacje świetlne i wzrokowe przesyłane są dalej, do leżących pod siatkówką płatów wzrokowych mózgu (Ryc. 4), gdzie są one wzmacniane, filtrowane i przekazywane do wyższych ośrodków nerwowych (2, 3).



Ryc. 4. A: Przekrój poprzeczny przez oko i płat wzrokowy *Drosophila melanogaster*. R - zbudowana z ommatidiów siatkówka oka złożonego (gwiazdkami zaznaczono miejsca, w których widać rogówkę przykrywającą pojedyncze ommatidium – tzw. fasetkę), L - pierwszy neuropil wzrokowy - lamina, M - drugi neuropil wzrokowy - medulla, Lo i Lp - płytka lobula (Lo) i płytka lobularna (Lp), które budują trzeci neuropil wzrokowy, tj. neuropil lobula. Skala: 100 μ m. B: Fragment neuropilu lamina w przekroju poprzecznym (mikrofotografia z TEM). Neuropil ten zbudowany jest z tzw. kartuszy (linią przerywaną obramowano pojedynczy kartusz). Skala: 5 μ m. C: Kartusz w przekroju poprzecznym (mikrofotografia z TEM). Zakończenia nerwowe fotoreceptorów (R1-R6) otaczają leżące w środkowej części kartusza aksony interneuronów (I-1 i I-2), które odbierają informacje od fotoreceptorów. Kartusze oddzielone są od siebie komórkami głojowymi (gl), które leżą na obwodzie każdego kartusza. Skala: 1 μ m.

Fotoreceptory przekazują zebrane przez siebie informacje do neuronów wstawkowych (interneuronów) w pierwszym neuropilu wzrokowym, tj. neuropilu

lamina, który leży bezpośrednio pod siatkówką oka złożonego (Ryc. 4). Neuropil ten, podobnie jak leżąca nad nim siatkówka, ma regularną budowę. Składa się z szeregu jednostek synaptycznych zwanych kartuszami (Ryc. 4B). Głównymi elementami każdego kartusza są zakończenia nerwowe sześciu fotoreceptorów (R1-R6) i aksony wspomnianych wcześniej interneuronów (Ryc. 4C), które odbierają informacje od fotoreceptorów.

Jaki obraz tworzy oko złożone?

Mając w pamięci podstawowe informacje na temat budowy narządu wzroku muchy zastanówmy się nad tym, jaki obraz może on tworzyć. Z pewnością rozważał to Holender Antoni van Leeuwenhoek (1632–1723), jeden z pionierów mikroskopii, który oglądał układ optyczny oka złożonego przez skonstruowany przez siebie, bardzo prosty mikroskop świetlny (2). Leeuwenhoek, który zbudował wiele prostych mikroskopów i przeprowadził ogromną liczbę obserwacji mikroskopowych, tym razem umieścił obiekt swoich obserwacji nieco dalej od soczewki mikroskopu. Gdy oglądał rogówkę oka złożonego w świetle świecy zauważył, że przysuwając świecę w górę i w dół widzi setki małych, odwróconych obrazów płonącego płomienia świecy, które także się przesuwały. Obserwacje te, a także obserwacje innych badaczy, którzy w podobny sposób oglądali oczy złożone, spowodowały, że jeszcze w latach sześćdziesiątych dwudziestego wieku błędnie sądzono, iż owady widzą nie jeden, lecz wiele obrazów oglądanego przedmiotu. Dziś wiemy, że tak nie jest. Pomimo tego, że patrzą na świat setkami czy tysiącami małych oczek, mucha i inne owady widzą tylko jeden obraz.

Oko złożone tworzy obraz, który jest obrazem mozaikowym

Oko złożone muchy, a tym bardziej ważki, buduje tak duża liczba maleńkich oczek, że owady te mają oczy niemal dosłownie „dookoła głowy” (Ryc. 1). Mają więc niezwykle szerokie pole widzenia. Nawet gdy nie ruszają głową, widzą niemal wszystko wokół siebie – oczywiście za wyjątkiem tego, co zasłania im ich własne ciało. Każde z ommatidiów ich olbrzymich oczu widzi jednak tylko fragment pola widzenia – tylko to, co znajduje się bezpośrednio przed nim. Patrząca na świat setkami fasetek mucha widzi więc nie obraz wielokrotny, lecz obraz składający się z małych fragmentów, tzw. obraz mozaikowy (Ryc. 5). Jest on składany przez mózg owada z obrazów cząstkowych, pochodzących z różnych ommatidiów.

Im więcej ommatidiów jest zaangażowanych w tworzenie tego obrazu, tym większa liczba punktów (pikseli) go buduje, co daje efekt większej rozdzielczości (Ryc. 6).



