

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA BIOLOGIJO

Jerca STARC

**SPEKTRALNE ZNAČILNOSTI IN STOPNJA
LINEARNE POLARIZACIJE SVETLOBE, ZRCALNO
ODBITE Z ŽIVALSKEGA KRZNA**

DIPLOMSKO DELO
Univerzitetni študij

Ljubljana, 2016

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA BIOLOGIJO

Jerca STARC

**SPEKTRALNE ZNAČILNOSTI IN STOPNJA LINEARNE
POLARIZACIJE SVETLOBE, ZRCALNO ODBITE Z ŽIVALSKEGA
KRZNA**

DIPLOMSKO DELO
Univerzitetni študij

**SPECTRAL PROPERTIES AND THE DEGREE OF LINEAR
POLARISATION OF LIGHT, SPECULARLY REFLECTED FROM
ANIMAL PELT**

GRADUATION THESIS
University Studies

Ljubljana, 2016

Diplomsko delo je zaključek Univerzitetnega študija biologije. Opravljeno je bilo v Laboratoriju za fotorecepcijo na Katedri za fiziologijo živali Oddelka za biologijo Biotehniške fakultete Univerze v Ljubljani.

Študijska komisija Oddelka za biologijo je 19. 2. 2016 odobrila predlagano temo in za mentorja imenovala doc. dr. Gregorja Belušiča in za recenzenta prof. dr. Marka Krefta.

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednik: prof. dr. Rok KOSTANJŠEK
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Član: prof. dr. Marko KREFT
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Član: doc. dr. Gregor BELUŠIČ
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Datum zagovora:

Podpisana izjavljam, da je naloga rezultat lastnega raziskovalnega dela. Izjavljam, da je elektronski izvod identičen tiskanemu. Na univerzo neodplačno, neizključno, prostorsko in časovno neomejeno prenašam pravici shranitve avtorskega dela v elektronski obliki in reproduciranja ter pravico omogočanja javnega dostopa do avtorskega dela na svetovnem spletu preko Digitalne knjižnice Biotehniške fakultete.

Jerca Starč

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA (KDI)

ŠD	Dn
DK	UDK 535.243(043.2)
KG	polarizacijski vid/polarimetrija/obadi/krzno/kožuh
AV	STARC, Jerca
SA	BELUŠIČ, Gregor (mentor)/KREFT, Marko (recenzent)
KZ	SI-1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101
ZA	Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo
LI	2016
IN	SPEKTRALNE ZNAČILNOSTI IN STOPNJA LINEARNE POLARIZACIJE SVETLOBE, ZRCALNO ODBITE Z ŽIVALSKEGA KRZNA
TD	Diplomsko delo (univerzitetni študij)
OP	X, 55 str., 5 pregl., 31 sl., 72 vir
IJ	sl
JJ	sl/en
AI	Linearno polariziran odboj z živalskega kožuha je ključen vidni motiv, ki vodi polarotaktično iskanje žrtev pri samicah obadov. Izmerili smo odvisnost stopnje polarizacije odboja svetlobe s krzna od valovne dolžine svetlobe ter polarizacijski kontrast med živalskim krznom in okolico v različnih delih svetlobnega spektra. Uporabili smo polarimetrično kamero za slikanje v štirih spektralnih pasovih med UV in rdečim delom spektra ter spektrofotometer. Meritve smo opravili na devetih vzorcih krzna in na dveh konjih v ogradi. Ugotovili smo, da se stopnja polarizacije razlikuje med različnimi živalskimi vrstami ter je visoka pri temnih krznih in nizka pri svetlih krznih. S slikanjem in s spektrofotometrom smo ugotovili, da je stopnja polarizacije odbite svetlobe obratno sorazmerna valovni dolžini svetlobe. Sklepamo, da stopnja polarizacije narašča z absorpcijo melaninov, ki je visoka v kratkovalovnem delu spektra ter pri temni dlaki. S slikanjem dlake z vrstičnim elektronskim mikroskopom smo ugotovili, da je stopnja polarizacije nizka pri dlaki s finimi in visoka pri dlaki z grobimi luskami keratina. Stopnja polarizacije kožuha je bila pri črnem konju višja, pri belem pa nižja od stopnje polarizacije okolja.

KEY WORDS DOCUMENTATION (KWD)

DN Dn
DC UDC 535.243(043.2)
CX polarization vision/polarimetry/horseflies/fur/pelt
AU STARC, Jerca
AA BELUŠIČ, Gregor (supervisor)/KREFT, Marko (reviewer)
PP SI-1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101
PB University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology
PY 2016
TI SPECTRAL PROPERTIES AND THE DEGREE OF LINEAR POLARISATION OF LIGHT, SPECULARLY REFLECTED FROM ANIMAL PELT
DT Graduation Thesis (Universty studies)
NO X, 55 p., 5 tab., 31 fig., 72 ref.
LA sl
AL sl/en
AB Linearly polarized reflection from animal pelt is a key visual motif that leads polarotactical search for victims of female horseflies. We measured the dependence on the wavelength of light of the degree of polarization of light reflection from fur and the polarization contrast between animal pelt and its surroundings in different parts of the light spectrum. We used the polarimetric camera for imaging in four spectral bands between UV and red part of the spectrum and a spectrophotometer. Measurements were performed in nine samples of fur and two horses in the paddock. We found that the degree of polarization varies between different animal species and is high in dark fur and low in bright fur. By imaging and spectrophotometry we found that the degree of polarization of the reflected light is inversely proportional to the wavelength of light. We conclude that the degree of polarization increases with the absorption of melanins, which is high in short-wavelength part of the spectrum and in the dark hair. By observing the hair with a scanning electron microscope, we found that the degree of polarization is low in hair with fine and high in hair with rough scales of keratin. The degree of polarization of pelt was in the black horse higher, but in white horse lower than the degree of polarization of the environment.

KAZALO VSEBINE

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA (KDI)	II
KEY WORDS DOCUMENTATION (KWD)	IV
KAZALO VSEBINE	V
KAZALO PREGLEDNIC	VII
KAZALO SLIK	VIII
OKRAJŠAVE IN SIMBOLI	X
1 UVOD	1
1.1 DELOVNE HIPOTEZE	2
2 PREGLED OBJAV	3
2.1 POLARIZACIJSKI VID	3
2.1.1 Linearno polarizirana svetloba	5
2.1.1.1 Brewstrov kót	5
2.1.2 Ločljivost žuželčjega očesa	6
2.1.3 Spektralna ločljivost – zaznavanje barv	8
2.1.4 Polarotaktičnost	9
2.1.5 Vpliv vzorcev in barv na polarizacijski vid	10
2.2 MORFOLOGIJA OČESA	11
2.2.1 Nevralno superpozicijsko oko	12
2.2.2 Zgradba omatidija	13
2.3 OBADI	18
2.3.1 Morfologija	18
2.3.2 Biologija in ekologija	21
3 METODE DELA	23
3.1 POLARIMETRIČNO SLIKANJE VZORCEV KRZNA	23
3.1.1 Slikanje vzorcev s prečno in vzdolžno postavitvijo	25
3.1.2 Slikanje vzorcev z dvojno osvetlitvijo	26
3.2 REFLEKTANCE KOŽUHOV	26

3.3	SLIKANJE ŽIVALI NA PROSTEM	27
3.4	SLIKANJE DLAKE Z VRSTIČNIM ELEKTRONSKIM MIKROSKOPOM	27
4	REZULTATI	28
4.1	POLARIMETRIČNO SLIKANJE VZORCEV KRZNAV LABORATORIJU	28
4.1.1	Slikanje vzorcev s prečno in vzdolžno postavitvijo	28
4.1.2	Slikanje vzorcev z dvojno osvetlitvijo	32
4.2	REFLEKTANCA KRZNA	34
4.3	SLIKANJE ŽIVALI NA PROSTEM	35
4.4	SLIKANJE DLAKE Z VRSTIČNIM ELEKTRONSKIM MIKROSKOPOM	39
5	RAZPRAVA IN SKLEPI	41
5.1	RAZPRAVA	41
5.2	SKLEPI	47
6	POVZETEK	49
7	VIRI	50

ZAHVALA

KAZALO PREGLEDNIC

Preglednica 1: Vzorec krzna damjak-prečno	28
Preglednica 2: Vzorec krzna damjak – vzdolžno	30
Preglednica 3: Vrednosti stopnje linearne polarizacije pri dvojni osvetlitvi krzna damjaka	32
Preglednica 4: Vrednosti stopnje polarizacije pri slikanju belega konja	36
Preglednica 5: Vrednosti stopnje polarizacije pri slikanju črnega konja	37

KAZALO SLIK

Slika 1: Preprost prikaz odboja nepolarizirane svetlobe od stekla pod Brewstrovim kotom (φ)	6
Slika 2: Shema kupolastega fasetnega očesa v ventralnem prerezu	7
Slika 3: Shema rabdomer v očesu in njihovih nevrlnih povezav	12
Slika 4: Elektronska mikrografija kornealnih lečnih izboklin in pod njimi različno goste plasti kutikule	13
Slika 5: (A) Tabanid <i>Chrysops relictus</i> ima zlato-zelene oči s temnimi rdečimi pegami. Zeleni odboj je posledica večplastne kutikule fasete	14
Slika 6: Anatomska podlaga za dikroizem mikrovilarnih fotoreceptorjev	15
Slika 7: Kót mikrovilov v rabdomerah omatidijev v ekvatorialnem delu očesa <i>T. gracilis</i>	16
Slika 8: Zgradba omatidija nevrlnno-superpozicijskega očesa pri vinski mušici	17
Slika 9: Shematski opis samice obada (Tabanidae)	19
Slika 10: Glava samice <i>Hybomitra affinis</i>	20
Slika 11: Obustni deli samice <i>Hybomitra affinis</i>	21
Slika 12: Skica vzdolžnega (A) in prečnega (B) slikanja krzen v laboratoriju	25
Slika 13: Skica slikanja krzen z dvojno osvetlitvijo	26
Slika 14: Vzorec krzna »damjak-prečno«	28
Slika 15: Stopnja polarizacije odboja z vzorca krzna damjaka – prečno	29
Slika 16: Vzorec krzna »damjak – vzdolžno«	29
Slika 17: Stopnja polarizacije odboja z vzorca krzna »damjak – vzdolžno«	30
Slika 18: Primerjava stopnje polarizacije pri dveh postavitvah vzorca krzna (prečno ali vzdolžno) glede na vir svetlobe	31
Slika 19: Vzorec krzna damjaka z dvojno osvetlitvijo, slikan v UV delu spektra	32
Slika 20: Stopnja polarizacije odboja z vzorca krzna damjaka ob dvojni osvetlitvi	33
Slika 21: Primerjava stopnje polarizacije odboja z vseh vzorcev krzna ob dvojni osvetlitvi	34
Slika 22: Reflektance vzorcev krzna	34
Slika 23: Primerjava minimalnih in maksimalnih reflektanc krzen damjaka in volka ter obeh vzorcev žirafe.	35
Slika 24: Stopnja polarizacije belega konja v primerjavi z njegovo okolico	36

Slika 25: Merilne točke, izbrane na belem konju in v njegovi okolici	37
Slika 26: Stopnja polarizacije črnega konja v primerjavi z njegovo okolico	38
Slika 27: Merilne točke izbrane na črnem konju in v njegovi okolici	38
Slika 28: Površina dlake damjaka, slikana s SEM	39
Slika 29: Površina dlake volka, slikana s SEM	40
Slika 30: Grafično prikazana odboja svetlobe z grobo luskaste dlake in fino luskaste dlake	43
Slika 31: Primerjava reflektance (oranžna), stopnje polarizacije (navpični stolpci) krzna damjaka (<i>D. dama</i>) ter absorbanc melaninov	45

OKRAJŠAVE IN SIMBOLI

SEM	vrstični elektronski mikroskop
UV	ultravijolična svetloba
R1-6	fotoreceptor 1-6
R7	fotoreceptor 7
R8	fotoreceptor 8
e-vektor	električni vektor svetlobe
φ	Brewstrov kót
n	lomni količnik
$\Delta\phi$	interomatidialni kót
D	premer fasete
R	radij fasete
λ	valovna dolžina svetlobe
ALF	aksialna sedem-reženjska formacija
CO ₂	ogljikov dioksid
p	delež polarizirane svetlobe
IR	infra rdeča svetloba

1 UVOD

Kožuh je ena od najbolj opaznih značilnosti sesalcev. Zagotavlja bariero med živaljo in njenim okoljem; v prvi vrsti mehansko in toplotno, izgled kožuha pa omogoča kamuflažo ter tudi vizualno komunikacijo med vrstami in znotraj vrste. Različni tipi kožuha predstavljajo prilagoditve na okolje, v katerem žival živi, obarvanost pa je največkrat evolucijska posledica težnje h kamuflaži pred plenilci in ali pa izraža opozorila z aposematizmom (Caro, 2009). Gostota in debelina najbolj pripomoreta k toplotnim in mehanskim lastnostim kožuha, struktura in obarvanost dlak pa določata spektralne in polarizacijske lastnosti kožuha.

Električni ali e-vektor fotonov svetlobe, ki se zrcalasto odbije od kožuha, je vzporeden odbojni površini. Pravimo, da je tako odbita svetloba polarizirana. Polarizirano svetlobo spremlja tudi difuzno odbita ali sipana svetloba, katere fotoni imajo e-vektor orientiran naključno; pravimo, da ta svetloba ni polarizirana. Delež polarizirane svetlobe v celotnem odboju oziroma stopnja polarizacije je velika, tedaj ko je difuzno odbite svetlobe malo. Intenziteta in spekter polarizirane svetlobe sta tako odvisni od strukture dlake, strukture kutikule dlake, barve oziroma absorbance dlake ter orientacije (»počesanosti«) dlake. Zato lahko sklepamo, da bodo kožuhi živali, ki živijo v različnih vremenskih klimatskih območjih in ki uporabljajo različne strategije kamuflaže ali vidne signalizacije s kožuhom, v različni meri odbijali polarizirano svetlobo ter proizvajali različne stopnje polarizacije odboja.

Namen diplomskega dela je pokazati spektralno sestavo in stopnjo polarizacije zrcalnega odboja s krzna ter intenziteto in polarizacijski kontrast med živalskim krznom in okolico v različnih delih svetlobnega spektra. Poleg kontrasta med krznom in okolico pa je namen še preveriti, ali se različna živalska krzna med seboj razlikujejo glede na spektralno odvisnost stopnje polarizacije svetlobe. Vse to nam lahko pove, kako in v kolikšni meri lahko nekatere krvose žuželke, kot so obadi, sesalce prepoznajo kot plen.

1.1 DELOVNE HIPOTEZE

Stopnja linearne polarizacije svetlobe, zrcalno odbite s površine različnih krzen, se razlikuje med živalskimi vrstami, ter je odvisna od barve in strukture krzna.

Stopnja linearne polarizacije svetlobe, odbite s krzna, je višja od stopnje linearne polarizacije svetlobe, odbite z objektov v naravnem okolju živali.

Stopnja linearne polarizacije odboja s krzna in okolice ni spektralno nevtralna, temveč je različno visoka v različnih delih spektra.

2 PREGLED OBJAV

2.1 POLARIZACIJSKI VID

Vprašanje, ali živali okolico vidijo podobno, kot ljudje, je že od nekdaj zaposlovalo raziskovalce, vendar pa je do večjih odkritij na tem področju prišlo šele v zadnjem stoletju z razvojem tehnologije, ki omogoča vpogled v fiziologijo in ultrastrukturo oči, manipulacijo z valovnimi dolžinami svetlobe pred in po detekciji ter natančnejšo obdelavo podatkov s specializiranimi računalniškimi programi.

Glavna zahteva pri znotraj-vrstnih in tudi medvrstnih interakcijah je jasno razumevanje prejetih signalov. Vizualni signali obsegajo trajne ter sezonske vzorce in barve na telesni površini ter signalno vedenje, ki se jih lahko prepozna tudi na večje razdalje. Informacija se pri vizualnem komuniciranju prenaša dobesedno s svetlobno hitrostjo (Cronin in sod., 2003).

Šele nedolgo nazaj pa je bil odkrit bolj specializiran način sporazumevanja preko vidnih signalov, ki temelji na vedenjsko nadzorovanih odbojih polarizirane svetlobe s površine telesa, ki so jih so zmožni prepoznati le osebkovi iste vrste in nekaj drugih, ki imajo primerno specializirane vidne organe, kot jih imajo npr. nekateri globokomorski nevretenčarji (Cronin in sod., 2003).

Nekatere živali pa so se specializirale drugače, saj je uspešnost njihovega razmnoževanja odvisna od okolice v katero odložijo svoje potomce. In čeprav je neposredna sončna svetloba nepolarizirana, je delno polarizirana svetloba v okolici običajen pojav (Wehner, 2001; Horvath, 1995). Na nebu in pod vodo sipanje svetlobe povzroča delno polarizacijo, ki se spreminja glede na lego sonca na nebu in smer gledanja, odboj svetlobe z vodne ali gladke površine pa povzroči močnejšo polarizacijo.

Kopenske živali s polarizacijskim vidom, predvsem artropodi, imajo mikrovilne fotoreceptorje, ki so intrinzično občutljivi na smer e-vektorja. Zato izrabljajo delno polarizacijo neba kot zanesljivo navigacijsko referenco, za kar uporabljajo specializiran dorzalni del mrežnice (Cronin in sod., 2003). Pri gledanju z glavnim delom mrežnice pa

lahko odboji močno polarizirane svetlobe s površin objektov zmedejo njihovo zaznavo, saj pokvarijo "prave barve" in ustvarijo od polarizacije odvisne lažne barve (Wehner in Bernard, 1993). Nekateri artropodi so se temu prilagodili s specializirano strukturo fotoreceptorjev, ki izniči polarizacijsko občutljivost (Wehner in Bernard, 1993), drugi pa so se naučili vrednotiti okolico s kombiniranimi, spektralnimi in polarizacijskimi vidnimi motivi (Kelber, 1999). Da so pri tem uspešni, mora biti njihovo območje zaznavanja polarizacijske svetlobe spektralno prilagojeno okolici v naravnem habitatu (Schwind, 1995).

Na polarizacijski vid pa se zanašajo tudi mnogi vodni in kopenski nevretenčarji – predatorji. Tako na primer lignji lahko zaznajo prosojen plen, ki ga drugi morski predatorji ne morejo, če ima plen polarizacijsko aktivno površino ali prosojno, vendar polarizacijsko aktivno telo (Shashar, Hanlon in Petz, 1998).

Fizikalna osnova za polarizacijsko občutljivost nevretenčarjev je dikroizem njihovih rabdomer. Odziv fotoreceptorja na svetlobo je maksimalen tedaj, ko je e-vektor svetlobe vzporeden z mikrovili rabdomere in minimalen, ko je e-vektor pravokoten z mikrovili rabdomere. (Bernard in Wehner, 1977; Horváth, 1995; Wehner, 2014).

Bernard in Wehner (1977) sta polarizacijski vid definirala kot: zmožnost razločevanja med dvema svetlobama, enake svetilne intenzivnosti, toda z drugačnim polarizacijskim kotom in/ali polarizacijsko stopnjo. Polarizacijski vid je torej analogen barvnemu vidu, ki ga lahko označimo kot zmožnost razločevanja med dvema svetlobama, z enako svetilnostjo ampak z drugačno dominantno valovno dolžino in/ali spektralno čistostjo. Vendar pa sta kasneje Hegedüs in Horváth (2004) ugotovila, da žuželke ne morejo uporabljati polarizacijskega vida na podoben način kot zaznavanje barv, saj bi si morale za vsako stopnjo polarizacije (recimo za različne naklone listov na soncu) zapomniti novo »barvo«.