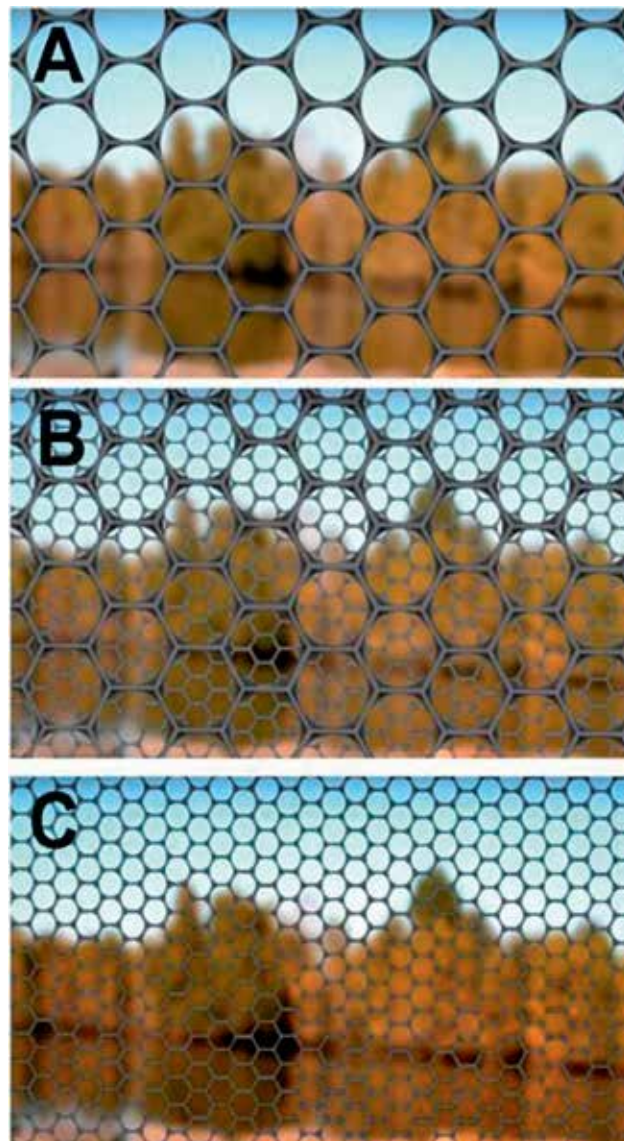
Ryc. 5. Tworzony przez oko złożone obraz nie jest obrazem wielokrotnym, jak na panelu lewym, lecz jest mozaiką składającą się z wielu fragmentów – panel prawy. Ze względu na występowanie granic pomiędzy poszczególnymi ommatidiami, patrzenie za pomocą oczu złożonych bywa porównywane do patrzenia przez narzuconą na oczy siatkę (zmienione za Larry Keeley, *Insect Vision: Ommatidium structure and function*, *Physion Viva Educational Animations*). Panele dolne: przykład obrazu mozaikowego (A) uzyskanego komputerowo, w programie graficznym Adobe Photoshop, z zamieszczonego obok zdjęcia (B).

Oko złożone tworzy obraz mniej szczegółowy niż ten, który tworzy nasze oko

Najistotniejszymi cechami oka są czułość na światło i zdolność rozdzielcza (10), czyli precyzja umożliwiająca obserwację detali (definiowana jako najmniejsza odległość między dwoma punktami, przy której są one nadal widoczne jako odrębne punkty). Niestety oko nie może wykazywać jednocześnie maksymalnej zdolności rozdzielczej i maksymalnej wrażliwości na światło (8, 10). Zwiększenie jednego z tych parametrów jest zawsze osiągnięte kosztem drugiego. Ewolucja rozwiązała ten problem prowadząc do powstania siatkówki o zróżnicowanej budowie. W pewnej części jest ona wyspecjalizowana do widzenia z dużą rozdzielczością (do ostrego widzenia), podczas gdy w części pozostałej wykazuje większą czułość na światło (8, 10).

W siatkówce naszego oka miejscem najostrego widzenia jest tzw. plamka żółta (*fovea*), zlokalizowana w środku osi optycznej oka (Ryc. 7A). Duża rozdzielczość w plamce żółtej wynika z silnego

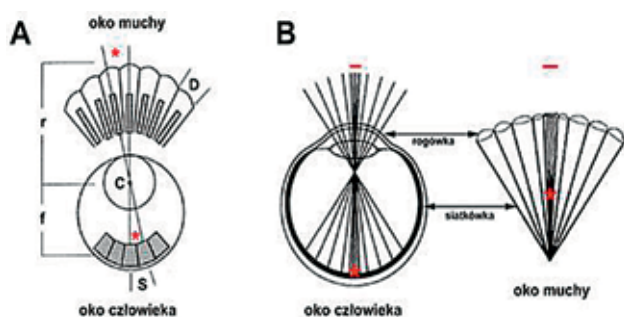
upakowania komórek receptorowych. W środku plamki żółtej na powierzchni 1 mm^2 znajduje się około 160 tysięcy fotoreceptorów, z których każdy tworzy jeden piksel obrazu.



Ryc. 6. Obraz widziany oczami złożonymi z większych ommatidiów, np. oczami muchy (A, B) i z mniejszych ommatidiów, np. ważki (B, C).

Głównym anatomicznym, czyli wynikającym z budowy siatkówki, czynnikiem determinującym zdolność rozdzielczą naszego oka jest odległość kątowa pomiędzy sąsiadującymi fotoreceptorami (Ryc. 7A) (7, 8, 10). Zdolność rozdzielcza oka polepsza się wraz ze zmniejszaniem się odległości kątowej między receptorami. Ma to miejsce właśnie w plamce żółtej (Ryc. 7B). Odległość kątowa między receptorami w tym miejscu siatkówki jest najmniejsza, gdyż występuje tam największe zagęszczenie fotoreceptorów. Im większa liczba komórek receptorowych reaguje pobudzeniem na obecność w polu widzenia danego obiektu, tym wyraźniej obiekt ten jest widziany.