Egrí in sodelavci (2012) so v sklopu svojih raziskav ugotovili, da naj bi vsaj samice obadov, ki za uspešno produkcijo jajčec potrebujejo obrok krvi gostitelja, razločevale med horizontalno polariziranim e-vektorjem svetlobe pri odboju z vodne površine in stopnjo polarizacije, ki se odbija z živalske dlake. Če je stopnja polarizacije motiva višja od vrstno-

odvisnega praga stopnje polarizacije, kót polarizacije glede na horizontalno polarizirano svetlobo pa manjši od praznega, potem polarotaktične vodne insekte privlači tudi delno linearno polarizirana svetloba.

2.1.1 Linearno polarizirana svetloba

Povzeto po Clarke D., Grainger J.F. 1971. Polarized Light and Optical Measurement; Oxford, Pergamon Press: 187 str.

Glavni vir svetlobe na Zemlji je sonce. Svetlobo pojmuje kot elektromagnetno valovanje, ki ga lahko opišemo z (a) intenziteto, (b) frekvenco, (c) smerjo širjenja, (d) orientacijo valovanja glede na znano os in (e) variacijami (a), (b), (c) in (d) v času.

Za opis lastnosti orientacije valovanja glede na znano os (d) bi lahko izbirali med električno ali magnetno komponento svetlobe, vendar pri optičnih meritvah praviloma uporabljamo opis ravnine električnega vektorja (e-vektor). Orientaciji tega vektorja v času in prostoru pravimo polarizacija.

Snop svetlobe, ki prihaja od vira svetlobe do detektorja, nosi informacijo o viru in vseh interakcijah, ki so se zgodile na poti do opazovalca. Popolno informacijo o svetlobi dajejo naslednji parametri: (a) intenziteta kot funkcija frekvence, (b) polarizacija kot funkcija frekvence in (c) smer širjenja snopa. Vsi parametri se lahko spreminjajo s časom, informacijo pa nosijo tudi spremembe parametrov skozi čas.

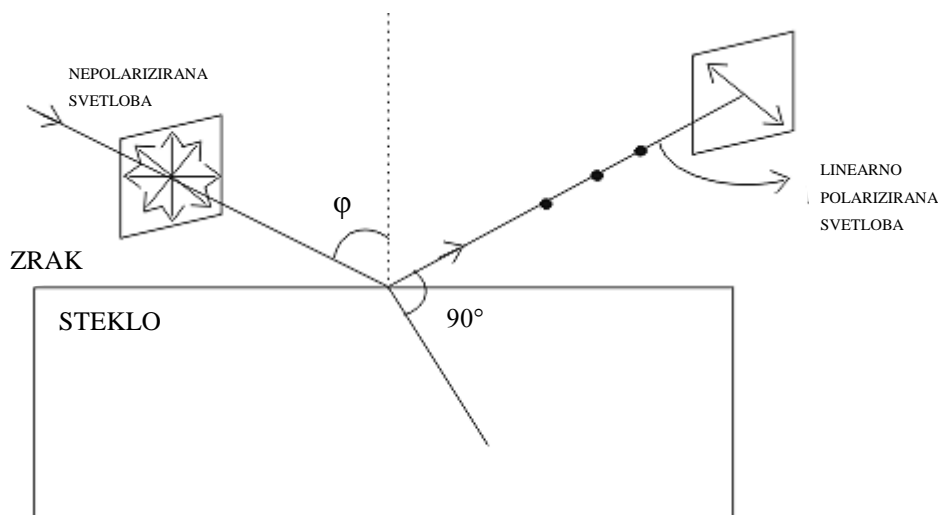
2.1.1.1 Brewstrov kót

Brewstrov kót je vpadni kót, pri katerem je odbita svetloba popolnoma linearno polarizirana. Pri tem je smer polarizacije odbite svetlobe pravokotna glede na vpadno ravnino. Do odboja pride na meji med dvema medijema, ki imata različna lomna količnika. Če vpadni kót ni enak Brewstrovemu kótu, se bo del svetlobe odbil v skladu s Fresnelovimi zakoni, del pa se bo lomil in nadaljeval pot skozi drugi medij.

Brewstrov kót (φ) izrazimo kot

$$\varphi_i = \arctan\left(\frac{n_2}{n_1}\right) \quad \dots (1)$$

pri čemer sta n_1 in n_2 lomna količnika medijev.



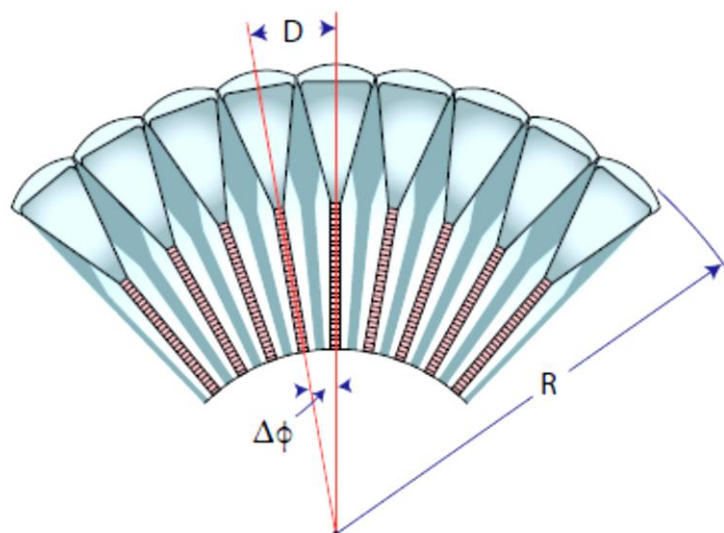
Slika 1: Preprost prikaz odboja nepolarizirane svetlobe od stekla pod Brewstrovim kotom (φ). Prirejeno po: <http://physicscatalyst.com/optics/diffraction2.php> (10. 7. 2016)

2.1.2 Ločljivost žuželčjega očesa

Povzeto po Land M. (1997). "Visual Acuity in Insects". Annual Review of Entomology 42: 147–77.

Ločljivost ali resolucija očesa je odvisna od gostote vzorčenja slike, pri žuželkah pa gostoto pogojuje velikost in gostota omatidijev. Ker je idealizirano sestavljeno oko podobno kupoli, vsaka očesna enota pokriva del zornega kota v obliki stožca ($\Delta\phi$), ki ga določata premer fasete (D) in radij očesa (R).

$$\Delta\phi = \frac{D}{R} \text{ (v radianih)} \quad \dots (2)$$



Slika 2: Shema kupolastega fasetnega očesa v ventralnem prerezu. R predstavlja polmer očesa, D označuje razmik med dvema fasetama oz. premer fasete, ki približno enak širini odprtine in $\Delta\phi$ kot med dvema fasetama. (Vir: Cronin in sod., 2014)

Teoretično bi lahko prostorsko ločljivost zelo povečali z večanjem polmera celotnega očesa (R) in z manjšanjem razmaka faset (D), kar bi zelo zožilo zorni kot in na ta račun povečalo ločljivost. Toda valovni značaj svetlobe pri prehodu skozi ozko odprtino povzroča degradacijo ločljivosti zaradi defokusa svetlobe v obliki Airyjevega diska, ki je posledica uklona in je funkcija širine odprtine (D), valovne dolžine svetlobe (λ) in lastnosti lečnega sistema.

Žuželke zato nimajo popolnoma kupolastega očesa, ampak je to na določenih mestih rahlo sploščeno, kar lokalno podaljša polmer in omogoča, da so na tem mestu lahko omatidiji večji, brez povečanja širine zornega kota, zato združujejo visoko ločljivost in visoko občutljivost. Takšne regije v sestavljenih očeh imenujemo akutne cone ali fovee in so največkrat nameščene spredaj ter služijo predaciji ter parjenju. Največjo resolucijo dosegajo kačji pastirji (Odonata), ki lahko v regiji z največjimi fasetami zaznavajo okolico do $0,25^\circ$ natančno. Ločljivost dvokrilcev se sicer giblje med $0,6^\circ$ in $5,8^\circ$. Dobra ločljivost omogoča lažje zaznavo majhnih ciljev na večje razdalje (Land, 1997).

2.1.3 Spektralna ločljivost – zaznavanje barv

(Povzeto po: Schwemer J. 1989. Visual pigments of compound eyes—structure, photochemistry, and regeneration. V: Facets of vision. Stavenga D. G., Hardie R. C. (ur.). Berlin, Springer: 112-133)

Pojem očesni pigmenti obsega družino kromoproteinov, ki so vgrajeni v visoko specializirane membranske dele fotoreceptorskih celic. Funkcija teh celic je absorbiranje fotonov, ki so na membrane pogosto usmerjeni s pomočjo optičnih vodil. Absorbirana svetloba povzroči konformacijske spremembe proteinov, ki naprej povzročijo kompleksno zaporedje biokemičnih in biofizičnih dogodkov, ki vodijo do ekscitacije fotoreceptorske celice. Sčasoma nekaj absorbiranih fotonov skozi kaskado dogodkov vodi do zaznavnega vedenjskega odgovora.

Barvni vid je predvidoma široko razširjen med žuželkami, saj je bilo v večini do zdaj preučenih vrstah zaznati več različnih rodopsinskih tipov. Še najbolj je preučen barvni vid čebel, ki imajo v očeh prisotne tri tipe fotoreceptorjev z maksimumi občutljivosti v UV, zelenem in modrem delu spektra. Ti trije tipi veljajo za standardni sestav barvnega vida pri žuželkah. (Menzel in Backhaus, 1989). Absorpcijski vrhovi receptorjev so sledeči: UV ima absorpcijski vrh pri okoli 340 nm, modri receptor pri 430 nm, zeleni pa pri 535 nm. Redke žuželke pa imajo še četrti tip fotoreceptorja – rdečega (absorpcijski vrh okoli 600 nm) (Peitsch in sod., 1992). Absorpcijski vrhovi se med rodovi in vrstami rahlo pomikajo h krajšim ali daljšim valovnim dolžinam, odvisno od potreb žuželke glede na okolje v katerem živi. Pojav rdečega fotoreceptorja je lahko adaptacija na ločevanje med rdečimi cvetovi, ki jih po navadi oprahujejo ptice. Ti so sicer v trikromatskem žuželčjem vidu videti črni (Peitsch in sod., 1992).

Pri samcih več žuželčjih vrst, še posebej pri predatorskih vrstah, je dorzalna stran očesa specializirana za akromatski, kontrastni vid, zato sta v tej regiji velikokrat izražena samo dva ali celo samo eden vidni pigment, kot da je barvni vid dal prednost prostorskemu. Nasprotno, naj bi bil ventralni del očesa bolj specializiran za barvni vid (Peitsch in sod., 1992). Čeprav navedeno načeloma velja za veliko bolj preučene čebele, pa se podobno

predvideva tudi za Tabanidae (Stavenga, 2002). Ta "razdelitev dela" med deli očesa je relativno pogosta, delno se jo lahko opazi že navzven (različne oblike in velikosti faset, sploščeno oko da pridobi na ločljivosti) (Stavenga, 2002). Tudi barvni receptorji so različno razporejeni po očesu: pri čebelah so UV in modri, brez zelenih, na gosto posejani po dorzalni strani očesa, kar pripomore boljšemu kontrastnemu zaznavanju majhnih temnih objektov na UV in modrem ozadju (Menzel, 1979).

2.1.4 Polarotaktičnost

Orientacijo živali na osnovi vidnih dražljajev imenujemo fototaktičnost (Menzel, 1979), privlak na osnovi polarizirane svetlobe pa polarotaktičnost, ki jo je prvi opazil Schwind (1983) pri vodni žuželki, hrbtnoplovki *Notonecta glauca*.

Glavna funkcija polarizacijskega vida kopenskih živali je zaznavanje gladkih vodnih površin, doslej opisano pri vodnih žuželkah, kot so vodni hrošči, kačji pastirji in enodnevnice (Schwind, 1991, 1995; Kriska in sod., 1998, 2006). Pozitivna polarotaktičnost v zvezi z vodnimi telesi je bila opisana tudi pri obadih (Horvath s sod., 2008). V tej študiji so predložili naslednje morebitne razloge, zaradi katerih bi lahko pozitivna polarotaktičnost koristila obadam: (1) samice obadov hitreje najdejo gostitelje, ker večji rastlinojedi sesalci dnevno potrebujejo večjo količino vode, zato se pogosto zbirajo ob vodnih telesih. (2) Poleg gostiteljev ob vodnih telesih samice najdejo tudi primerna mesta za odlaganje jajčec. (3) Tako samci kot samice potrebujejo vodo za pitje in termoregulacijo. (4) Samci imajo večjo možnost, da ob vodnih telesih najdejo samico za parjenje (Horvath s sod., 2008).

Zanašanje na pozitivno polarotaktičnost v odsotnosti drugih faktorjev, predvsem vonjav, pa je lahko tudi usodno, saj polarotaktične živali v urbanem okolju mnoge odboje horizontalnih gladkih površin zamenjajo za vodno površino (Kriska in sod., 2006; Kriska, Horváth in Andrikovics, 1998; Blaho in sod., 2014) ali pa ob obilju vohalnih dražljajev in izostanku polarizirane svetlobe, objekta ne prepoznajo kot gostitelja (Blahó in sod., 2013).

2.1.5 Vpliv vzorcev in barv na polarizacijski vid

Polarizacijski motiv je za preživetje obadov zelo pomemben, saj z njim na večje razdalje zaznavajo vodne površine, samice pa tudi svoje gostitelje. Ena od verjetnih hipotez za evolucijo kontrastnih vzorcev kožuha pašniških živali je zato vizualna obramba s slabo ali pa le delno polarizirajočim krznom. Takšni kožuhi so še posebej pomembni v bližini vodnih napajališč, na katera so vezani tako življenjski krog obadov, kot tudi, zaradi velikih potreb po vodi, pašniške živali.

Vrsta pred kratkim izvedenih poskusov (Kriska in sod., 2006; Horváth in sod., 2010; Blahó in sod., 2014) je pokazala, da je stopnja polarizacije obarvanih površin najvišja pri temnih barvah: črna, rjava, temni odtenki modre, zelene in rdeče (ki jo insekti vidijo kot črno). Na polarizacijo neposredno vpliva tudi gladkost površine, saj svetleče površine svetlobo bolj učinkovito odbijajo kot mat površine. Kljub temu so Blahó in sodelavci (2014) ugotovili, da mat avtomobilski laki privlačijo enodnevnice celo bolj kot svetleči laki, domnevno zaradi celokupno več dobite svetlobe.

Živali z belim kožuhom imajo v primerjavi s temnejšimi prednost, saj njihov kožuh ne oddaja močnega polariziranega odboja (Horváth in sod., 2010), kljub temu, da so zaradi pomanjkanja pigmenta bolj dovzetne za sončne poškodbe kože (rakave spremembe) (Pielberg in sod., 2008) in so hitreje opažene s strani plenilcev. »Depolarizacijski« kožuh jim omogoča daljše hranjenje na odprtem pašniku, preden se okrog njih zbere množica obadov, ki bi jih nadlegovala to te mere, da bi se bile prisiljene umakniti v senco (Horváth in sod., 2010).

Tudi vzorci kožuha igrajo pomembno vlogo pri polariziranem odboju. Egrí s sodelavci (2012) je s serijo poskusov z enotno obarvanimi in črno-belo črtastimi oljnimi pastmi ugotovil, da zebrast vzorec na krznu dovolj fragmentira polariziran odboj, da ga obadi na račun nizke prostorske ločljivosti svojih oči ne ločijo od polariziranega odboja z rastlin v okolici žrtve. To zebre tudi dodatno izkoriščajo, saj so na delih njihovega telesa, ki so najbolj občutljivi in jih pokriva najtanjša koža, tudi najtanjše črne proge, kar zmanjša

kritično razdaljo prepoznavanja in s tem usmeri obade (v Afriki tudi muhe ce-ce, *Glossina sp.*) proti drugim, manj občutljivim delom telesa.

Podobno vlogo kot proge imajo tudi razni drugačni kontrastni vzorci, ki pokrivajo nekatere pašne živali. Blahó s sodelavci (2012) je s podobnimi testi kot Egrí (2012) pokazal, da podobno kot proge, tudi temne lise na svetli (beli) podlagi vplivajo na zaznavanje linearno polarizirane svetlobe. Več kot je lis in manjše kot so, na krajši razdalji je žival še nerazpoznavna za obade. Poleg zavajanja obadov, je pikast oziroma drobno lisast kožuh tudi dobra varovalna barva v okolju, ki ni homogeno (Allen in sod., 2010).

2.2 MORFOLOGIJA OČESA

Sestavljeno oko je, glede na število vrst, najbolj pogosta oblika očesa na svetu. Kot že ime pove, je sestavljeno iz očesc ali omatidijev, ki so večinoma funkcionalni ekvivalenti pikslov v kameri. Omatidiji se distalno začenjajo z enim ali več optičnimi elementi (z zunanjo prosojno kutikularno lečo in notranjim kristalinskim stožcem), ki prevajajo svetlobo do več fotoreptorskih celic. Število receptorskih celic v posameznem omatidiju je največkrat, tako tudi pri dvokrilcih, osem; običajno so označene z R1-R8. Receptorske celice svetlobo zaznavajo z mikrovilarno površino, rabdomero. Vsota rabdomer v enem omatidiju je rabdom. Primarne in sekundarne pigmentne celice s temnimi granulami pigmenta ovijajo in zastirajo vsak omatidij posebej. Vsak omatidij sprejema svetlobo iz lastnega zornega kota, med 1° in 10° , zato sta število in gostota omatidijev v očesu pomembna, saj je od tega odvisna kvaliteta slike. Vidno polje živali z velikimi sestavljenimi očesi tako lahko v eni ravnini obsega tudi 360° (Cronin in sod., 2014).

Členonožci imajo v splošnem dva optična tipa sestavljenih oči: apozicijsko oko, kjer so omatidiji optično ločeni, torej vsak rabdom prejme svetlobo samo skozi lastno fasetno odprtino, in superpozicijsko oko, v katerem rabdom prejema svetlobo iz mnogih faset hkrati (Nilsson, 1989).

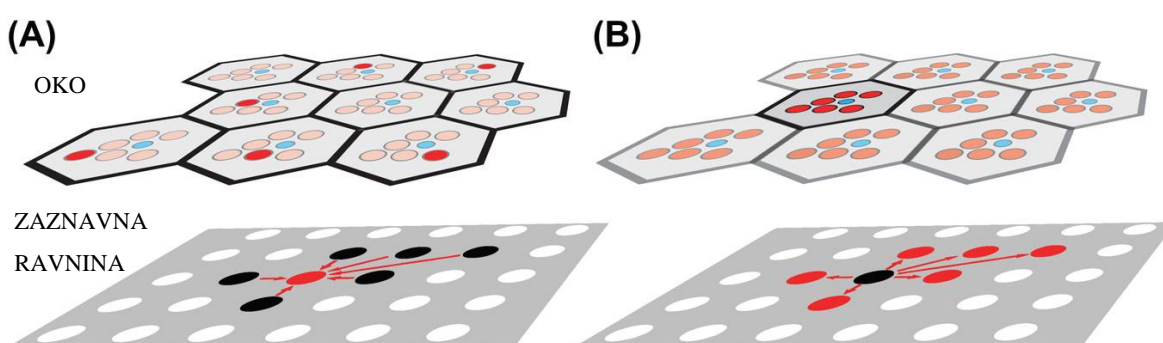
Apozicijsko oko delimo na tri glavne oblike: fokalno apozicijsko oko, pri katerem imajo žarki, ki potujejo skozi fasetno lečo, fokus na distalnem delu rabdoma, afokalno

apozicijsko oko, pri katerem je fokus leče med lečo in distalnim delom rabdoma, ter nevrnalno superpozicijsko oko, ki bo opisano v nadaljevanju.