Każda z komórek wzrokowych „próbkuje” wówczas mniejszy jego fragment. W obwodowej części siatkówki zdolność rozdzielcza oka jest już mniejsza, bo zwiększa się odległość kątowna pomiędzy komórkami (8). Gdy obraz pada na siatkówkę w miejscu najostrzejszego widzenia (*fovea*), człowiek o typowej ostrości wzroku, czyli o tzw. oku miarowym, rozróżnia z odległości 10 metrów dwa jasne punkty oddalone od siebie o 2–3 mm.



Ryc. 7. A: Kątowej odległości między fotoreceptorami (gwiazdka) determinującej anatomiczną rozdzielczość oka człowieka (i innych kręgowców) odpowiada w oku złożonym muchy odległość kątowna pomiędzy ommatidiami (gwiazdka). Jeżeli S oznacza odległość między siatkówką a soczewką, f - długość ogniskowej soczewki, D - średnicę fasetki a r - promień krzywizny, to S/f stanowi kąt między fotoreceptorami w oku człowieka, natomiast D/r - kąt międzyommatidialny w oku złożonym. (Zmienione za: *Animal Eyes, Land & Nilsson, Oxford University Press, 2002*). B: Obszar najostrzejszego widzenia (*fovea*), czyli obszar o największej zdolności rozdzielczej (gwiazdka) w oku człowieka i w grupie ommatidiów oka złożonego. W oku człowieka, na skutek silnego upakowania receptorów w plamce żółtej (gwiazdka), która leży na osi optycznej oka, odległość kątowna pomiędzy fotoreceptorami jest znacznie mniejsza niż w innych miejscach siatkówki, na co wskazują występujące blisko siebie promienie. W siatkówce owada miejsce najostrzejszego widzenia (*fovea*) znajduje się tam, gdzie odległość pomiędzy osiami optycznymi sąsiadujących ommatidiów, czyli kąt pomiędzy ommatidiami, jest najmniejszy (gwiazdka). Czerwona linia oznacza fragment pola widzenia, który jest widoczny z największą rozdzielczością. (Zmienione za: *Nerve cells and animal behaviour; Resolution and the fovea in visual predators, David Young, Cambridge University Press, 1990*).

Oko złożone muchy nie może dorównać rozdzielczością oku ludzkiemu. Odległości kątownej między fotoreceptorami, która determinuje rozdzielczość w oku kręgowca, odpowiada w oku złożonym odległość kątowna pomiędzy ommatidiami, czyli tzw. kąt międzyommatidialny (8, 10). Duża rozdzielczość wymaga małych kątów międzyommatidialnych. Im są one mniejsze, tym więcej ommatidiów tworzy obraz danego fragmentu pola widzenia. Duża czułość oka na światło przeciwnie – wymaga dużych kątów międzyommatidialnych (7, 10). I tu także ewolucja rozwiązała problem „projektując” oko tak, że są w nim regiony wyspecjalizowane w kierunku bądź dużej rozdzielczości – ekwiwalent plamki żółtej (*fovea*) w oku kręgowców, bądź czułości (Ryc. 7B) (8, 10).

Porównując zdolność rozdzielczą oka owada z okiem człowieka obserwujemy, że w oku owada jest ona około 100 razy gorsza w miejscu najostrzejszego

widzenia (*fovea*) i około 10 razy gorsza w części obwodowej siatkówki (10). Co ciekawe, rozdzielczość ta nie byłaby lepsza nawet, gdyby oko składało się z jeszcze mniejszych ommatidiów, choć skutkowało by to zmniejszeniem kątów międzyommatidialnych. Wpadając do ommatidium światło ulega bowiem rozproszeniu na skutek dyfrakcji (ugięciu fali) na krawędziach struktur optycznych oka, co powoduje, że jeszcze mniejsze soczewki, a w takie musiałyby być wyposażone mniejsze ommatidia, nie mogą już skupić światła w wystarczająco małe punkty (8, 10). Dodatkowo w oku złożonym ogniskowa rogówki i leżącego pod nią stożka krystalicznego nie może się zmieniać jak w naszym oku na skutek akomodacji (nastawności) soczewki oka, dlatego muchy i inne owady są najprawdopodobniej krótkowzroczne i odległe obiekty widzą jako rozmyte.

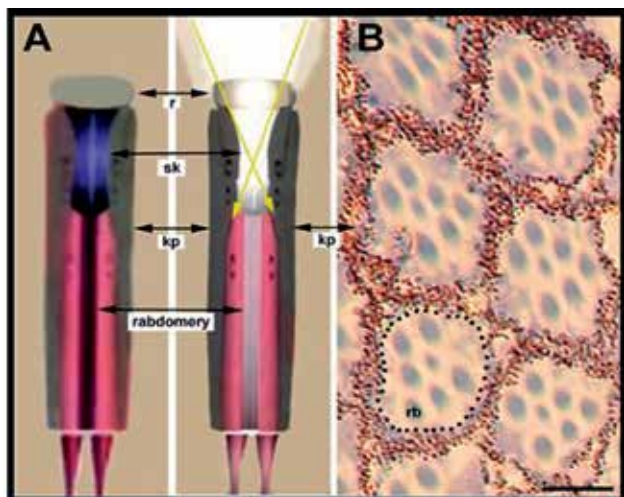
A zatem mucha, która nawet w bezruchu może obserwować swoimi ogromnymi oczami bardzo duży fragment otoczenia, widzi je o wiele mniej wyraźnie niż człowiek. Nasuwa się wniosek, że ostrość widzenia nie jest dla much, a także innych owadów, cechą kluczową.