2.2.1 Nevralno superpozicijsko oko

Dvokrilci (Diptera) imajo zanimivo in kompleksno oko, ki združuje visoko ločljivost apozicijskega očesa in povečano občutljivost superpozicijskega očesa, saj aksoni več fotoreceptorjev sosednjih omatidijev konvergirajo na skupni nevron ter tako tvorijo tako imenovan nevroamatidij (Agi in sod., 2014). Povečana občutljivost in visoka resolucija sta še posebej pomembni za insekte, ki svoj plen zasledujejo, tako kot obadi zasledujejo sesalce, da pridejo do obroka krvi.

Posebnost nevralnega superpozicijskega očesa je odprti rabdom, ki ima drastične posledice za prostorski vid, saj posamezne rabdomere v enem omatidiju zaradi prostorske ločenosti ne zaznavajo skupnega vidnega polja; skupno vidno polje si delijo različne celice v šestih sosednjih omatidijih (Nillson, 1989). Posamezna živčna celica v prvi nevroplati, lamini, prejema signale iz aksonov fotoreceptorjev iz šestih sosednjih omatidijev, ki imajo skupno vidno polje, zato je tudi sprejemna površina na ravni kutikule šestkrat večja, kot pri enem samem fotoreceptorju. Pri tem pride do povečanja občutljivosti brez izgube ločljivosti. Takšno vezavo imenujemo nevralna superpozicija. (Agi in sod., 2014).



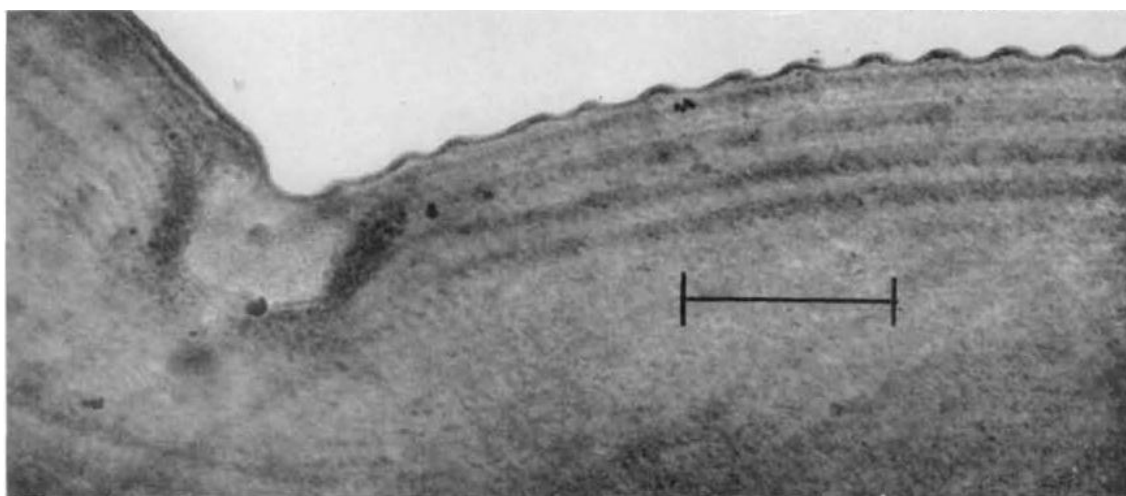
Slika 3: Shema rabdomer v očesu in njihovih nevrnalnih povezav. (A) Receptor R1 v prvem omatidiju "vidi" isto točko v okolju kot R2 v sosednjem, R3 v drugem sosednjem omatidiju in tako naprej (označeno z rdečo v očesu). Šest R1 – R6 rabdomer, ki zrejo v isto vidno polje, se združi na isti točki v zaznavni ravnini (rdeča točka). (B) R1-R6 v enem omatidiju vidijo 6 različnih točk v okolici (vsaka posamezna rabdomera svojo), sedmo pa R7 in R8, ki sta zložena navpično eden nad drugim (modra točka). R1-R6 prispevajo k zaznavanju 6 različnih točk v zaznavni ravnini (rdeče točke spodaj). (Prirejeno po: Agi in sod., 2014)

2.2.2 Zgradba omatidija

Vsak omatidij pri dvokrilcih je sestavljen iz okoli dvajsetih celic: 8 fotoreceptorskih celic, 4 celic stožca, 7 optično izolirajočih pigmentnih celic in mehano-senzorične ščetinaste celice (Wolff in Ready, 1993). Pri obadih najdemo še ALF – "aksialno sedem-reženjsko formacijo" (Smith in Butler, 1991), ki nadomešča centralni matriks drugih dvokrilcev in prostorsko ločuje rabdomere med seboj.

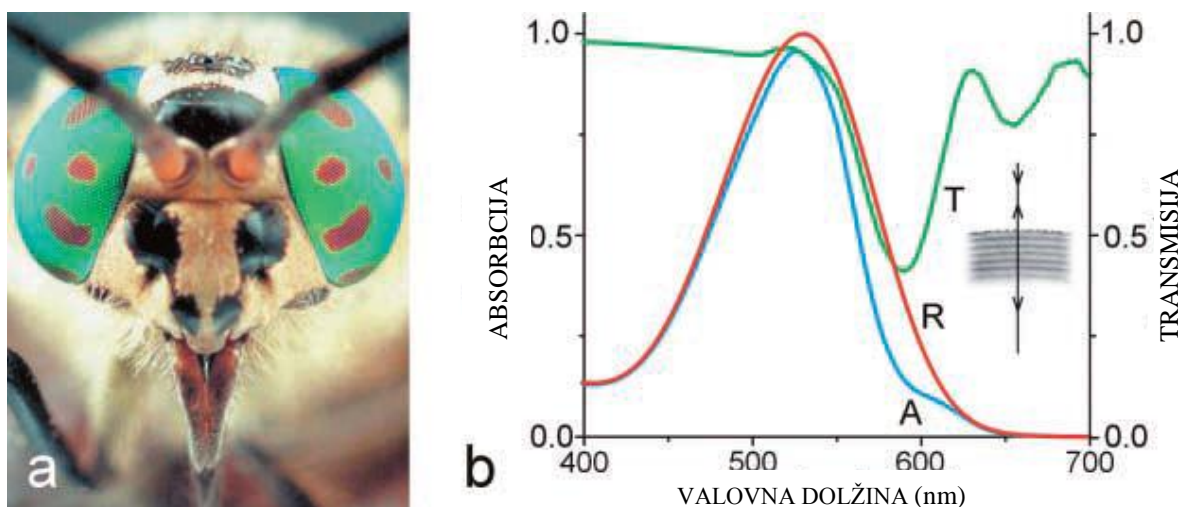
Primarne pigmentne celice tvorijo steno stožca, sekundarne in terciarne pa dajejo omatidiju prepoznavno obliko šestkotne prizme. Telesa fotoreceptorjev so urejena krožno, vendar so njihove rabdomere proti sredini omatidija iztegnjene vsaka drugače, zato v centru nastane značilni asimetrični trapezoid. Rabdomera R7 leži nad R8, obe pa sta nekoliko ožji od ostalih rabdomer (Smith in Butler, 1991). Vsaka rabdomera je samostojni svetlobni vodnik (Kirschfeld in Snyder, 1975).

Svetloba skozi omatidij potuje skozi več struktur. Na distalnem robu so lečne izbokline (»corneal nipples«) ki pri tabanidih v povprečju merijo 80 nm v višino in so si 215 nm narazen (Smith in Butler, 1991). Ker je njihova razporeditev gostejša, kot je valovna dolžina vidne svetlobe, delujejo kot širokospektralna proti-odbojna površina, ki ne poslabša prosojnosti leče (Bernhard in sod., 1963).



Slika 4: Elektronska mikrografija kornealnih lečnih izboklin in pod njimi različno goste plasti kutikule pri *D. gracilis*. Merilce: 1 µm (Bernard in Miller, 1968)

Barvni vzorci, ki jih pogosto opazimo na sestavljenih očeh obadov, pa so posledica interferenčnega filtra, ki ga tvorijo izmenjujoče se različno goste plasti kutikule in vzorčasta razporeditev omatidijev z različno sestavo plasti kutikule po očesu (Bernard in Miller, 1968). Optična funkcija interferenčnega filtra bi lahko bila ostrenje spektralne ločljivosti fotoreceptorjev in posledično njihova povečana kontrastna občutljivost (Smith in Butler, 1991).



Slika 5: (A) Tabanid *Chrysops relictus* ima zlato-zelene oči s temnimi rdečimi pegami. Zeleni odboj je posledica večplastne kutikule fasete. (B) Refleksijski spekter rdečih peg ima vrh pri 585 nm zato ima transmissijski spekter (zelena, T) minimum pri isti valovni dolžini. Absorpcijski spekter vidnega pigmenta z vrhom pri 530 nm (rdeča, R) je zožan (modra A) zaradi kutikule, ki deluje kot spektralni filter. (Prirejeno po Stavenga, 2002)

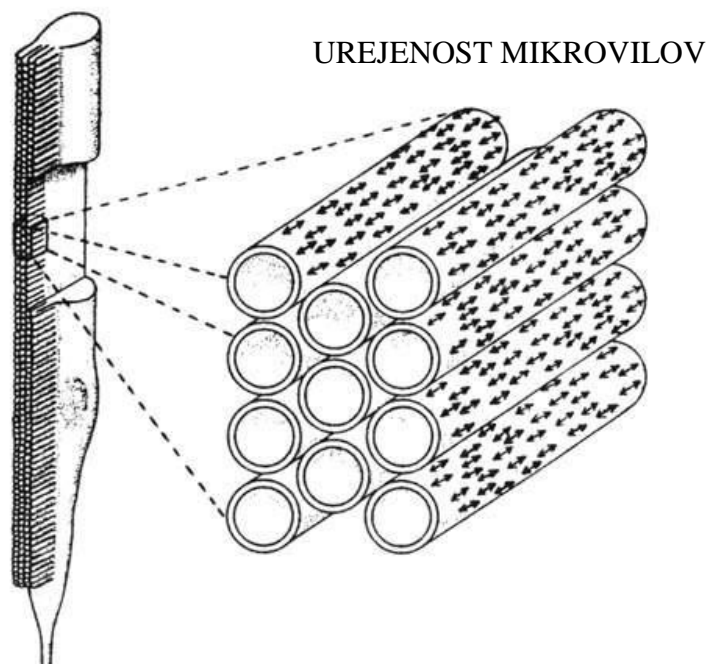
Aksialna sedem-reženjska formacija (ALF) je struktura, ki se razteza od bazalne membrane do Semperjeve celice okrog centralne osi vsakega rabdoma. Vsaka od rabdomer je vstavljena v enega od režnjev ALF, ki distalno popolnoma zapolni prostor med razmaknjenimi rabdomerami. Njena glavna funkcija bi lahko bila trdno zasidranje rabdomer na Semperjevo celico, s čimer preprečuje izgubo svetlobe med prenosom z leče na vrh rabdomere in izboljša vodenje svetlobe skozi režnje na notranje robove rabdomer (Smith in Butler, 1991).

Osem rabdomer v vsaki celici je organiziranih tako, da jih je šest razporejenih v asimetričnem trapezoidu okrog dveh, ki sta nameščeni ena nad drugo. Rabdomere R1-R6 se 90-100 μm od distalnega konca rabdomer začnejo zvijati za 1° - $2^\circ/\mu\text{m}$ glede na vzdolžno os omatidija. Nadaljnje se nasprotni pari rabdomer (R1 R4, R2 R5 in R3 R6) enakomerno

zvijajo v nasprotno smer (Smith in Butler, 1991). Zvijanje rabdomer zmanjšuje občutljivost na polarizirano svetlobo, s čimer se del vidnega sistema znebi odvečnih polarizacijskih signalov (Wehner, 1993). Dodatno se informacija o polariziranosti lahko izniči zaradi nevralne superpozicije, saj žival dobi informacijo o neki točki v prostoru vsaj iz 6 rabdomer v 6 različnih omatidijih s 6 različnimi orientacijami mikrovilov (Scholes, 1969; Kirschfeld in Snyder, 1975) kar poveča občutljivost in ohranja ločljivost zaradi stekanja signalov v eno točko (Kirschfeld in Snyder, 1975). Večji kot je premer rabdomer R1 – R6 in daljše kot so, večje je število fotonov, ki jih rabdomera absorbira (Kirschfeld in Snyder, 1975).

Obe centralni rabdomeri (R7 in R8) pa se skoraj ne zvijata, sta pa zato v ekvatorialni in dorzalni regiji očesa orientirani približno pravokotno ena na drugo (Smith in Butler, 1991).

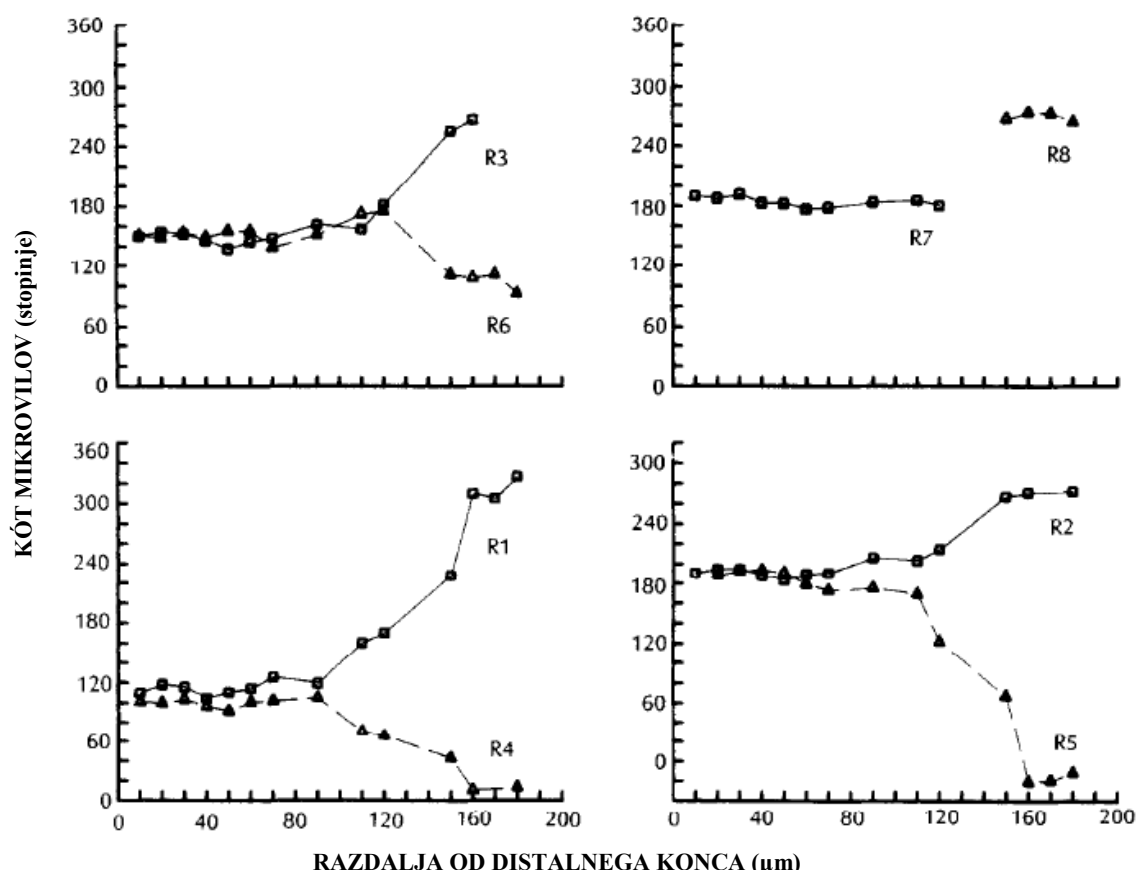
RABDOMERA



Slika 6: Anatomska podlaga za dikroizem mikrovilarnih fotoreceptorjev. Levo: Fotoreceptorska celica žuželke. Desno: Povečava mikrovilov. Dvojne vezi v kromoforah v rodopsinskih molekulah so prednostno orientirane vzporedno z longitudinalno osjo mikrovilov (puščice). Ta usmerjenost povzroča dikroizem, saj je verjetnost absorpcije fotona maksimalna, če njegov e-vektor poravnana z osjo dvojne vezi v kromofori. (Prirejeno po: Horváth 1995)

Sposobnost zaznavanja polarizirane svetlobe izhaja iz urejenosti rodopsinskih molekul v mikrovilnih rabdomer, ki so vedno urejene vzporedno ena na drugo. Ta urejenost jim omogoča, da absorbirajo maksimum fotonov tedaj, ko je e-vektor snopa svetlobe poravnana s fotoaktivno dvojno vezjo v kromofori (Horváth, 1995; Wehner, 2014).

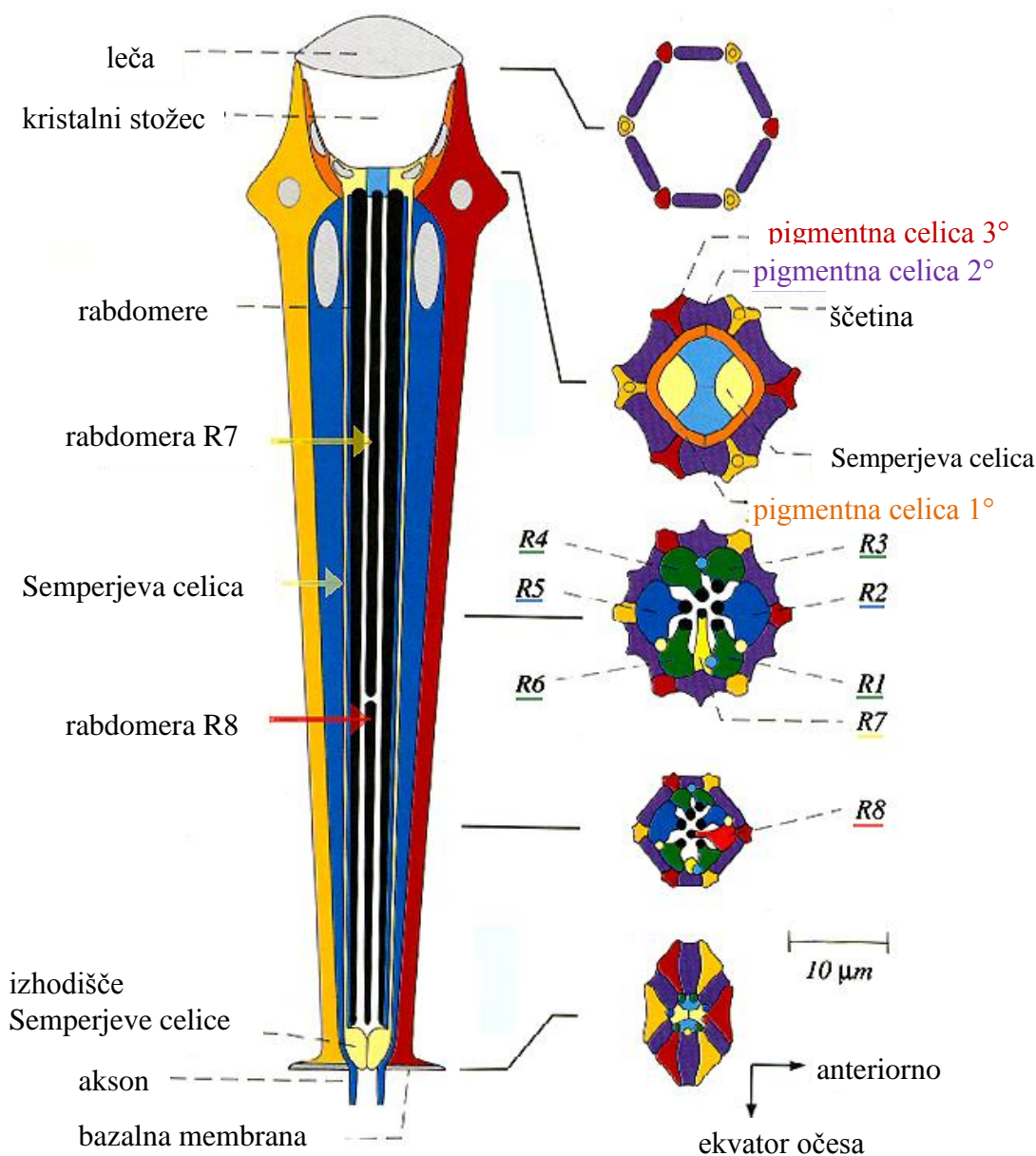
Predpostavljajo, da ravne centralne rabdomere R7 in R8 v omatidijih na ventralni strani očesa obadov naredijo ta del očesa še posebej občutljiv na polarizirano svetlobo, ki prihaja od spodaj in se odbija od vodnih in drugih gladkih teles.



Slika 7: Kót mikrovilov v rabdomerah omatidijev v ekvatorialnem delu očesa *T. gracilis*, kot funkcija razdalje od distalnega konca omatidija. (Prirejeno po: Smith in Butler, 1991)

Dodatna posebnost obadov (Tabanidae) je prisotnost velikih trahej, ki ločujejo omatidije med seboj. Traheje se raztezajo od bazalne membrane do stika dveh sosednjih leč in lahko nadomeščajo sekundarne pigmentne celice. Njihova površina je zelo odbojna zaradi skočne spremembe v lomnem količniku med citoplazmo in zrakom, zato deluje kot zrcalo in

svetlobno ločuje omatidije med seboj. Traheje naj bi tudi omogočale dodatno podporo očesu, pri letenju (Smith in Butler, 1991). Prispevajo tudi k manjši teži velikih oči, ki sicer zavzemajo večino glave.



Slika 8: Zgradba omatidija nevalno-superpozicijskega očesa pri vinski mušici. Levo: vertikalni prerez skozi omatidij, vidna je leča (cornea), s tekočino napolnjen kristalni stožec (pseudocone), rabdomere z R7 jasno položeno nad R8. Desno: Posamezni horizontalni prerezi skozi omatidij v različnih višinah. Primarne pigmentne celice tvorijo steno stožca (1°), sekundarne in terciarne (2°, 3°) pa dajejo omatidiju značilno šesterokotno obliko. Telesa fotoreceptorjev R1 – R6 so urejena krožno, vendar so njihove rabdomere proti sredini omatidija iztegnjene vsaka drugače, zato v centru nastane asimetrični trapezoid. R7 je v zgornjem delu omatidija zasidrana med R1 in R6, R8 pa v spodnjem med R1 in R2. (Prirejeno po: Wolff in Ready, 1993)

2.3 OBADI

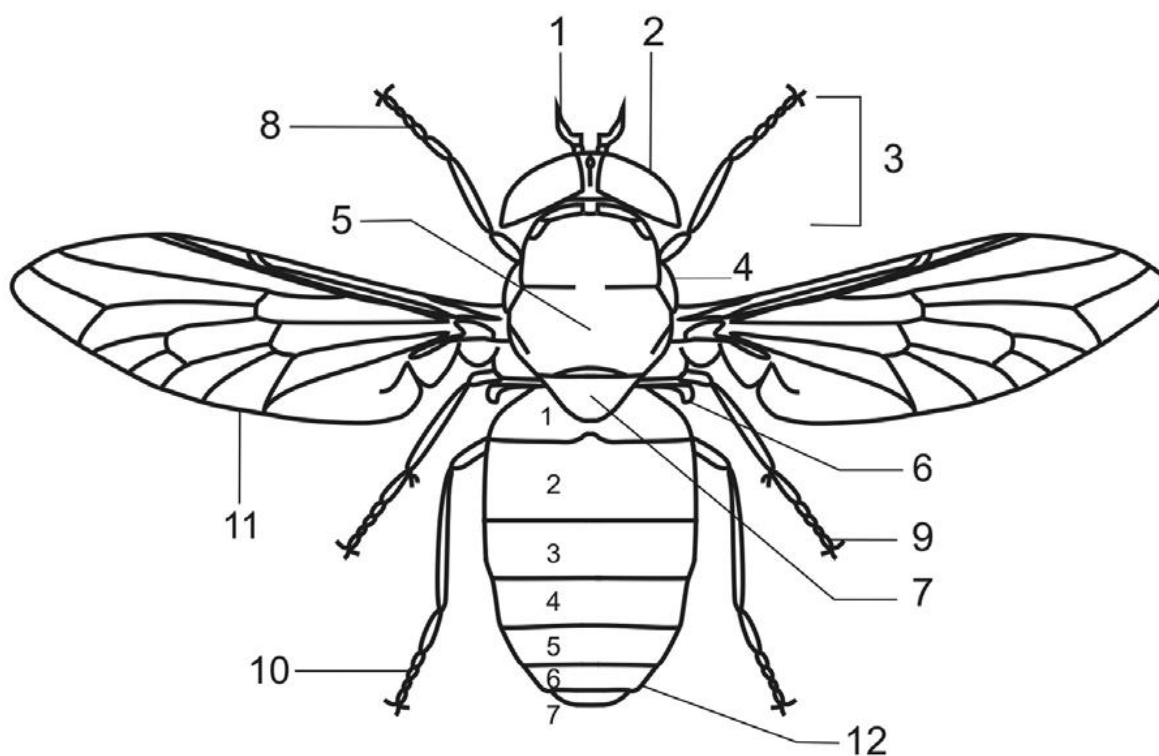
Obadi (Tabanidae) spadajo med dvokrilce (Diptera), red žuželk, ki ima največ gospodarsko pomembnih vrst. Okoli 4300 različnih vrst uvrščamo v 133 rodov (Burger, 1995). Najdemo jih na vseh kontinentih, razen na Antarktiki in na nekaterih bolj oddaljenih ali hladnejših delih sveta (Havaji, Grenlandija, Islandija). (Pechuman, 1973) V Sloveniji po kvalitativni raziskavi muzejskih primerkov živi najmanj 44 vrst obadov, ki pripadajo devetim rodovom. Od teh jih 8 vrst, *Tabanus bromius*, *T. bovinus*, *T. glaucopis*, *T. maculicornis*, *T. quatuornotatus*, *T. tergestinus*, *Haematopota italica* in *H. pluvialis*, prevladuje, kar predstavlja kar 85 % populacije. (Krčmar, 2001)

Ličinke obadov so okoljsko zelo pomembne, ker predstavljajo najpomembnejše nevretenčarske plenilce, na vrhu prehranske verige v tleh mokrišč (Magnarelli in sod., 1980). Odrasli obadi so gospodarsko zanimivi, ker samice večine vrst pijejo kri domačim živalim, divjadi in človeku (Pechuman, 1973). Poleg zelo bolečega pika, lahko ob bolj množičnem napadu posamezna žival izgubi tudi 300 ml krvi na dan (Tashiro, 1953) in več, saj rane po končanem hranjenju še naprej krvavijo zaradi antikoagulantov v slini obadov (Kazimirova 2002), kar negativno vpliva na prirast mesa in pridelek mleka (Hansens, 1979; Tashiro, 1953). Živali se zaradi umikanja v senco in telesnega branjenja z ugrizi in praskanjem tudi manj hranijo (Jones in Anthony, 1964; Horvath in sod., 2010). Poleg negativnega gospodarskega vpliva na prehranske izdelke, imajo obadi lahko vlogo kot vektorji pri prenašanju bolezni z živine na živino in potencialno na človeka. (Pechuman, 1973; Krinsky, 1976; Foil, 1989; Nevill in sod., 1994). Druga plat ekonomske pomembnosti pa je nadlegovanje ljudi na mestih ob večjih vodnih telesih kot so plaže, golf igrišča, parki, riževa polja, ribiška področja (Axtell, 1976; Hansens, 1979; Mullens, 2002; Nevill in sod., 1994;) in s tem zmanjševanje vrednosti teh zemljišč.

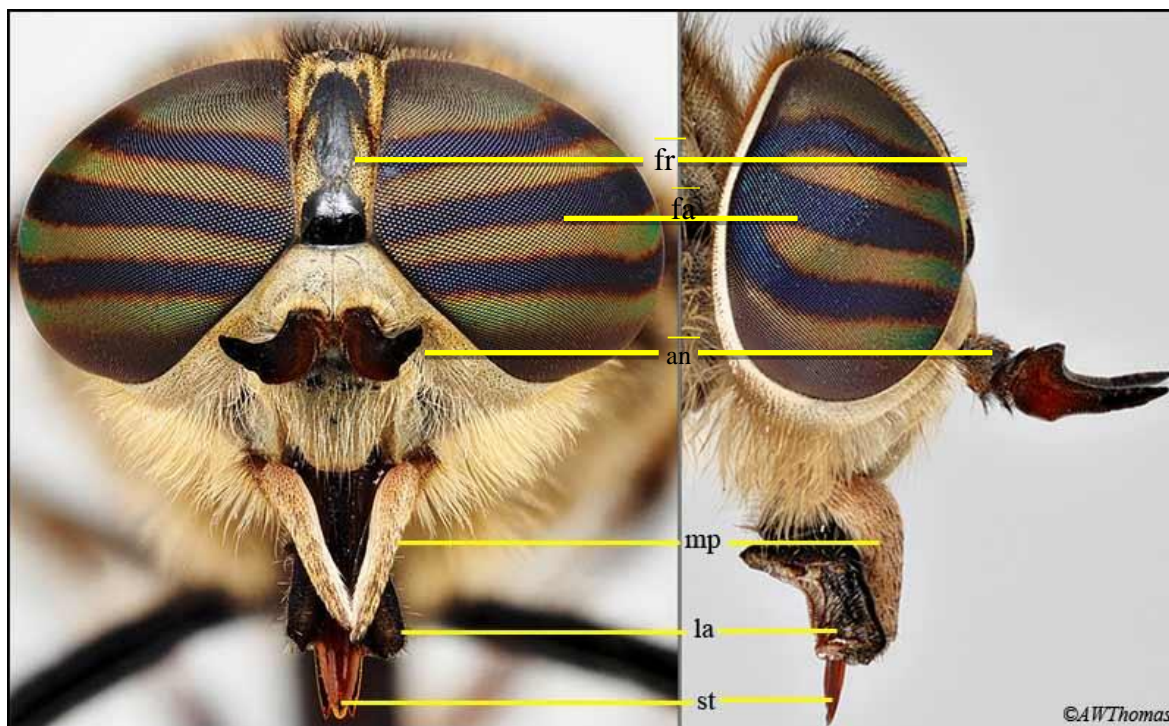
2.3.1 Morfologija

Odrasli obadi imajo čokata telesa, dolga 6–30 mm (Chvála, 1988 cit. po Krčmar in sod., 2011). Oprsje in zadek pokrivajo fine dlačice (Squitier, 2014), ki so daljše pri vrstah gorskih in gozdnatih predelov kot pri puščavskih. Zadek je širok, iz sedmih jasno vidnih

segmentov (Chvala in Ježek, 1997 cit. po Krčmar in sod., 2011). Na ventralni strani oprsja je nameščenih šest relativno kratkih nog, na dorzalni pa par opnastih kril. Glava je široka približno toliko, kot oprsje. Na glavi so najbolj izrazite velike fasetne oči, nameščene frontalno in dorzalno, ki se pri samcih mediano dorzalno stikajo, pri samicah pa so ločene. Ocele imajo samo rodovi z manjšimi telesi, obadi z večjimi telesi (*Tabanus*, *Haematopota*) pa ne (Krčmar in sod., 2011). Barvni vzorci fasetnih oči, ki so značilni za obade, včasih pomagajo pri identifikaciji, vendar hitro izginejo, ko se primerek posuši (Mullens, 2002). Ti vzorci so posledica ultrastrukturne sestave kornee (Bernard in Miller, 1968). Na glavi so prisotne še kratke, trodelne, naprej štrleče antene. (Watson, 2003; Squitier, 2014)

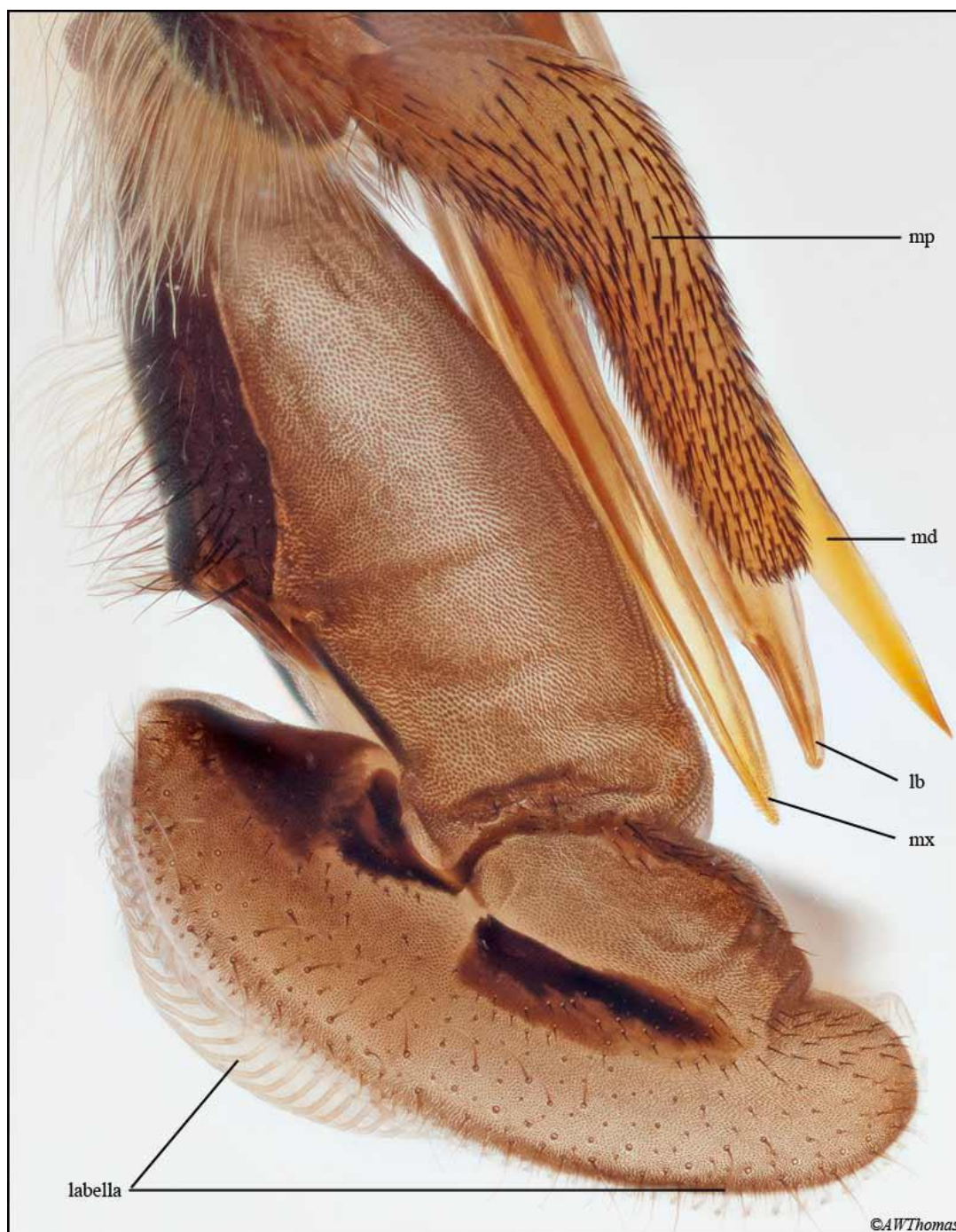


Slika 9: Shematski opis samice obada (Tabanidae). 1 – antena, 2 – sestavljeno oko, 3 – glava, 4 – notoplevralni režnji, 5 – oprsje, 6 – haltera, 7 – skutelum, 8 – 1. par nog, 9 – 2. par nog, 10 – 3. par nog, 11 – krilo, 12 – zadek (Prirejeno po Krčmar in sod., 2011)



Slika 10: Glava samice *Hybomitra affinis*. mp - maksilarna palpa; la- labellum; st – proboscis; an – antena; fa – fasetne oči; fr – frons (Prirejeno po: Thomas, 2012)

Obustni aparat sestavljajo proboscis ki združuje labium in para ostrih mandibul in maksil, par maksilarnih palpov in hipofarinks (Chvála in sod., 1972 cit. po Krčmar, Hackenberger in Hackenberger, 2011). Maksile in mandibule zarežejo v kožo pri hranjenju podobno kot škarje (Squitier, 2014). Obad nato izloči slino z antikoagulantni in s pomočjo mehkega labelluma srka kri s površine (Squitier, 2014), čemur pravimo telmofagija (Mullens, 2002). Samci, ki se ne hranijo s krvjo, imajo reducirane mandibule in tog hipofarinks (Mullens, 2002).



Slika 11: Obustni deli samice *Hybomitra affinis*. lb=labrum, mx =maxilla, md=mandibula, , mp=mandibularni palpi. (Vir: Thomas, 2012)

2.3.2 Biologija in ekologija

Obadi so holometabolne žuželke. Samice odlagajo jajca v velikih leglih (100-1000 jajčec) na vegetacijo ali druge objekte, ki ležijo nad vodo ali vlažno zemljo, saj larve po izleganju

potrebujejo za razvoj vodno ali vlažno okolje (Mullens, 2002; Strother, 1999). Po obdobju nenasitnega hranjenja z manjšimi nevretenčarji in včasih celo vretenčarji, ki lahko traja do tri leta, se zabubijo v bolj suhem substratu in se največ po treh tednih skozi hrbtno razpoko na bubi odrasle živali prebijejo na plano. Po nekaj urah sušenja so obadi že pripravljeni na vztrajen let in parjenje (Axtell, 1976; Strothel, 1999). Medtem ko stadij larve traja od nekaj mesecev do treh let (Strother, 1999; Axtell, 1976), odrasli obadi živijo 30-60 dni (Squitier, 2014).

Samci se prehranjujejo le z nektarjem, samice pa z nektarjem le občasno, saj vsaj za drugo in tretje odlaganje jajčec potrebujejo obrok krvi (Anthony in Jones, 1964). Kar nekaj vrst obadov pa je avtogenih, zato v prvem (tudi v drugem) gonotrofnem ciklu, pred prvim (in drugim) odlaganjem jajčec, ne potrebujejo obroka krvi (Lane, Anderson in Phillip, 1983; Doskočil in Chvála, 1974 cit. po Krčmar in Marić, 2010) in takrat ne iščejo žrtev.

Ker za svoj razvoj obadi nujno potrebujejo vlažno okolje in vodo ter obroke krvi, aktivno iščejo takšno okolje. Pri tem si pomagajo z vohom, zaznavanjem toplote (Allan, Day in Edman, 1987; Thorsteinson, 1957) in s polarizacijskim vidom (Horvath, 1995 in 1995b). Znano je, da od vonjav obade privlačijo substance, ki so prisotne v okolici večjih živali (Hall in Wall, 2004), saj so stranski produkti metabolnih procesov v urinu in izdihanemu zraku. To so ogljikov dioksid (CO₂) (Doskočil in Chvála, 1974 cit. po Krčmar in sod., 2006; Leprince, Hribar in Foil, 1994) oktenol (1-okten-3-ol) (French in Kline, 1989; Leprince, Hribar in Foil, 1994; Kristensen in Sommer, 2000) in amonijak (Hribar, Leprince in Foil, 1992; Leprince, Hribar in Foil, 1994; Kristensen in Sommer, 2000). Ker pa obadi za uspešen let potrebujejo višjo telesno temperaturo, bodo gostitelja prej napadli na odprtem in sončnem mestu, kot pa v hladnejši senci (Lehane 2005, po Blahó in sod. 2013).