Oko złożone rejestruje zmiany w natężeniu światła i jest zdolne do adaptacji do zmiennych warunków oświetlenia

Muchy dostrzegają zachodzące w ciągu doby zmiany w natężeniu światła. Potrafią odróżnić dzień od nocy, a także zauważyć padający na nie cień, np. cień zbliżającego się drapieznika. Oko złożone muchy, podobnie jak oko osy, pszczoły, wielu gatunków żuków, ważek, jętek czy motyli dziennych, a więc owadów aktywnych w ciągu dnia, jest przystosowane pod względem budowy do pracy w jasnym świetle i nazywane jest okiem apozycyjnym (fotopowym, ang. *apposition/photopic eye*). Z kolei oko owadów, które są aktywne w bardzo słabym świetle, np. ciem, ma nieco inną budowę i nazywane jest okiem superpozycyjnym (skotopowym, ang. *superposition/scotopic eye*). Oczy apozycyjne i superpozycyjne to dwa podstawowe typy oczu złożonych, które najlepiej sprawdzają się w odmiennych warunkach oświetlenia (2, 8).

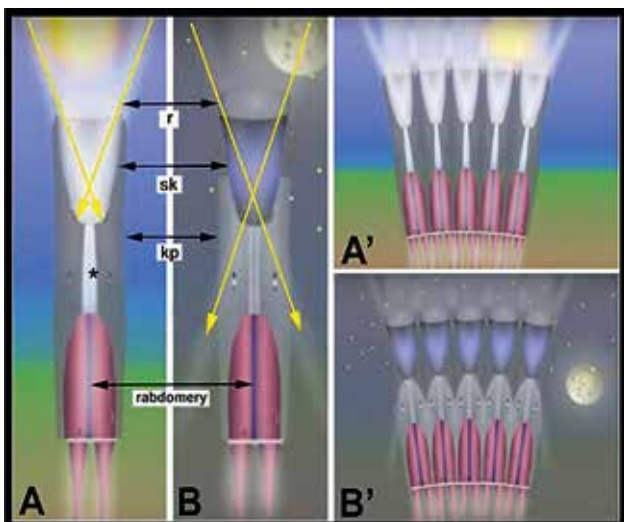
W przypadku oczu apozycyjnych rądomery fotoreceptorów są cienkie i długie – sięgają aż do leżącego w górnej części ommatidium stożka krystalicznego i są pobudzane wyłącznie przez światło wpadające do ommatidium przez jego własny aparat dioptryczny (Ryc. 8). Dzieje się tak, ponieważ komórki pigmentowe, które otaczają poszczególne ommatidia, zapewniają pełną izolację optyczną i promienie świetlne nie przenikają z jednego ommatidium do drugiego (Ryc. 8B).

Każde z ommatidiów działa więc niezależnie od ommatidiów sąsiednich (8).



Ryc. 8. Działanie ommatidium oka apozycyjnego. **A:** Światło wpadające do ommatidium przez rogówkę (r) i stożek krystaliczny (sk) dociera do światłoczułych elementów fotoreceptorów, czyli rabdomerów. Rozprzestrzenianie się światła poza ommatidium ograniczają otaczające go komórki pigmentowe (kp). (zmienione za Larry Keeley, *Insect Vision: Ommatidium structure and function, Physio Viva Educational Animations*). **B:** Na zdjęciu z mikroskopu świetlnego przedstawiającego fragment siatkówki muszki owocowej (w przekroju poprzecznym) widoczne są liczne ziarna pigmentu ekranującego, które występują w komórkach pigmentowych (kp). Wewnątrz ommatidiów widać rabdomery (rb). Skala: 5 μ m.

Oczy superpozycyjne mają z kolei krótkie rabdomery, które nie dochodzą do stożka krystalicznego (Ryc. 9). W ciągu dnia, w pełnym świetle ommati-



Ryc. 9. Działanie ommatidium oka superpozycyjnego. W ciągu dnia, w pełnym świetle (**A, A'**) światło wpadające do ommatidium przez rogówkę (r) i stożek krystaliczny (sk) dociera do krótkich rabdomerów przez swego rodzaju światłowód (ang. *crystalline tract*) (gwiazdka). Promienie, które wpadają do ommatidium pod kątem (żółte strzałki) są absorbowane przez komórki pigmentowe (kp). W ciągu nocy (**B, B'**), w słabym świetle, pigment ekranujący przemieszcza się w górną część komórek pigmentowych (kp), przez co promienie świetlne wpadające do ommatidium pod kątem (żółte strzałki) nie są już przez komórki pigmentowe absorbowane. Promienie te przechodzą poza ommatidium (**B**) i docierają do rabdomerów ommatidiów sąsiednich (**B'**) (zmienione za Larry Keeley, *Insect Vision: Ommatidium structure and function, Physio Viva Educational Animations*).