3 METODE DELA

3.1 POLARIMETRIČNO SLIKANJE VZORCEV KRZNA

Za potrebe primerjave različnih tipov krzna, smo si iz ZOO Ljubljana izposodili vzorce devetih živali. Z izjemo vzorca kožuha volka in jazbeca, vsi ostali vzorci krzna pripadajo živalim iz skupine sodoprstih kopitarjev. Vzorci so bili izbrani glede na jakost polarizacije ob sončnem vremenu, ob pogledu skozi polarizacijski filter. Na žalost dostopa do vzorcev krzna lihoprstih kopitarjev ob času nismo imeli.

Seznam živali, iz katerih izhajajo vzorci krzna:

Zveri:

Sivi volk (*Canis lupus*)

Navadni jazbec (*Meles meles*)

Sodoprsti kopitarji:

Divja svinja (*Sus scrofa*)

Damjak (*Dama dama*)

Srna (*Capreolus capreolus*)

Navadni jelen (*Cervus elaphus*)

Gams (*Rupicapra rupicapra*)

Muflon (*Ovis ammon musimon*)

Rotschildova žirafa (*Giraffa camelopardis rotschildi*)

Vsi vzorci krzna so bili pravokotne oblike, velikosti približno A4 formata ($\sim 300 \times 200$ mm).

Slikanje vzorcev krzna smo izvedli v dveh terminih, v zatemnjenem laboratoriju, kjer je bila glavni vir svetlobe 150 W ksenonska obločna žarnica (XBO, Osram, Nemčija). Obakrat smo poizkus pripravili podobno: svetlobo smo s pomočjo tekočinskega optičnega vodnika s kvarčnimi okenci (77556, Newport, ZDA) usmerili na vzorec na mizici, ki je bila ves čas na fiksni višini. Vpadni kot svetlobe smo nastavili z goniometrom, izdelanim v delavnici Univerze v Groningenu, tako da smo s priročnim polarizacijskim filtrom na pogled maksimizirali stopnjo polarizacije odboja s krzna. Sistem za polarimetrično slikanje je bil sestavljen iz monokromatske kamere s širokopasovno občutljivostjo (300-1000 nm; BFLY-PGE-09S2M-CS, Point Grey, Kanada), akromatske leče za bližnji UV ($D=12.5$ mm, $f=25$ mm; Edmund Optics, Vel. Britanija), nameščene v helikoidu (SM1NR05, Thorlabs, Nemčija), serije štirih pasovnih filtrov (širina 40 nm, osrednje valovne dolžine 360 nm, 450 nm, 525 nm, 600 nm; Techspec, Edmund Optics, Vel. Britanija), nameščenih v motoriziranem filtrskem kolesu (Thorlabs, Nemčija) in iz širokopasovnega polarizacijskega filtra (OUV2500; Knight Optical, Vel. Britanija), nameščenega v motoriziranem rotatorju (Qioptiq, Nemčija). Sistem je bil avtomatiziran s pomočjo mikrokontrolerja Arduino Due (Arduino, Italija). Slike smo zajemali s programom Flycapture (Point Grey, Kanada). Polarimetrična kamera je bila nameščena na fotografskem trinožniku, 49 cm dvignjena nad mizico z vzorcem, objektiv pa je bil od vzorca oddaljen ~ 100 cm.

Vsak vzorec krzna smo slikali s štirimi filtri (360 nm, 450 nm, 525 nm, 600 nm, pasovna širina vseh filtrov 40 nm) in brez filtra (bela svetloba). Za vsak barvni filter smo posneli 6 slik z različnimi orientacijami polarizacijskega filtra med 0 in 150° v korakih po 30° . Skupno smo za en vzorec torej posneli 30 slik s 16-bitno globino.

Vse slike smo numerično obdelali v orodju Polar, ki ga je v programskem okolju Matlab (Mathworks, ZDA) izdelal prof. Marko Kreft. Program izmeri povprečne jakosti skupin izbranih pikslov na sekvenci šestih slik. Iz jakosti potem izračuna razmerja med jakostmi istih pikslov v parih slik z 90° razlikami v rotaciji polarizatorja. Sekvenci razmerjih program prilagodi parametre sinusne funkcije ter vrne njene amplitudo ($\gg \text{sineamp} \ll$),

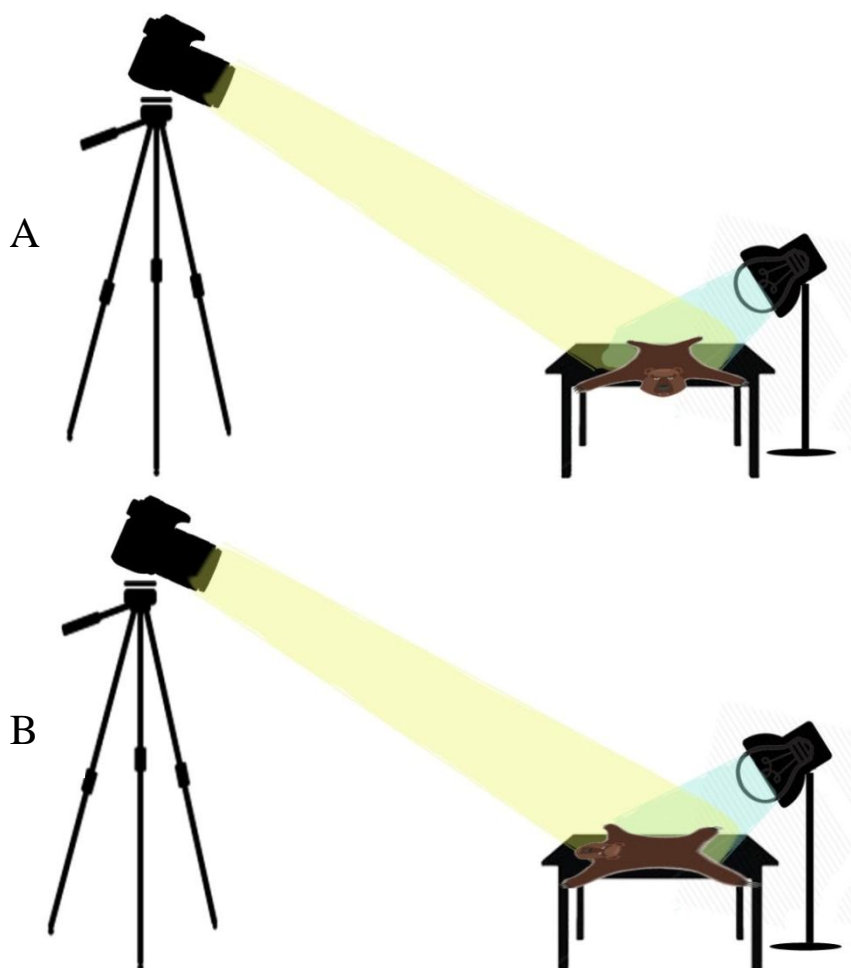
odmik (»offset«), srednjo vrednost (»mean intensity«) in fazo. Na sliki smo izbrali 4 območja meritev (ROI, regions of interest), na pogled enako osvetljene, v tarčnem območju slike, kjer je bila jakost odboja svetlobe najmočnejša.

V orodju Excel smo nato podatke uredili in s pomočjo formule

$$p = \frac{2 \times \text{sine amp}}{(\text{sine amp} + \text{mean intensity})} \quad \dots (2)$$

za vsako točko izračunali delež polarizirane svetlobe (p). Deleže smo prikazali na stolpičnem grafu za vsak barvni filter.

3.1.1 Slikanje vzorcev s prečno in vzdolžno postavitvijo

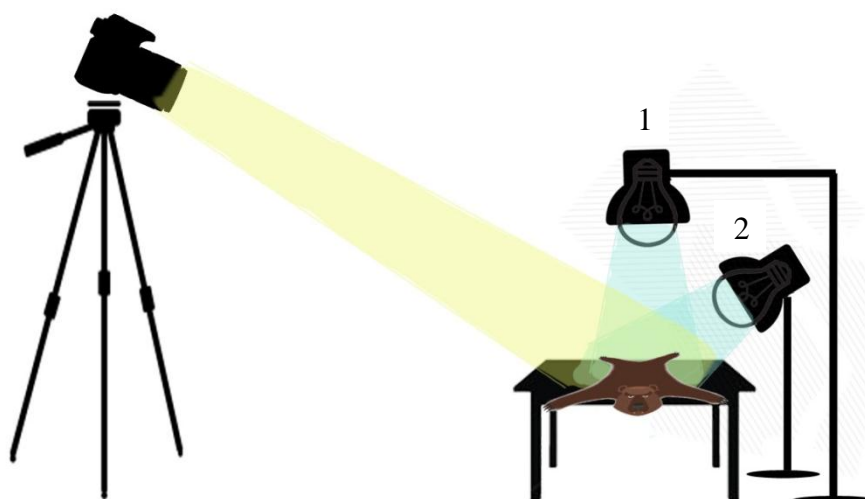


Slika 12: Skica vzdolžnega (A) in prečnega (B) slikanja krzen v laboratoriju.

Ksenonsko luč smo usmerili na mizico z vzorcem pod t.im. Brewstrovim kotom, ki je proizvedel maksimalno polariziran odboj. Vzorec krzna smo nato obračali v dva položaja: (1) tako da je svetloba padala vzdolžno glede na rast dlak ali (2) prečno. Pričakovali smo, da bo stopnja polarizacije različna in odvisna od smeri rast dlak glede na vir svetlobe.

3.1.2 Slikanje vzorcev z dvojno osvetlitvijo

Snop ksenonske luči smo razdelili v dva snopa: (1) snop iz normale na mizico z vzorcem in (2) snop, ki je padal na mizico pod Brewstrovim kotom. Snopa sta se na vzorcu prekrivala. Orientacija vzorca krzna je bila vzdolžna glede na vir svetlobe (2).



Slika 13: Skica slikanja krzen z dvojno osvetlitvijo.

3.2 REFLEKTANCE KOŽUHOV

Reflektance kožuhov smo merili s spektrofotometrom Flame (Ocean Optics, ZDA), ki je bil preko 200 μm kvarčnega vlakna (Ocean Optics, ZDA) povezan z integracijsko sfero (ISP-R, Ocean Optics, ZDA). Vir svetlobe je bila 150 W ksenonska obročna žarnica (XBO, Osram, Nemčija). Za referenco smo uporabili ploščico iz Spectralona (Ocean Optics, ZDA). Podatke smo obdelali v programu Prism 4.0 (GraphPad, ZDA).

3.3 SLIKANJE ŽIVALI NA PROSTEM

Živali na prostem smo slikali dvakrat. Prvič 26. 10. 2015 v okolici Prestranka pri Postojni, kjer smo uspešno slikali 2 konja, črnega in belega, in drugič, v začetku aprila 2016 v ZOO Ljubljana, kjer sta bili objekt slikanja zebri.

Za slikanje smo uporabili enako polarimetrično kamero kot za slikanje vzorcev krzna, slike smo obdelali na enak način v programu Polar, vir svetlobe pa je bila sončna svetloba.

3.4 SLIKANJE DLAKE Z VRSTIČNIM ELEKTRONSKIM MIKROSKOPOM

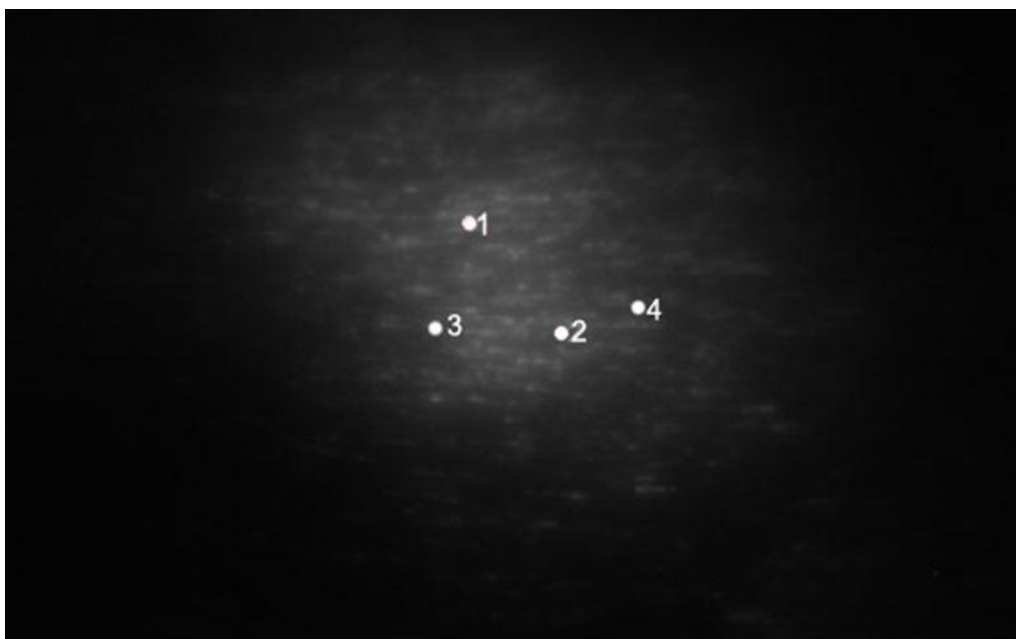
Za slikanje dlak z vrstičnim elektronskim mikroskopom smo se odločili, ker nas je zanimalo, ali struktura povrhnjice dlake različnih živali sovпада s stopnjo polarizacije dlake. Analizirali smo krzna z maksimalno in minimalno stopnjo polarizacije: damjaka in volka.

Slikanje smo opravili z vrstičnim elektronskim mikroskopom JSM-7500F (Jeol, Japonska) s prijazno pomočjo prof. Kazimirja Drašlarja.

4 REZULTATI

4.1 POLARIMETRIČNO SLIKANJE VZORCEV KRZNAV LABORATORIJU

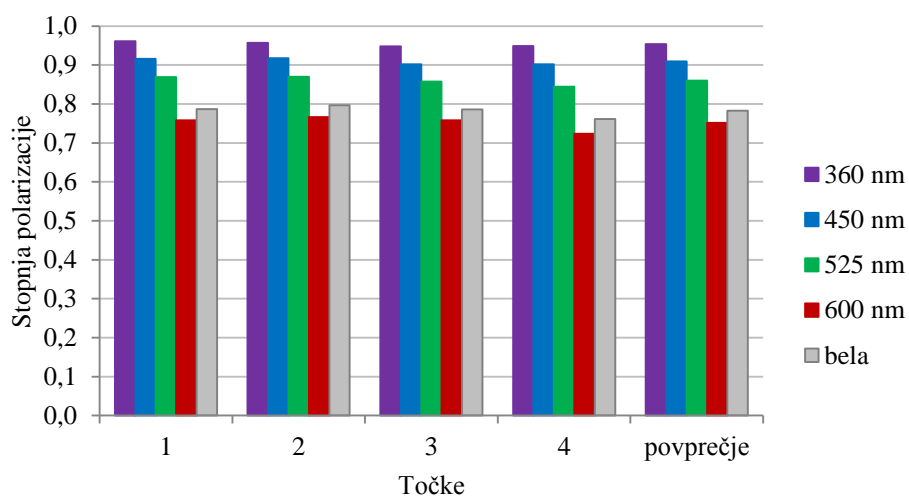
4.1.1 Slikanje vzorcev s prečno in vzdolžno postavitvijo



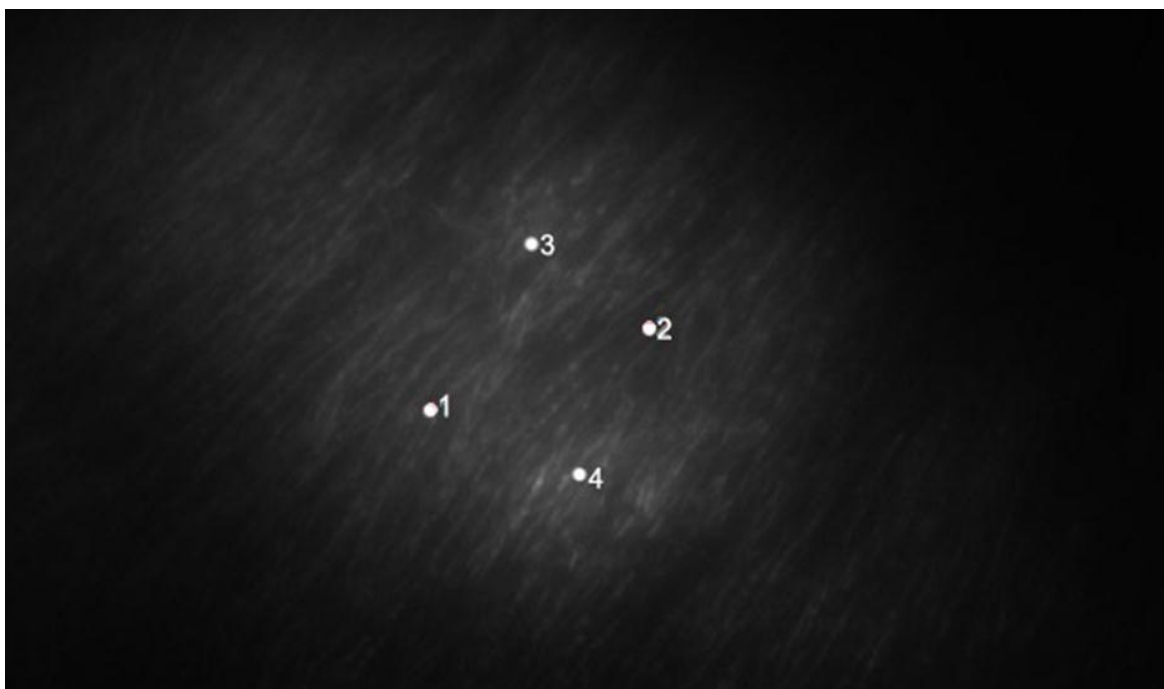
Slika 14: Vzorec krzna »damjak-prečno«, dlake rastejo prečno glede na vir svetlobe. Slika v UV delu spektra.

Preglednica 1: Vzorec krzna damjak-prečno. Prikazana je stopnja polarizacije izbranih področij 1-4 na sliki 14 v odvisnosti od valovne dolžine (360-600 nm; bela je slika brez filtrov).

	360 nm	450 nm	525 nm	600 nm	bela
1	0,96081	0,91579	0,86868	0,75806	0,78664
2	0,95670	0,91729	0,86953	0,76639	0,79668
3	0,94779	0,90162	0,85755	0,75783	0,78624
4	0,94873	0,90197	0,84453	0,72315	0,76165
povprečje	0,953505	0,909168	0,860071	0,751355	0,7828



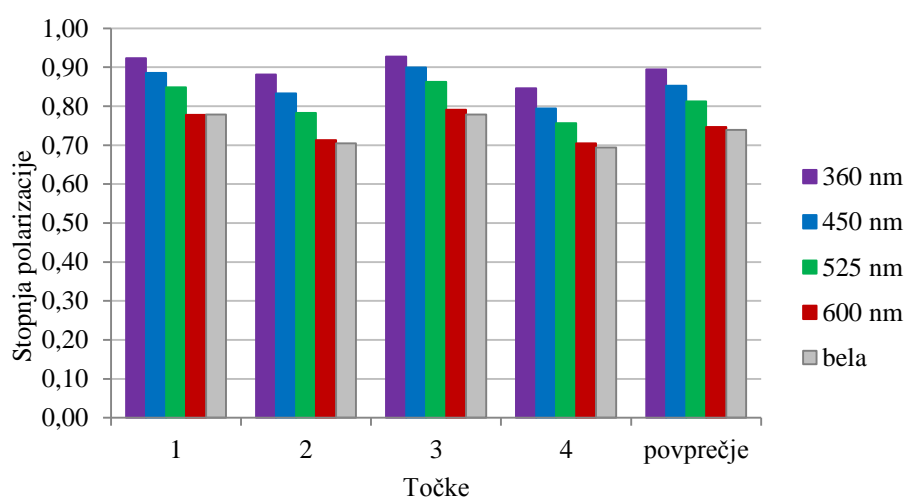
Slika 15: Stopnja polarizacije odboja z vzorca krzna damjaka – prečno.