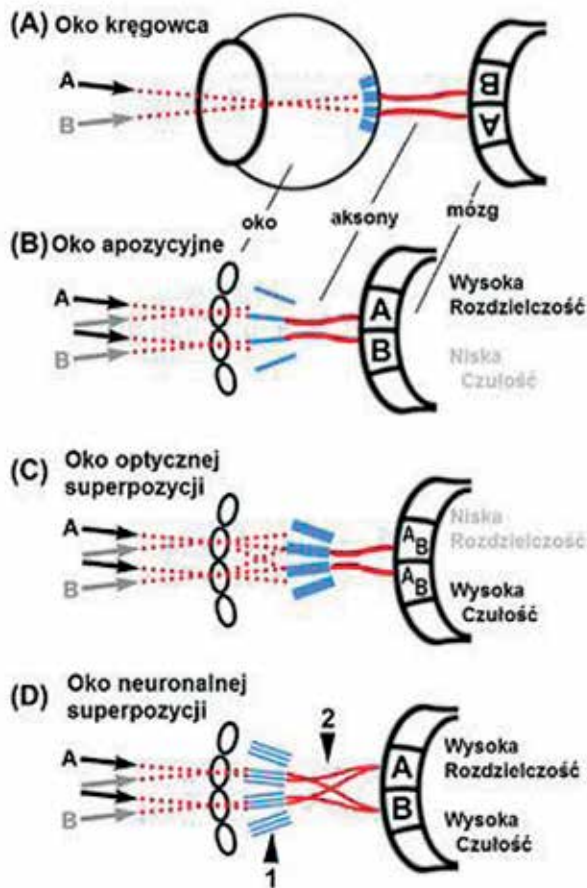
dium takie działa podobnie jak ommatidium apozycyjne, jednak w warunkach słabego światła (np. światła księżycowego) pigment ekranujący przemieszcza się w górną część komórek pigmentowych i izolacja optyczna fasetek nie jest już całkowita. Część padających na daną fasetkę promieni świetlnych przedostaje się także do fasetek sąsiednich. A zatem w słabym świetle sąsiadujące ze sobą ommatidia współdziałają w tworzeniu obrazu – może to być grupa nawet 30 ommatidiów. Wpływa to pozytywnie na jasność tworzonego obrazu, ale niestety negatywnie na jego ostrość. W porównaniu z okiem apozycyjnym, oko superpozycyjne wykazuje większą czułość na słabe światło i tworzy jaśniejszy, lecz mniej wyraźny obraz. Ten typ superpozycji to superpozycja optyczna – sygnał świetlny z wielu ommatidiów nakłada się, jest więc „wzmocniany” dzięki odpowiedniej optyce oka (8).

W oku apozycyjnym much zachodzi jeszcze inny typ superpozycji – jest to superpozycja neuronalna (1, 2, 8), w której „wzmocniany” jest sygnał nerwowy (elektryczny). Istotą tego typu superpozycji jest fakt, że światłoczułe elementy poszczególnych fotoreceptorów nie zlewają się ze sobą w jeden rabdom, lecz występują w postaci oddzielonych rabdomerów (Ryc. 3B,10). Oprócz tego zakończenia aksonalne fotoreceptorów w pierwszym neuropilu wzrokowym (neuropilu lamina) są w toku rozwoju precyzyjnie kierowane do odpowiednich modułów optycznych, nazywanych kartuszami (Ryc. 3B,10).

Zakończenia fotoreceptorów tego samego ommatidium nie wchodzi w skład tego samego kartusza, lecz są rozdzielane do różnych kartuszy. W jednym kartuszu optycznym znajdują się natomiast zakończenia fotoreceptorów z sąsiadujących ommatidiów, które „patrz” pod tym samym kątem, a więc obserwują ten sam wycinek pola widzenia (Ryc. 10). Kierowanie informacji świetlnych i wzrokowych dotyczących tego samego fragmentu pola widzenia do tego samego kartusza optycznego umożliwia superpozycję sygnałów nerwowych i wpływa pozytywnie na jasność tworzonego przez oko obrazu bez pogarszania jego ostrości.

Należy pamiętać, że pomimo budowy, która klasyfikuje oko złożone jako typ apozycyjny lub superpozycyjny, każde z nich może się częściowo zmieniać w wyniku adaptacji do zmiennych warunków oświetlenia, np. dnia i nocy (8). I tak w oku apozycyjnym owadów dziennych, w czasie nocy, pigment ekranujący wędruje do góry i odsłania rabdom na działanie światła, które dochodzi z sąsiednich ommatidiów – oko to wykazuje wówczas cechy oka superpozycyjnego. Z kolei w oku superpozycyjnym, w warunkach

silnego światła pigment ekranujący oka jest rozmieszczony równomiernie wzdłuż ommatidium i izoluje go od ommatidiów sąsiednich – oko działa wówczas podobnie jak oko apozycyjnie. Obydwa typy oczu złożonych są więc zdolne do adaptacji, przy czym oczy superpozycyjne mają większy zakres czułości – w ciemności stają się około 1000 razy czulsze na światło w porównaniu do oczu apozycyjnych.



Ryc. 10. Schemat przedstawiający zasadę działania różnych typów oczu złożonych w porównaniu do wyposażonego w jedną soczewkę i przypominającego aparat fotograficzny oka kręgowców. Drogi wiązki światła zostały oznaczone za pomocą przerywanych czerwonych linii, światłoczułe elementy oka kręgowców (fotoreceptory siatkówki) i oczu złożonych (rambdomery) oznaczono na niebiesko, a połączenia aksonalne pomiędzy okiem i mózgiem pokazują ciągle czerwone linie. A: Na siatkówce oka kręgowców powstaje obraz odwrócony, który jest następnie przesyłany do mózgu nerwem wzrokowym. B: Oczy apozycyjne są zoptymalizowane do widzenia z wyższą rozdzielczością dzięki nieznacznie tylko nakładaniu się pól optycznych sąsiadujących ommatidiów, co wynika z tego, że ich soczewki i rambdomy są odpowiednio małe. Każdy z rambdomów ommatidium wnosi do całkowitego obrazu tylko jeden piksel, a rozdzielczość obrazu nie jest już dalej zwiększana. C: W oczach optycznej superpozycji do poszczególnych rambdomów dochodzą bodźce świetlne z kilku ommatidiów. Optyczne nakładanie się tych sygnałów przyczynia się do zwiększenia czułości oka na światło kosztem rozdzielczości. D: Występujące u muchy oko neuronalnej superpozycji ma większą czułość zachowując jednocześnie wyższą, charakterystyczną dla oczu apozycyjnych, rozdzielczość. Jest to możliwe dzięki rozdzieleniu światłoczułych elementów ommatidium – zamiast pojedynczego rambdomu, każdy z fotoreceptorów ommatidium posiada osobny rambdomer (strzałka 1) oraz dzięki precyzyjnemu unerwieniu (strzałka 2) leżącemu poniżej neuropilu (zmienione za: *The Evolution and Development of Neural Superposition*, Egemen i inni, 2014; *J. Neurogenetics*, 28(3-4): 216-232).

Oczy ludzkie także wykazują zdolność do adaptacji, o czym możemy się przekonać po zgaszeniu światła lub po przejściu z pomieszczenia jasnego do ciemnego. W takich sytuacjach początkowo nic nie widzimy i dopiero po kilku chwilach zaczynamy dostrzegać kształty. Zawdzięczamy to zdolności naszych oczu do adaptacji do nowych warunków oświetlenia. Wynikające z niedoboru witaminy A zaburzenie tego procesu nazywane jest „kurzą ślepotą”.

Oko złożone jest wrażliwe na ruch

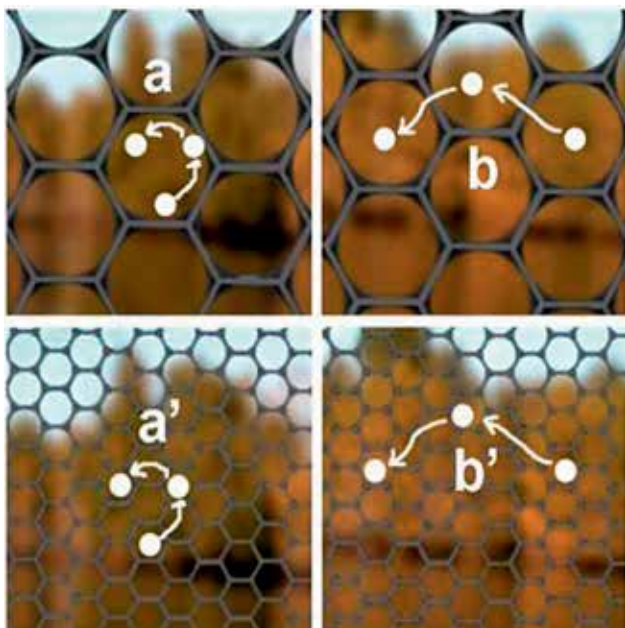
Oko złożone wykazuje dużą czułość na ruch (2, 7). Cecha ta jest równie ważna dla gatunków drapieżnych, takich jak ważki, którym umożliwia zauważenie ofiary, jak i dla gatunków będących ofiarami, takich jak muchy, którym z kolei umożliwia dostrzeżenie potencjalnego napastnika. Ruch w polu widzenia pojedynczego ommatidium jest słabo widoczny, natomiast ruch przecinający pole widzenia wielu ommatidiów (pobudzający kolejne ommatidia) jest silnym bodźcem wzrokowym i jest szybko przez owada dostrzegany (Ryc. 11). Kolejność pobudzenia poszczególnych ommatidiów przez poruszający się obiekt odzwierciedla kierunek jego ruchu.

Oko złożone działa w „trybie szybkim”

Oprócz tego, że są niezwykle wrażliwe na ruch, oczy much (co najmniej kilku gatunków) reagują na bodźce wzrokowe ponad 4 razy szybciej niż nasze oko. W porównaniu z ludzkim, układ wzrokowy muchy działa w trybie szybkim (2, 5, 7), umożliwiającym szybsze odświeżanie obrazu. W związku z tym muchy widzą znacznie więcej obrazów w ciągu jednej sekundy niż człowiek. Ruch w swoim otoczeniu, np. ruch zbliżającej się ludzkiej dłoni, owad ten widzi więc jak w zwolnionym tempie – podobnie jak my oglądamy niektóre sceny w filmie „Matrix”. Nic dziwnego, że w konfrontacji z ludzką dłonią mucha ma „dużo” czasu na ucieczkę. Oczywiście nie wszystkie owady wykazują aż taką „szybkość” widzenia. Te, które wolno latają, np. patyczaki, widzą znacznie „wolniej”.