Slika 16: Vzorec krzna »damjak – vzdolžno«. Dlake izraščajo vzdolžno glede na vir svetlobe

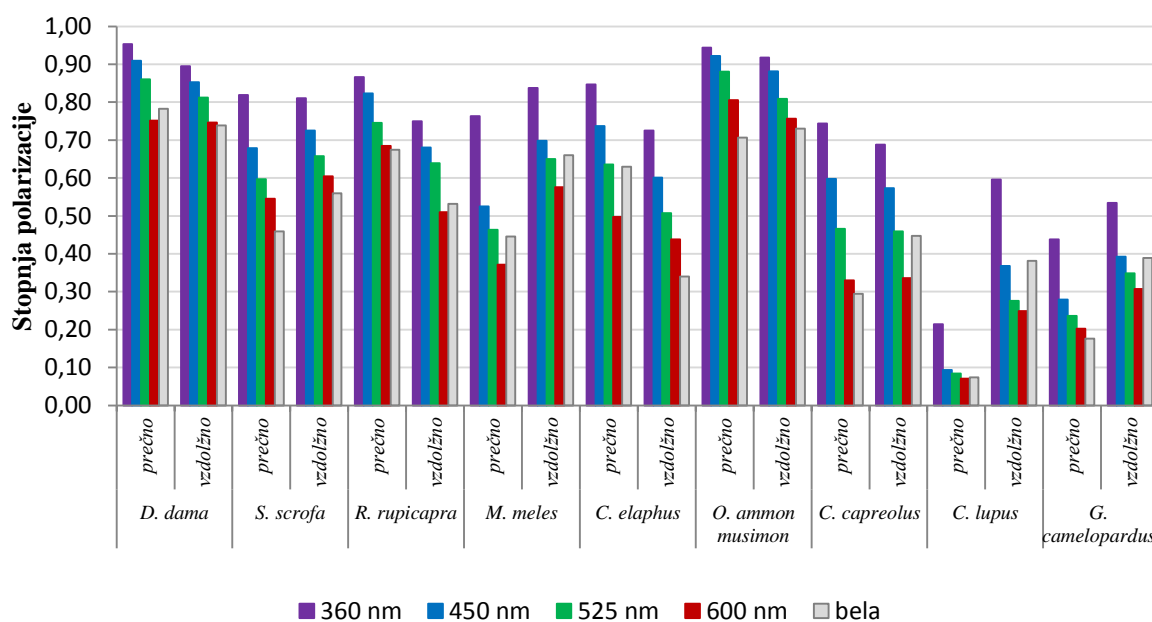
Preglednica 2: Vzorec krzna damjak – vzdolžno. Prikazana je stopnja polarizacije izbranih področij 1-4 na sliki 16 v odvisnosti od valovne dolžine (360-600 nm; bela je slika brez filtrov)

	360 nm	450 nm	525 nm	600 nm	bela
1	0,92330	0,88510	0,84844	0,77809	0,77824
2	0,88171	0,83265	0,78285	0,71291	0,70437
3	0,92750	0,89968	0,86244	0,79071	0,77874
4	0,84584	0,79383	0,75610	0,70474	0,69414
povprečje	0,89459	0,852813	0,812459	0,746612	0,738871



Slika 17: Stopnja polarizacije odboja z vzorca krzna »damjak – vzdolžno«.

Na enak način so bili obdelani vsi vzorci krzna. Njihovo stopnjo polarizacije prikazujemo v skupnem grafu (Slika 18).



Slika 18: Primerjava stopnje polarizacije pri dveh postavitvah vzorca krzna (prečno ali vzdolžno) glede na vir svetlobe, v različnih delih svetlobnega spektra, na krznih različnih živali.

Ugotovili smo, da stopnja polarizacije pri vseh vzorcih pada z naraščajočo valovno dolžino svetlobe in je najvišja v UV delu spektra (360 nm), najnižja pa v rdečem (600 nm). Stopnja polarizacije, merjena brez barvnega filtra, zajema tudi valovne dolžine med 620 in 1000 nm (rdeča barva in bližnji IR), zato jo je zaradi kumulativnega efekta težko opredeliti.

Maksimalna razlika med skrajnima deloma spektra je 0,41 pri vzorcu *C. capreolus* - prečno, minimalna pa 0,14 pri vzorcu *O. ammon musimon* – prečno. Maksimalna razlika med sosednjima spektralnima pasovoma je 0,24 med valovnima dolžinama 360 nm in 450 nm pri vzorcu *M. meles* – prečno, minimalna pa 0,009 med valovnima dolžinama 450 nm in 525 nm pri vzorcu *C. lupus* – prečno.

Razen pri jazbecu, volku in žirafi, je dlaka vedno močnejše polarizirala svetlobo, ko je vir svetlobe nanjo pada v položaju prečno.

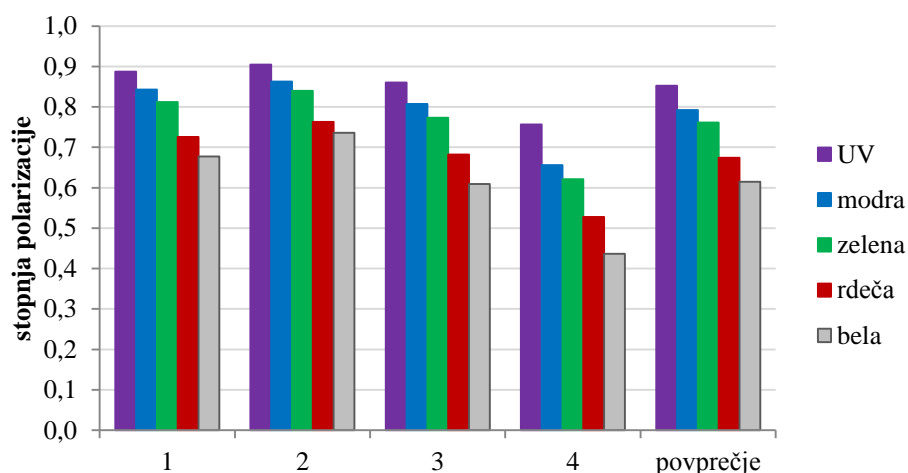
4.1.2 Slikanje vzorcev z dvojno osvetlitvijo



Slika 19: Vzorec krzna damjaka z dvojno osvetlitvijo, slikan v UV delu spektra.

Preglednica 3: Vrednosti stopnje linearne polarizacije pri dvojni osvetlitvi krzna damjaka. Prikazana je stopnja polarizacije izbranih področij 1-4 na sliki 19 v odvisnosti od valovne dolžine (360-600 nm; bela je slika brez filtrov).

	360 nm	450 nm	525 nm	600 nm	bela
1	0,88701	0,84250	0,81231	0,72551	0,67760
2	0,90449	0,86294	0,83963	0,76249	0,73607
3	0,86050	0,80691	0,77302	0,68225	0,60902
4	0,75616	0,65572	0,62105	0,52780	0,43613
povprečje	0,852041	0,792017	0,761503	0,674514	0,614706

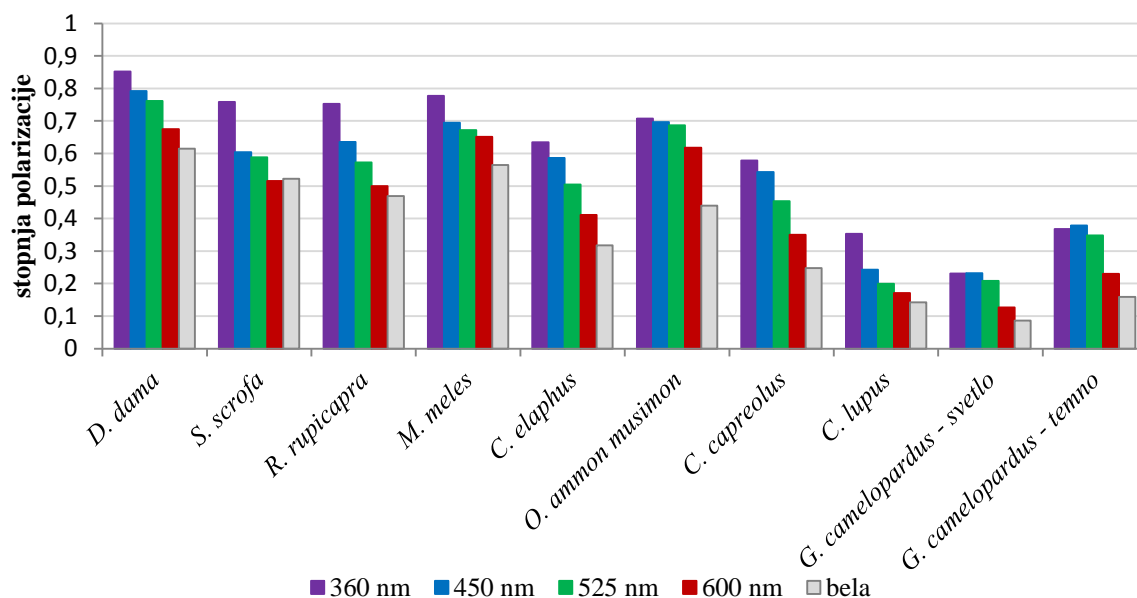


Slika 20: Stopnja polarizacije odboja z vzorca krzna damjaka ob dvojni osvetlitvi.

Vse vzorce krzna smo slikali in obdelali na enak način. Primerjalni podatki so prikazani v spodnjem grafu (Slika 21). Stopnja polarizacije svetlobe, odbite z vzorcev krzna volka in žirafe, je bila tudi v tem primeru najnižja.

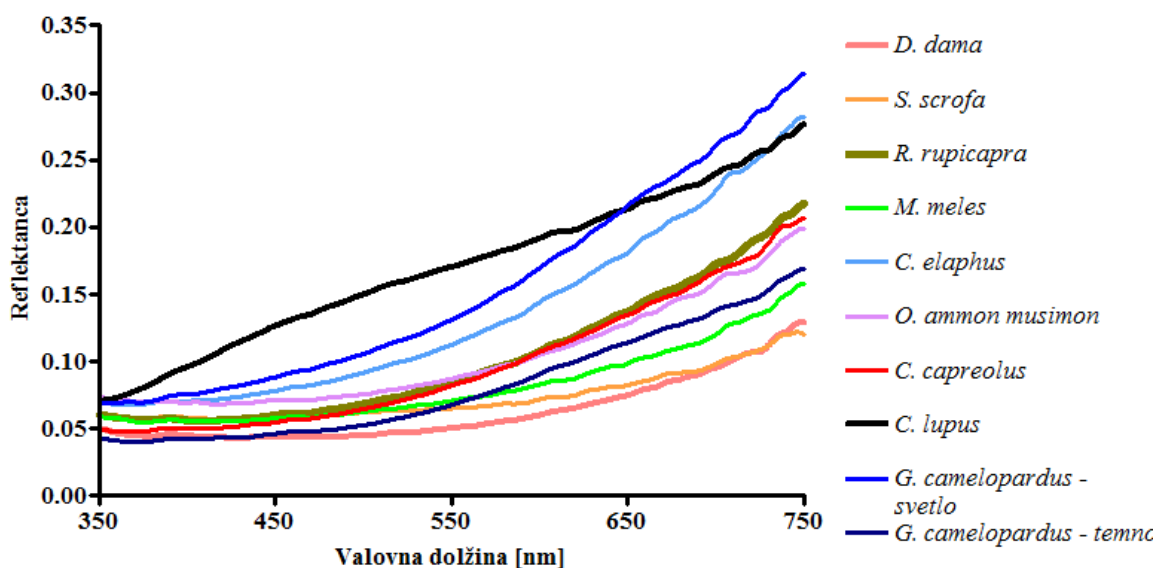
Tudi ob dvojni osvetlitvi je stopnja polarizacije najvišja v UV območju valovne dolžine, vendar pa je od izmerjene stopnje polarizacije pri enojni osvetlitvi na splošno nižja za 10 ali več odstotnih točk. Največja razlika se pokaže pri muflonu, pri katerem je v primeru enojne osvetlitve v obeh primerih (prečno in vzdolžno) stopnja polarizacije presegla 0,9, pri dvojni pa komaj preseže vrednost 0,7.

Vzorec žirafe smo obdelali dvakrat, stopnjo polarizacije smo izmerili na svetlih lisah in nato še na temnih progah. Ker smo imeli na voljo samo krzno izjemno mlade žirafe, Rothschildove žirafe pa s starostjo potemniijo, lahko predpostavimo, da se s starostjo stopnja polarizacije tako svetlih kot temnih delov krzna veča.



Slika 21: Primerjava stopnje polarizacije odboja z vseh vzorcev krzna ob dvojni osvetlitvi.

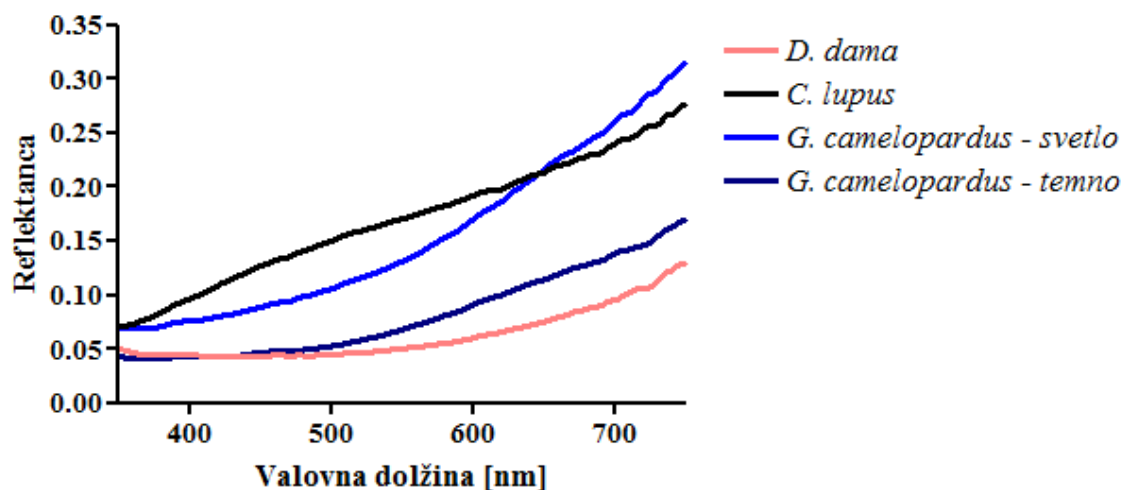
4.2 REFLEKTANCA KRZNA



Slika 22: Reflektance vzorcev krzna

Stopnja polarizacije odbite svetlobe je obratno sorazmerna deležu difuzno sipane svetlobe v celotnem svetlobnem odboju. Zato temna krzna proizvajajo odboj z visoko, svetla pa z nizko stopnjo polarizacije. Da bi kvantitativno opredelili razlike v stopnji polarizacije različnih krzen, smo s spektrofotometrom in integracijsko sfero izmerili celotno

reflektanco vzorcev, ki obsega tako difuzno sipano svetlobo, kot tudi zrcalasto odbito polarizirano svetlobo.



Slika 23: Primerjava minimalnih in maksimalnih reflektanc krzen damjaka in volka (damjakovo krzno najbolj polarizira svetlobo, volkovo pa najmanj), ter obeh vzorcev žirafe.

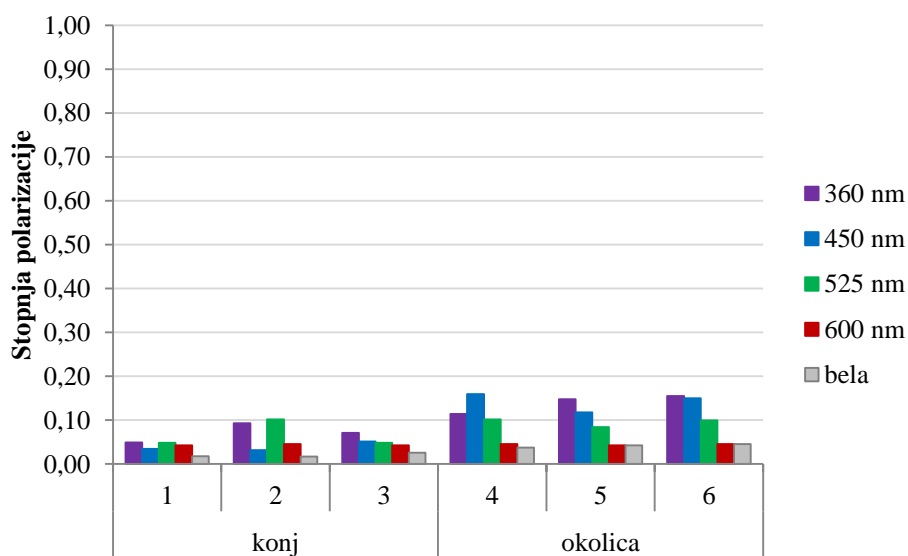
Krzni volka in žirafe (svetel del) imata v celem spektru najvišji reflektanci. Reflektanca krzna volka edina narašča že nad 400 nm.

4.3 SLIKANJE ŽIVALI NA PROSTEM

Na prostem smo uspešno slikali dva konja. Slikali smo 25. 10. 2015 ob 13. uri. Ker nas je zanimala razlika med polarizacijo konj in okolice ter tudi med polarizacijo različnih barv dlake, smo si za objekta izbrali belega in črnega konja, ki sta se pasla v neposredni bližini. Živali sta se zelo malo premikali, tako da smo minimizirali artefakt, ki proizvede lažen polarizacijski signal na sliki zaradi premikov objektov v sekvenci slik.

Preglednica 4: Vrednosti stopnje polarizacije pri slikanju belega konja. Točke 1, 2 in 3 so bile izbrane na različnih delih konja, točke 4, 5 in 6 pa v bližnji in daljni okolici.

		360 nm	450 nm	525 nm	600 nm	bela
konj	1	0,04903	0,03423	0,04816	0,04250	0,01778
	2	0,09300	0,03178	0,10137	0,04573	0,01685
	3	0,07104	0,05145	0,04816	0,04250	0,02604
okolica	4	0,11378	0,15950	0,10137	0,04573	0,03713
	5	0,14742	0,11783	0,08421	0,04250	0,04250
	6	0,15467	0,14989	0,09945	0,04573	0,04573



Slika 24: Stopnja polarizacije belega konja v primerjavi z njegovo okolico.