Należy także zwrócić uwagę na imponujący potencjał owadzich mózgow: posiadanie oczu, które przesyłają do mózgu informacje aktualizujące obraz otoczenia o wiele częściej niż oczy człowieka nie miałyby sensu, gdyby mózg muchy nie potrafił tych informacji odpowiednio szybko przetwarzać. System oko-mózg działa u muchy bardzo szybko. To dzięki temu szybkość odruchów tego owada może być tak duża, że podczas lotu z łatwością unika on kolizji

z różnymi elementami otoczenia. Dysponuje także przewagą w konfrontacji z większymi drapieżnikami, u których system oko–mózg działa wolniej (wykazano, że małe zwierzęta generalnie widzą „szybciej” niż zwierzęta duże). Wiedząc to, nie powinniśmy się dziwić, że człowiekowi trudno jest zaskoczyć irytującą go muchę. Może nie jest ona „intelektualistką”, ale z pewnością szybko potrafi reagować na zagrożenie.



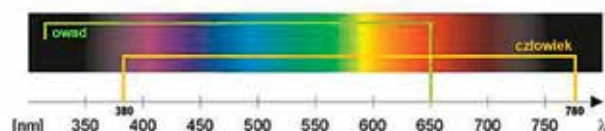
Ryc. 11. Człoułość na ruch oka złożonego, zbudowanego z większych (panele górne) i mniejszych (panele dolne) ommatidiów. **Panele górne:** ruch obiektu (biała kropka) przemieszczającego się w polu widzenia tylko jednego ommatidium (a) jest słabym bodźcem wzrokowym w porównaniu do ruchu obiektu przecinającego pole widzenia kilku ommatidiów (b). **Panele dolne:** W oku wałki, które jest zbudowane ze znacznie mniejszych ommatidiów, obydwa pokazane wyżej typy ruchu, a i b (oznaczone na panelach dolnych jako a' i b'), stanowią silny bodziec wzrokowy, gdyż obydwa pobudzają kilka ommatidiów. Oko złożone wałki charakteryzuje się większą czułością na ruch (zmienione za: Larry Keeley, *Insect Vision: Ommatidium structure and function*, *Physio Viva Educational Animations*).

Okno złożone widzi barwy

Chociaż nie w takim stopniu jak człowiek, mucha widzi barwy, czyli rozróżnia bodźce świetlne na podstawie długości ich fal, co wywołuje w mózgu wrażenia wzrokowe określane jako barwa. Jest to możliwe dzięki temu, że w jednym ommatidium znajdują się fotoreceptory dysponujące różnymi typami rodopsyny, których maksima absorpcji przypadają na różne długości fal światła (6, 9). W oku muchy sześć spośród ośmiu fotoreceptorów każdego ommatidium (R1-R6) odpowiada pręcikom w siatkówce naszego oka, tj. tym fotoreceptorom, które reagują na zmiany natężenia światła szerokiego spektrum i warunkują widzenie skotopowe. Dwa pozostałe fotoreceptory, R7 i R8, porównywane są do czopków, czyli fotoreceptorów w siatkówce kręgowców umożliwiających

widzenie barw i odpowiadających za widzenie fotopowe. R7 jest wrażliwy na światło ultrafioletowe (UV), natomiast R8 na światło niebieskie i zielone (11).

Spektrum światła widzialnego muchy (a także i innych owadów) w porównaniu ze spektrum światła widzialnego ludzi jest przesunięte w kierunku fal o krótszej długości (Ryc. 12). Oczy owadów pracują w zakresie od 240 nm (ultrafiolet) do 650 nm (żółto-pomarańczowy), natomiast ludzi w zakresie od 380 nm (niebieskofioletowy) do 780 nm (czerwony). Muchy nie widzą światła czerwonego, które my widzimy, natomiast widzą UV. Co ciekawe, UV, którego z kolei my nie widzimy, ujawnia na kwiatach roślin dodatkowe wzory, które dla owadów zapylających kwiaty, w tym także much, pełnią rolę drogowskazu. Naprowadzają je na miejsce występowania w kwiecie pyłku i nektaru. O istnieniu ukrytych dla naszego oka barw kwiatów dowiedzieliśmy się dopiero w latach pięćdziesiątych dwudziestego wieku. Okazało się wtedy, że płatek kwiatu, który dla człowieka jest biały, dla owada takiego jak mucha czy pszczoła mieni się innymi barwami (Ryc. 12).



Ryc. 12. Spektrum światła widzialnego owadów i ludzi (górny panel) jest nieco inne, przez co barwy kwiatów i liści są postrzegane przez owady inaczej niż przez ludzi (dolny panel); <http://superbalanced.wordpress.com/2009/12/19/a-bees-eye-view-how-insects-see-flowers/>.