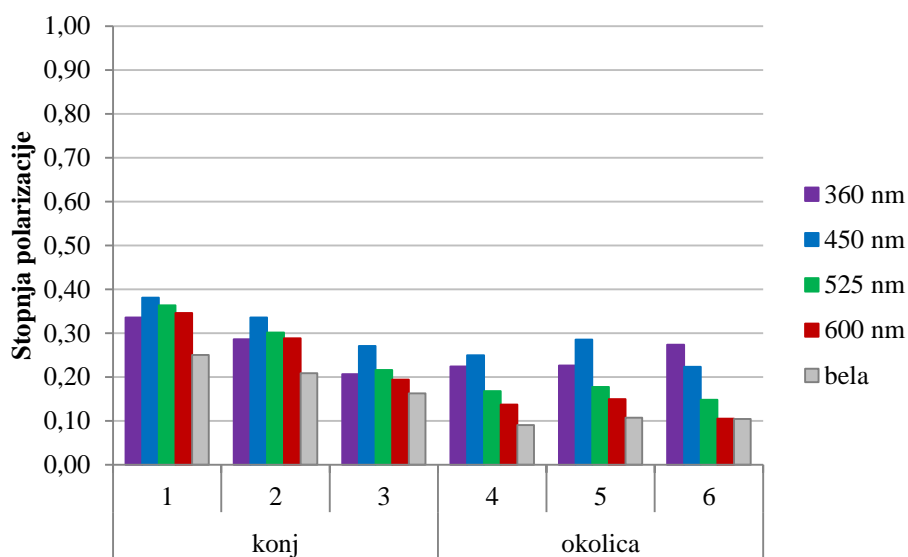
Slika 25: Merilne točke, izbrane na belem konju in v njegovi okolici.

Iz grafa lahko razberemo, da je stopnja polarizacije v točkah 1, 2 in 3 manjša, kot je stopnja polarizacije točk v konjevi okolici (4, 5, 6). Stopnja polarizacije konja je v vseh treh točkah zelo nizka, skladno s predhodnimi ugotovitvami, da bela barva, tudi če je objekt gladek in svetleč, najslabše, oz. zelo slabo polarizira svetlobo. Kljub temu je bila stopnja polarizacije tudi v tem primeru najvišja v UV delu spektra.

Opazna je tudi razlika med stopnjama polarizacije konja in okolice, saj je vegetacija v okolici bolj polarizirana, kot svetloba, odbita od konja.

Preglednica 5: Vrednosti stopnje polarizacije pri slikanju črnega konja. Točke 1, 2 in 3 so bile izbrane na različnih delih konja, točke 4, 5 in 6 pa v bližnji in daljni okolici.

		360 nm	450 nm	525 nm	600 nm	bela
konj	1	0,33607	0,38136	0,36344	0,34580	0,25050
	2	0,28632	0,33586	0,30150	0,28841	0,20883
	3	0,20687	0,27096	0,21590	0,19407	0,16286
okolica	4	0,22449	0,25003	0,16802	0,13761	0,09055
	5	0,22624	0,28527	0,17742	0,14975	0,10774
	6	0,27357	0,22324	0,14808	0,10496	0,10473



Slika 26: Stopnja polarizacije črnega konja v primerjavi z njegovo okolico.



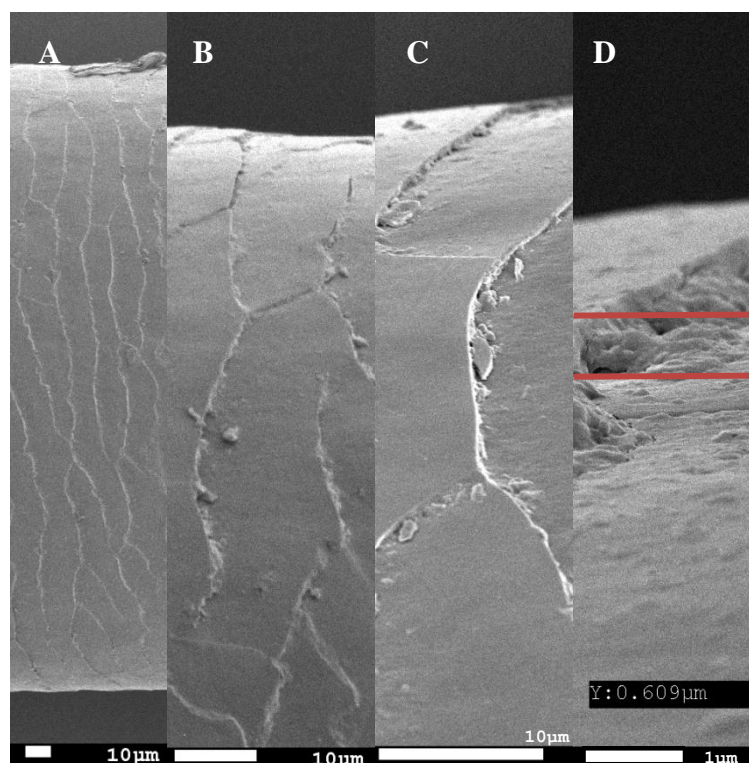
Slika 27: Merilne točke izbrane na črnem konju in v njegovi okolici.

Stopnja polarizacije črnega konja je bila višja od stopnje polarizacije njegove okolice. Točka 3 je bila namerno izbrana na delu telesa, ki se ob pregledu slik za golo oko ni zelo spreminjal. Ta točka (3) ima stopnjo polarizacije primerljivo s stopnjo polarizacije okolice.

Za razliko od stopnje polarizacije belega konja, je pri črnem konju opaziti, da dlaka najbolj polarizira svetlobo v modrem delu spektra. V točkah z višjo stopnjo polarizacije, je stopnja polarizacije v UV celo nižja od stopnje v rdečem. Tudi dve točki v okolici imata stopnjo polarizacije nižjo v UV kot v modrem, vendar je stopnja polarizacije v rdečem še vedno nižja od stopnje v modrem in UV.

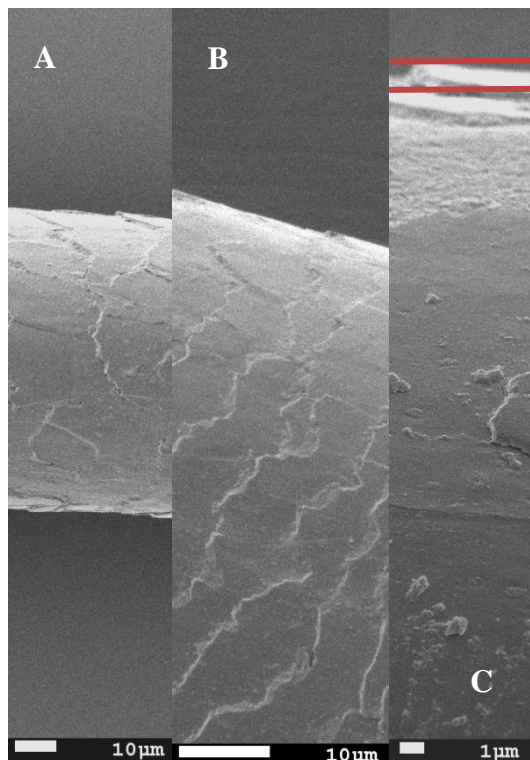
Slikanje, izvedeno v začetku aprila v ZOO Ljubljana, je bilo neuspešno. Kljub temu, da smo slikali tik pred olistanjem dreves, sta se zebri zadrževali v predelu ograde, ki je v senci bližnjih iglavcev in pod streho krmilnika. Občasno je bil del zebre sicer izpostavljen neposredni sončni svetlobi, vendar premalo časa in s preveč premikanja, da bi lahko uspešno izvedli celotno serijo slikanja (5 barvnih filtrov s po 6 koti polarizacije) in z ne več kot minimalnimi korekcijami s spreminjanjem točk dobili uporabne rezultate.

4.4 SLIKANJE DLAKE Z VRSTIČNIM ELEKTRONSKIM MIKROSKOPOM



Slika 28: Površina dlake damjaka, slikana s SEM. Na desni sliki je z rdečima vzporednicama označena razdalja med dvema kolagenskima luskama, 609 nm. Povečave si sledijo od leve proti desni: (A) 300× (B) 1000× (C) 2000× (D) 12 000× Merilo 10 µm.

Kot je razvidno iz slike 28, so kolagenske luske dlake damjaka strešasto naložene ena na drugo, z izmerjeno debelino luske 609 nm.



Slika 29: Površina dlake volka, slikana s SEM. Na desni sliki je z rdečima vzporednicama označena razdalja med dvema kolagenskima luskama, pribl. 1000 nm. Povečave si sledijo od leve proti desni: (A) x500 (B) x1100 (C) x3000. Merilo, 10 μm

Dlaka volka je prekrita z manjšimi in nekoliko debelejšimi luskami, ki so tudi drugačne oblike, kot pri dlaki damjaka, vendar še vedno plosko strešasto naložene na povrhnjico. V obeh primerih, pri volku in pri damjaku, so luske predebele (debelina luske je mnogo večja od polovice ali četrte valovne dolžine vidne ali UV svetlobe), da bi lahko proizvedle strukturno barvo.

5 RAZPRAVA IN SKLEPI

5.1 RAZPRAVA

Ljudje že od nekdaj uporabljajo živalsko krzno zaradi njegove toplotne izolativnosti. Kasneje je postalo tudi statusni simbol, še posebej kadar je šlo za eksotične in redke vrste z izrazitimi in zanimivimi barvami in vzorci, ki pa niso brez vloge, saj imajo barvni vzorci fiziološke in ekološke posledice za živali.

Izbrana živalska krzna, z izjemo žirafinega, pripadajo predvsem živalim, ki živijo na območju Slovenije. Barve vzorcev krzna na splošno, z izjemo krzna volka in jazbeca, lahko grobo uvrstimo v skupino rjavih barv ter njenih različic in podtonov. Krzni volka in jazbeca sta bili različnih sivih odtenkov, na žirafinem pa je opaziti značilen vzorec temnih večkotnikov, ki so med seboj ločeni s svetlimi progami, oker barve.

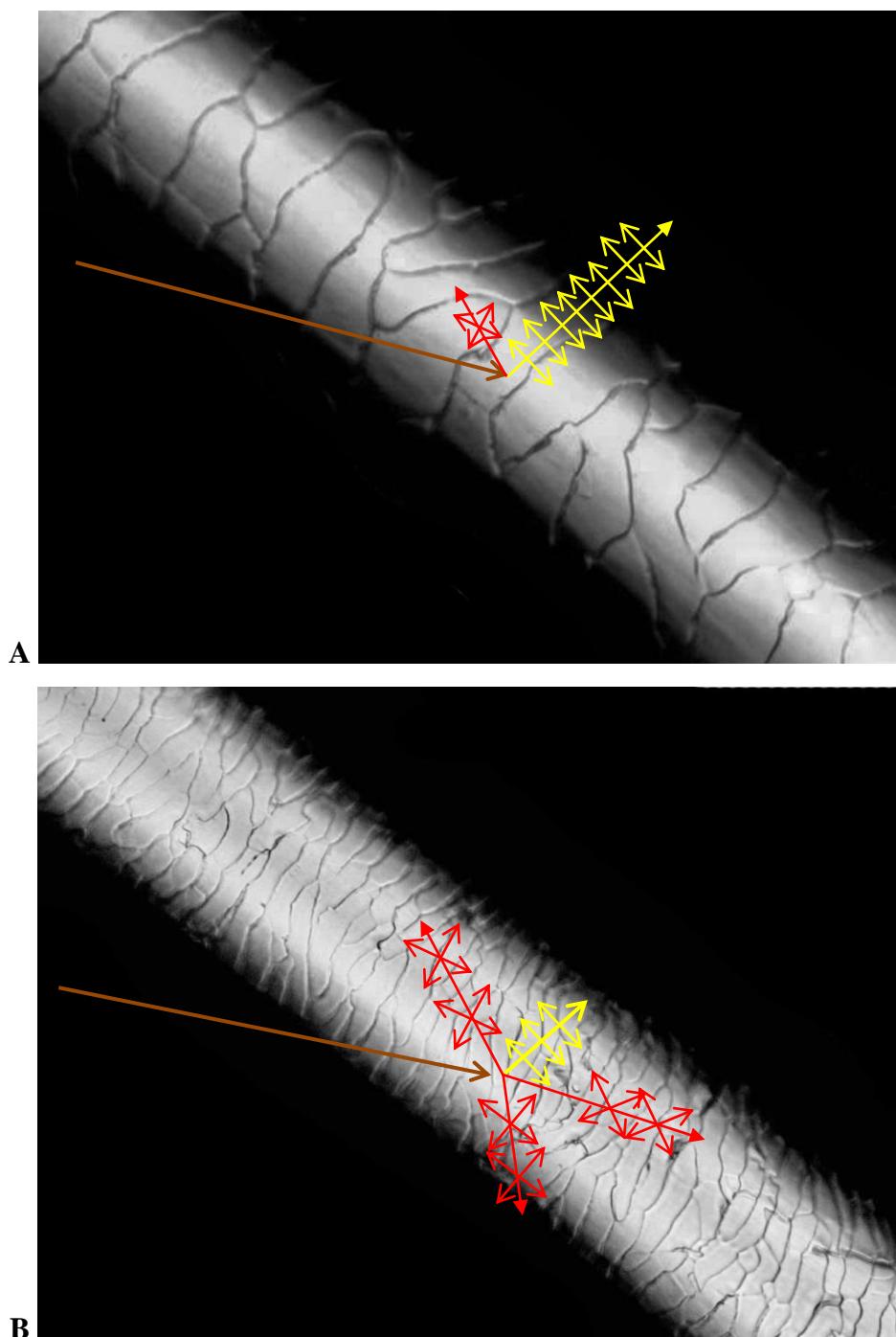
Razen v Arktičnih območjih, je bela barva krzna iz naravnih okolij z naravnim odbiranjem večinoma zaradi predacije (Tressider, 2005 cit. po Horvath 2010) in večje občutljivosti nezaščitene kože pred sončno radiacijo izločena, (Pielberg in sod., 2008). Bele barve so pogosto tudi domače živali, ker je človek, v glavnem iz estetskih razlogov, umetno vzredil živali bele barve (Pielberg in sod., 2008). Vendar pa ima bela barva kožuha, kot je pokazal Horváth (2010), tudi določene prednosti, ko imamo v mislih zaščito pred obadi in morebiti drugimi organizmi, ki polarizacijo telesne površine uporabljajo za detekcijo gostitelja.

Ker so bili naši vzorci kožuhov strojeni, smo se preko ustnih virov (Kovač, 2016) pozanimali, kako strojenje vpliva na dlako. Strojenje je namenjeno preparaciji kože v stalno obliko, preparati, ki vplivajo na dlako, pa se uporabljajo v prvi stopnji preparacije, ko se z močnimi detergenti in mehanskim pranjem odstrani maščobe podkožja ter maščobe in loj, ki prekrivajo dlake. V nadaljnjem postopku se z močnimi kislinami (mravljično in žvepleno) in kovinskimi solmi (aluminijevo in kromovo) na beljakovine v koži veže ione, ki omogočijo, da beljakovine prevzamejo trdno obliko in koža postane usnje, ki se v normalnih razmerah ne razkrajajo. pH usnja se nevtralizira s sodo bikarbono ali drugimi bazami. S posebnimi maščobami nato usnju povrnejo prožnost, odvečno maščobo pa se

ponovno spere s topili. Postopek za strojenje kože ni samo en, temveč ga izberejo na podlagi tipa surove kože in z mislimi na uporabo končnega izdelka. Ustni vir meni, da ti postopki v veliki meri ne vplivajo na strukturo dlake in njene pigmente. Seveda smo kljub temu prepričani, da bo naše rezultate potrebno ovrednotiti s pomočjo meritev na kožuhu živih živali.

Dlake krzen so se med seboj razlikovale kvalitativno, po barvi in na otip. Medtem ko je bila dlaka damjaka na otip svilnata, je dlaka jelena po strukturi in otipu spominjala na predpražnik. Volčje krzno je bilo sicer mehko, vendar dlake niso imele natančne ureditve (počesanosti). Zaradi nezanesljivosti subjektivne ocene, smo naredili še mikroskopske slike.

Mikroskopska slika najbolj in najmanj polarizirajoče dlake razkriva enega izmed razlogov za veliko razliko v stopnji polarizacije v enakih razmerah. Opazili smo, da je površina dlake volka bolj fragmentirana od površine dlake damjaka. Na bolj fragmentirani površini je pri odboju svetlobe razmerje med difuzno sipano in zrcalasto odbito svetlobo v prid prvega, zato je stopnja polarizacije nižja, kot pri manj fragmentirani površini. Pri bolj fragmentirani površini so koti odbojev različni. Zato je razumljivo, da je stopnja polarizacije pri volku na splošno nižja od stopnje polarizacije damjaka.



Slika 30: Grafično prikazana odboja svetlobe z grobo luskaste dlake (A) in fino luskaste dlake (B). Snop vpadnega žarka (tjava puščica) se v obeh primerih odbije tako zrcalno (rumena puščica) kot difuzno (rdeče puščice). Razlika je v razmerju med difuznim in zrcalnim odbojem, ki je pri grobo luskasti dlaki (A) v prid zrcalnemu odboju, pri fino luskasti dlaki (B) pa v prid difuznemu odboju.

Optične lastnosti sesalske dlake zelo verjetno izhajajo tudi iz njene slojevite zgradbe. Dlaka je slojevita, zgrajena najmanj iz skorje, sredice (korteksa in medule) in povrhnjice.

V tej strukturi se svetloba uklanja na mejah med plastmi z različnimi lomnimi količniki. To je ugotovil Yan (2015), ki je poznavanje optičnih lastnosti slojev dlake uspešno uporabil pri računalniškem modeliranju živalskega krzna za potrebe virtualnega prikaza zveri.

Bolj natančna analiza strukture dlak bi nam lahko razkrila fizikalne razloge za lom svetlobe in posledice strukture za polarizacijski odboj. Prav tako bi morali direktno primerjati nestrojene kožuha in krzno iste vrste živali, da bi lahko ovrednotili vpliv olj in loja, ki so prisotni na dlakah pri večini sesalcev. Poleg olja in loja so na kožuhu živih živali pogosto prisotni tudi razni prašni delci in druge nečistoče, ki bi lahko vplivale na razmerje med difuzno in zrcalno odbito svetlobo od dlake.

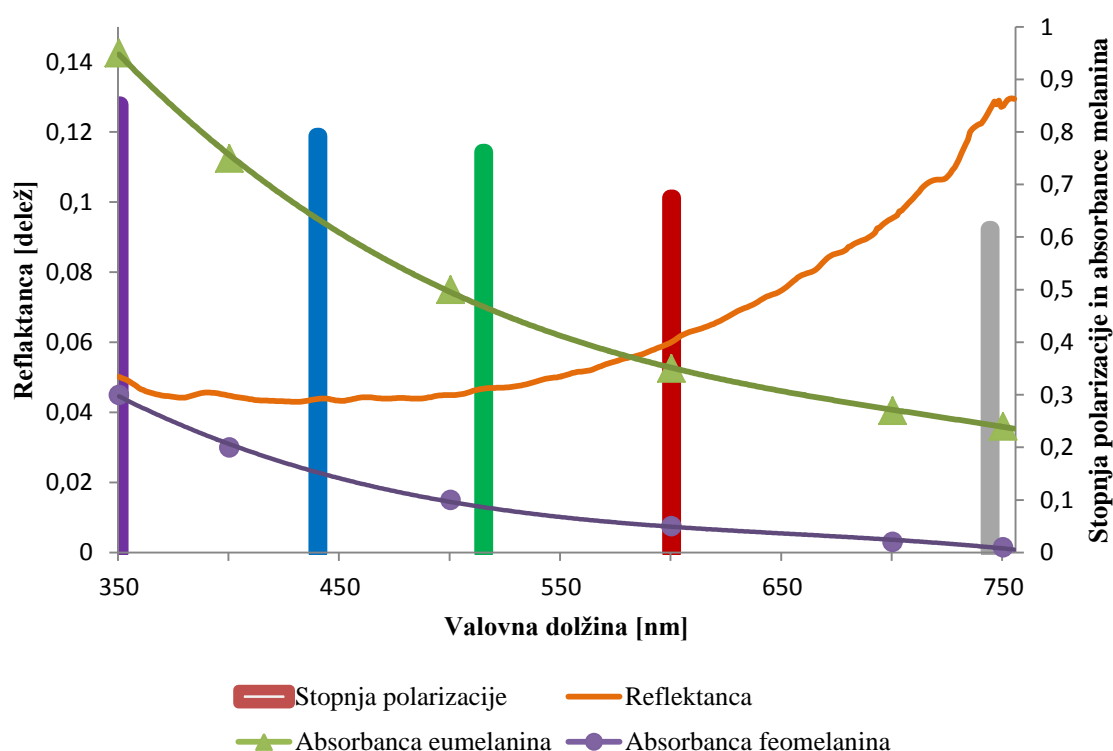
Pri vseh metodah preučevanja dlake in okolice, pri katerih smo numerično analizirali slike, posnete z različnimi barvnimi filtri, smo ugotovili, da je stopnja linearne polarizacije odboja različna v različnih delih spektra. Večinoma je najvišja v UV spektru (pri 360 nm) in najnižja v rdečem spektru (600 nm). Kadar smo živali slikali brez filtra, smo to označili kot "bel" filter.