Okno złożone inspiruje

Jak wynika z powyższych rozważań oko złożone nie wyewoluowało w kierunku zwiększania rozdzielczości, czyli dostrzegania detali, jak to jest w przypadku oka kręgowców, lecz wykrywania ruchu (7). Zasada działania oka złożonego, tak odmiennego od naszego, do tego stopnia zafascynowała naukowców, że zaczęli oni konstruować kamery przypominające ten typ oka (4), zbudowane z kilkudziesięciu mikrosoczewek tworzących sztuczne „ommatidia” (Ryc. 13). Widoczny na rycinie 13 prototyp kamery, w skład której wchodzi 180 soczewek, charakteryzuje się szerokim polem widzenia (160°) i niemal nieskończoną

głębią ostrości. Kamera taka działa podobnie jak oko apozycyjne owadów dziennych. Tworzy wprawdzie tylko czarno-białe obrazy, ale za to bez efektu



Ryc. 13. Prototyp kamery przypominającej oko złożone (wielkość kamery uwidoczniłoby się poprzez porównanie z unoszącą się nad kamerą pszczołą; fot.: University of Illinois and Beckman Institute). Kamera zbudowana jest ze 180 elastycznych soczewek (strzałka)-maleńkich „oczek”. Gdy w polu widzenia kamery pojawi się jakiś obiekt, mikrosoczewki, które na niego „patrzają”, wytwarzają mały obraz tego obiektu, a leżące pod nimi fotodiody generują prąd (zmienione za [http://www.thehindu.com/sci-tech/technology/camera-with-compound-eyelike-lenses/...](http://www.thehindu.com/sci-tech/technology/camera-with-compound-eyelike-lenses/)).

rozmycia na brzegach, gdyż każde z budujących ją, sztucznych ommatidiów działa niezależnie. Niestety, podobnie jak oko owada, charakteryzuje się ona stosunkowo słabą rozdzielczością. Wynika to przede wszystkim z małej liczby „ommatidiów” (180), z których każde przekazuje tylko jeden piksel obrazu. Zwiększenie rozdzielczości poprzez zwiększenie ich liczby powoduje jednak znaczny spadek czułości sztucznego oka. Dołożenie kolejnych soczewek wywołuje konieczność zmniejszenia powierzchni pojedynczej soczewki, a to z kolei znacznie ogranicza ilość światła pobieranego przez pojedynczą soczewkę. Pomimo tego mankamentu uważa się, że tego typu kamery mogą znaleźć zastosowanie nie tylko w medycynie, jako mikroskopijne kamery przekazujące obraz z wnętrza ludzkiego ciała (endoskopy), ale też w samochodach osobowych, jako światłoczułe czujniki ułatwiające sterowanie pojazdem lub w maszynach szpiegowskich. Czy sztuczne oko złożone znajdzie tak szerokie zastosowanie także w codziennym życiu człowieka pokaże niedaleka przyszłość.

Bibliografia

1. Agi E., Langen M., Altschuler S.J., Wu L.F., Zimmermann T., Hiesinger P.R.: *The evolution and development of neural superposition*. J Neurogenet., 2014, 28:216–32.
2. Borst A.: *Drosophila's View on Insect Vision*, Current Biology, 2009, 19, R36–R47.
3. Fischbach K.F., Dittrich A.P.: *The optic lobe of Drosophila melanogaster. I. A Golgi analysis of wild-type structure*. Cell Tissue Res., 1989, 258: 441–475.
4. Floreano D., Pericet-Camara R., Viollet S., Ruffier F., Brückner A., Leitel R., Buss W., Menouni M., Expert F., Juston R., Dobrzynski M.K., L'Eplattenier G., Recktenwald F., Mallot H.A., Franceschini N.: *Miniature curved artificial compound eyes*. Proc Natl Acad Sci U S A, 2013, 110: 9267–72.
5. Hardie R.C., Raghu P.: *Visual transduction in Drosophila*. Nature, 2001, 413:186–93.
6. Kelber A.: *Invertebrate colour vision* In: Warrant, Eric; Nilsson, Dan-Eric (Eds.). *Invertebrate Vision*, Cambridge: Cambridge University Press, 2006, 250–290.
7. Kirschfeld K.: *The resolution of lens and compound eyes*. *Neural Principles in Vision*, eds Zettler F., Weiler R., Springer, Berlin, 1976, pp 354–370.
8. Land M.F., Nilsson D-E.: *Animal Eyes*, Oxford: Oxford University Press, 2002.
9. Rister J., Desplan C.: *The retinal mosaics of opsin expression in invertebrates and vertebrates*. Dev Neurobiol., 2011, 71:1212–26.
10. Young D.: *Apposition compound eyes. Sensory filters*. In *Nerve Cells and Animal Behaviour*. Cambridge: Cambridge University Press, 1990.
11. Wernet M.F., Mazzoni E.O., Celik A., Duncan D.M., Duncan I., Desplan C.: *Stochastic spineless expression creates the retinal mosaic for colour vision*. Nature, 2006, 440: 174–80.

Michał Tabor, student Uniwersytetu Jagiellońskiego, studia stacjonarne na kierunku Biologia. Magistrant w Zakładzie Biologii i Obrazowania Komórki, w Instytucie Zoologii Uniwersytetu Jagiellońskiego. E-mail: michal92.tabor@student.uj.edu.pl

mgr Katarzyna Zychal, Absolwentka Uniwersytetu Jagiellońskiego – studia stacjonarne na kierunku Biologia Była magistrantka w Zakładzie Biologii i Obrazowania Komórki, w Instytucie Zoologii Uniwersytetu Jagiellońskiego

dr Jolanta Górska-Andrzejak, Adiunkt w Zakładzie Biologii i Obrazowania Komórki. Instytut Zoologii Uniwersytet Jagielloński. E-mail: j.gorska-andrzejak@uj.edu.pl