Na splošno torej velja, da je stopnja polarizacije obratno sorazmerna valovni dolžini. Razlike v stopnji polarizacije med različnimi deli spektra pa so odvisne od barve in zgoraj omenjenih strukturnih lastnosti dlake, ki pa jih je za boljše razumevanje potrebno še podrobneje preučiti. Tudi pri vzorcih krzna in belem konju, pri katerih smo izmerili najnižjo stopnjo polarizacije, smo ugotovili, da je stopnja polarizacije v UV spektru najvišja.

Da bi boljše razumeli to zakonitost smo z integracijsko sfero posneli še reflektančne spektre, ki obsegajo spektre difuzno sipane in zrcalasto odbite svetlobe. Velja namreč, da je stopnja polarizacije sorazmerna deležu zrcalasto odbite svetlobe v celotnem odboju s površine.

Kožuhu (v našem primeru že krznu) dajeta barvo gostota pigmentov eumelanina (ki je rjav do črn) in feomelanina (rumene do rdeče barve) in razmerje med njima. Oba pigmenta imata visoko absorbanco v kratkovalovnem delu spektra in nizko v dolgovalovnem, zato

smo pričakovali, da bo difuzni odboj s krzna najmočnejši pri daljših valovnih dolžinah. Pri vseh vzorcih odboj močno narašča nad 500 nm, kar proizvaja rjav do rumen videz krzna. Izjema je krzno volka (*C. lupus*), pri katerem reflektanca močno narašča že nad 400 nm valovne dolžine. Podobno, a manj izrazito, velja pri svetlih progah žirafinega krzna, saj krzno volka vsebuje precej belih dlak, ki svetlobo odbijajo relativno enakomerno, v celem vidnem spektru. Nasprotno imajo krzna temnejše barve (*S. scrofa*, *D. dama*, *O. animon musimon*) manjši delež difuznega odboja in zato večjo stopnjo polarizacije.



Slika 31: Primerjava reflektance (oranžna), stopnje polarizacije (navpični stolpci) krzna damjaka (*D. dama*) ter absorbanco melaninov. Spektra eumelanina (trikotniki) in feomelanina (krogi) prirejena po (Zonios in sod, 2008).

Iz slike 18 je razvidno, da so vsa krzna praviloma močnejše polarizirala svetlobo v položaju prečno glede na vir svetlobe, razen pri krznih jazbeca (*M. meles*), volka (*C. lupus*) in žirafe (*G. camelopardus*), katerih stopnja polarizacije je bila močnejša v vzdolžnem položaju. Eden od možnih razlogov je, da se je zaradi urejenosti dlak, del svetlobe v položaju vzdolžno odbijal od povrhnjice kože, ki svetlobo odbija difuzno. Skupna stopnja

polarizacije v vzdolžnem položaju je bila zato nižja. Pri treh primerih je bila verjetno situacija obrnjena.

Na uspešnost slikanja živali v naravi vplivajo vremenske razmere. Meglica močno sipa kratkovalovno svetlobo, ta sipana svetloba pa je linearno polarizirana. Na uspešnost pa v veliki meri vpliva tudi premikanje živali, saj premiki ob analizi slik lahko povzročajo artefakte, lažne polarizacijske signale.

Vpliv vremenskih razmer se opazi pri slikanju konjev v naravi, saj je stopnja polarizacije (Slika 26) v 5 od 6 merilnih točk v UV manjša kot v modrem, kljub temu da stopnja polarizacije v ostalih spektralnih območjih ustreza našim pričakovanjem. Vzrok je najverjetneje megličasto ozračje ob času slikanja.

Pomembnost razpoloženja živali pa je prišla do izraza med aprilskim slikanjem zeber v ZOO Ljubljana, saj so se preveč premikale, zaradi česar so bili rezultati analize neuporabni zaradi zgoraj omenjenih artefaktov.

5.2 SKLEPI

Stopnja linearne polarizacije svetlobe, zrcalno odbite s površine različnih krzen, se razlikuje med živalskimi vrstami, ter je odvisna od barve in strukture krzna.

Naši rezultati podpirajo hipotezo, da se stopnja polarizacije svetlobe, zrcalno odbite s površine različnih krzen, razlikuje med živalskimi vrstami, ter je odvisna od barve in strukture krzna. Temna krzna, torej tista z nizko reflektanco, proizvajajo odboj z višjo stopnjo polarizacije. Svetla krzna, z visoko reflektanco, pa odboj z nižjo stopnjo polarizacije.

Fino strukturirane dlake, ki imajo bolj fragmentirano površino, imajo več difuznega in manj polariziranega odboja. Nasprotno, bolj grobo strukturirane dlake imajo več polariziranega kot difuznega odboja.

Sklepamo, da pri različnih živalskih vrstah struktura povrhnjice dlake in barva skupaj vplivata na razmerje med difuzno in polarizirano odbito svetlobo.

Stopnja linearne polarizacije svetlobe, odbite s krzna, je višja od stopnje linearne polarizacije svetlobe, odbite z objektov v naravnem okolju živali.

Kot smo prikazali s slikanjem krzna v laboratoriju, različni tipi in barve dlake različno močno odbijajo polarizirano svetlobo. Razlike, ki smo jih ugotovili s primerjavo med stopnjo polarizacije odboja z belega in črnega konja v naravi, to potrjujejo. Stopnja polarizacije odboja s kožuha črnega konja je bila višja, stopnja polarizacije odboja s kožuha belega konja pa celo nižja od stopnje polarizacije odboja z vegetacije v okolici živali. To pomeni, da je bel konj za obada, s stališča polarotaksije, manj zanimiv kot okoliška trava.

Stopnja linearne polarizacije odboja s krzna in okolice ni spektralno nevtralna, temveč je različno visoka v različnih delih spektra.

Pri vseh opravljenih slikanjih se je pokazalo, da je stopnja polarizacije odvisna od valovne dolžine in pada z naraščajočo valovno dolžino. Tudi krzna z relativno nizko stopnjo polarizacije, ki so na videz nebleščeča, so imela v UV delu spektra relativno visoko stopnjo polarizacije.

6 POVZETEK

Zaradi velike razlike med zaznavami ljudmi in živali, je včasih težko razumeti motive, na podlagi katerih se žuželke odločajo za iskanje plena, gostitelja, ali mesta za odlaganje jajčec. Zato je pomembno, da si z uporabo tehnologije pomagamo pri zaznavanju in vrednotenju teh motivov, saj lahko tako razumemo vedenje žuželk. Ravno zaznava polarizirane svetlobe je čutilna modalnost, ki je ne premoremo, in jo lahko preučujemo samo s pomočjo tehnoloških pripomočkov. Žuželke izkoriščajo zaznavo polarizirane svetlobe za navigacijo ter tudi za iskanje objektov. Krvosese samice obadov tako prepoznavajo svoje žrtve na osnovi polariziranega odboja svetlobe s površine kožuha. Nobena raziskava doslej se še ni dotaknila spektralnih lastnosti polariziranega odboja svetlobe od krzna ali kožuha. V okviru diplomske naloge smo proučili optične lastnosti različnih vzorcev krzna in kožuha sesalcev v naravnem okolju. Uporabili smo polarimetrično kamero, spektrofotometer in vrstični elektronski mikroskop.

Ugotovili smo, da je stopnja polarizacije odboja svetlobe visoka pri temnih in nizka pri svetlih krznih. Prav tako je stopnja polarizacije visoka pri odboju dlake, prekrite z velikimi keratinskimi luskami in nizka pri odboju z dlake z majhnimi luskami. Pri vseh krznih je stopnja tudi obratno sorazmerna valovni dolžini svetlobe, torej je najvišja v UV in najnižja v dolgovalovnem delu spektra. Ta odvisnost je različna pri različnih vzorcih krzen, iz česar lahko sklepamo na različno privlačnost živali za obade in druge krvosese žuželke, ki svoje gostitelje zaznavajo s pomočjo polarizacijskih motivov. Sklepamo, da je stopnja polarizacije odboja odvisna od valovne dolžine svetlobe zaradi skupnega optičnega učinka absorbance melaninov v dlaki, strukture povrhnjice dlake in verjetno tudi notranje strukture dlake (sredice in korteksa). V naravi je stopnja polarizacije odboja z živali s svetlo dlako manjša od stopnje polarizacije odboja z živali s temno dlako, pa tudi manjša od stopnje odboja svetlobe z vegetacije. Odboj s temnih živali je bolj polariziran od odboja svetlobe z vegetacije v okolici, ter proizvaja pomemben kontrast med živaljo in okolico, ki polarotakso pri obadih.

7 VIRI

- Agi E., Langen M., Altschuler S. J., Wu L. F., Zimmermann T., Hiesinger P. R. 2014. The evolution and development of neural superposition. *Journal of neurogenetics*, 28, 3-4: 216-232
- Allan S. A., Day J. F., Edman J. D. 1987. Visual ecology of biting flies. *Annual review of entomology*, 32, 1: 297-314
- Allen W. L., Cuthill I. C., Scott-Samuel N. E., Baddeley R. 2010. Why the leopard got its spots: relating pattern development to ecology in felids. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 1: rspb20101734, doi: 10.1098/rspb.2010.1734: 8 str.
- Axtell R. C. 1976. Coastal horse flies and deer flies (Diptera: Tabanidae). V: *Marine Insects*. Cheng L. (ur.). Amsterdam, North Holland: 415-445
- Bernard G. D., Miller W. H. 1968. Interference filters in the corneas of Diptera. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 7, 4: 416-434
- Bernard G. D., Wehner R. 1977. Functional similarities between polarization vision and color vision. *Vision research*, 17, 9: 1019-1028
- Bernhard C. G., Miller W. H., Møller A. R. 1963. Function of the corneal nipples in the compound eyes of insects. *Acta Physiologica Scandinavica*, 58, 4: 381-382
- Blahó M., Egri A., Bahidszki L., Kriska G., Hegedüs R., Åkesson S., Horváth G. 2012. Spottier targets are less attractive to tabanid flies: on the tabanid-repellency of spotty fur patterns. *PLoS ONE* 7, 8: e41138. doi: 10.1371/journal.pone.0041138: 10 str.
- Blahó M., Egri Á., Száz D., Kriska G., Åkesson S., Horváth G. 2013. Stripes disrupt odour attractiveness to biting horseflies: battle between ammonia, CO₂, and colour pattern for dominance in the sensory systems of host-seeking tabanids. *Physiology & behavior*, 119: 168-174
- Blahó M., Herczeg T., Kriska G., Egri Á., Száz D., Farkas A., Tarjanyi N., Czinke L., Barta A., Horváth, G. 2014. Unexpected attraction of polarotactic water-leaving insects to matt black car surfaces: mattness of paintwork cannot eliminate the polarized light pollution of black cars. *PLoS ONE* 9: 7: e103339. doi:10.1371/journal.pone.0103339: str. 11
- Burger J. F., Nielson M. W., Konstantinov A. S. 1995. Catalog of Tabanidae (Diptera) in North America North of Mexico. *Contributions on Entomology*, 1, 1: 1-100
- Caro T. 2009. Contrasting coloration in terrestrial mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 364, 1516: 537-548

- Caro T., Stankowich T. 2010. The function of contrasting pelage markings in artiodactyls. *Behavioral Ecology*, 21, 1: 78-84
- Chvála M., Ježek J. 1997. Diptera Tabanidae, Horse Flies. V: *Aquatic Insects of North Europe*. Nilsson A. (ur.). Stenstrup, Apollo Books: 295-309
- Chvála M. 1988. Family Tabanidae. V: *Catalogue of Palaearctic Diptera*. Soos A., Papp L. (ur.). Budapest, Akademiai Kiado: 87-171
- Chvala M., Lyneborg L., Moucha J. 1972. The Horse Flies of Europe (Diptera: Tabanidae). *Classey E. W.* (ur.). Copenhagen, Entomology Society Copenhagen: 498 str.
- Clarke D., Grainger J.F. 1971. *Polarized Light and Optical Measurement*; Oxford, Pergamon Press: 187 str.
- Cronin T. W., Johnsen S., Marshall N. J., Warrant E. J. 2014. *Visual ecology*. Princeton University Press: 427 str.
- Cronin T. W., Shashar N., Caldwell R. L., Marshall J., Cheroske A. G., Chiou T. H. 2003. Polarization vision and its role in biological signaling. *Integrative and Comparative Biology*, 43, 4: 549-558
- Doskočil J., Chvála M. 1974. Specific reactivity of horse flies (Diptera, Tabanidae) to traps baited with carbon dioxide. *Folia Facultatis Scientiarum Naturalium Universitatis Purkynianae Brunensis*, 15: 51-55
- Egri Á., Blahó M., Sándor A., Kriska G., Gyurkovszky M., Farkas R., Horváth G. 2012. New kind of polarotaxis governed by degree of polarization: attraction of tabanid flies to differently polarizing host animals and water surfaces. *Naturwissenschaften*, 99, 5: 407-416
- Hall M. J. R., Wall R., 2004. Biting flies: their role in the mechanical transmission of trypanosomes to livestock and methods for their control. V: *The trypanosomiases*. Maudlin I., Holmes P. H., Miles M. A (ur.) Wallingford, CABI Publishing: 583-594
- Hamdorf K., Gogala M. 1973. Photoregeneration und Bereichseinstellung der Empfindlichkeit beim UV-Rezeptor. *Journal of comparative physiology*, 86, 3: 231-245
- Hansens E. J. 1979. Review: Tabanidae of the East Coast as an economic problem. *Journal of the New York Entomological Society*: 312-318
- Hardie R. C. 1985. Functional Organization of the Fly Retina. V: *Progress in Sensory Physiology*. Autrum H., Ottoson D., Perl E., Schmidt R., Shimazu H., Willis W. (ur.). New York, Springer: 1-79

- Hegedüs R., Horváth G. 2004. Polarizational colours could help polarization-dependent colour vision systems to discriminate between shiny and matt surfaces, but cannot unambiguously code surface orientation. *Vision research*, 44, 20: 2337-2348
- Horváth G. 1995. How do water insects find their aquatic habitat. *Természet Világa, Special Issue*, 125: 44-49
- Horváth G. 1995b. Reflection-polarization patterns at flat water surfaces and their relevance for insect polarization vision. *Journal of Theoretical Biology*, 175, 1: 27-37
- Horváth G., Blahó M., Kriska G., Hegedüs R., Gericz B., Farkas R., Åkesson S. 2010. An unexpected advantage of whiteness in horses: the most horsefly-proof horse has a depolarizing white coat. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277, 1688: 1643-1650
- Hribar L. J., Leprince D. J., Foil L. D. 1992. Ammonia as an attractant for adult *Hybomitra lasiophthalma* (Diptera: Tabanidae). *Journal of Medical Entomology*, 29, 2: 346-348
- Kazimirova M., Šulanová M., Trimnell A. R., Kozánek M., Vidlička L., Labuda M., Nuttall P. A. 2002. Anticoagulant activities in salivary glands of tabanid flies. *Medical and veterinary entomology*, 16, 3: 301-309
- Kelber A. 1999. Why 'false' colours are seen by butterflies. *Nature*, 402, 6759: 251-251
- Kirschfeld K., Snyder A. W. 1975. Waveguide mode effects, birefringence and dichroism in fly photoreceptors. V: *Photoreceptor optics* Snyder A.W., Menzel R. (ur.) Berlin, Springer: 56-77
- Kovač, M. 2016. Preparacija živalske kože do krzna v usnjarni Grčar. (osebni vir, 13. 7. 2016)
- Krčmar S., Bogdanović T. 2001. List of Tabanidae (Diptera) in Slovenia. *Folia entomologica Hungarica*, 62, 1: 257-262
- Krčmar S., Hackenberger D. K., Hackenberger B. K. 2011. Key to the horse flies fauna of Croatia (Diptera, Tabanidae). *Periodicum biologorum*, 113, 2: 1-61
- Krčmar S., Marić S. 2010. The role of blood meal in the life of haematophagous horse flies (Diptera: Tabanidae). *Periodicum biologorum*, 112, 2: 207-210
- Kriska G., Csabai Z., Boda P., Malik P., Horváth G. 2006. Why do red and dark-coloured cars lure aquatic insects? The attraction of water insects to car paintwork explained by reflection-polarization signals. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273, 1594: 1667-1671

- Kriská G., Horváth G., Andrikovics S. 1998. Why do mayflies lay their eggs en masse on dry asphalt roads? Water-imitating polarized light reflected from asphalt attracts Ephemeroptera. *Journal of Experimental Biology*, 201, 15: 2273-2286
- Kristensen P. K., Sommer C. 2000. Ammonia and 1-octen-3-ol as attractants for *Haematopota pluvialis*, *Hybomitra expollicata* (Diptera: Tabanidae), and *Morellia* spp. (Diptera: Muscidae). *Journal of medical entomology*, 37, 6: 984-985
- Land M. F. 1997. Visual acuity in insects. *Annual review of entomology*, 42, 1: 147-177
- Lane R. S., Anderson J. R., Philip C. B. 1983. Biology of autogenous horse flies native to coastal California: *Apatolestes actites* (Diptera: Tabanidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 76, 4: 559-571
- Lehane M. J. 2005. *The biology of blood-sucking in insects*. 2nd ed. Cambridge, Cambridge University Press: 336 str.
- Leprince D. J., Hribar L. J., Foil L. D. 1994. Responses of horse flies (Diptera: Tabanidae) to Jersey bullocks and canopy traps baited with ammonia, octenol, and carbon dioxide. *Journal of medical entomology*, 31, 5: 729-731
- Magnarelli L. A., Stoffolano J. G. 1980. Blood Feeding, Oogenesis, and Oviposition by *Tabanus nigrovittatus* in the Laboratory. *Annals of the Entomological Society of America*, 73, 1: 14-17
- Menzel R. 1979. Spectral sensitivity and color vision in invertebrates. V: Comparative physiology and evolution of vision in invertebrates. Autrum H. (ur.). Berlin, Springer: 503-580
- Menzel R., Backhaus W. 1989. Color vision honey bees: phenomena and physiological mechanisms. V: Facets of vision. Stavenga D. G., Hardie R. C. (ur.). Berlin, Springer: 281-297
- Mullens B. A. 2002. Horse flies and deer flies V: Medical and Veterinary Entomology. Mullen G., Durden L. (ur.) Amsterdam, Academic Press: 263-277
- Nevill E. M., Phelps J., Stuckenberg B. R., Coetzer J. A. W., Tustin R. C. 1994. Vectors: Tabanidae. V: Infectious Diseases of Livestock. Coetzer, J. A. W., Tustin, R. C. (ur.). Cape Town, Oxford University Press: 62-67
- Nilsson D. E. 1989. Optics and evolution of the compound eye. V: Facets of vision. Stavenga D. G., Hardie R. C. (ur.). Berlin, Springer: 30-73
- Pechuman L. L. 1973. Horse flies and deer flies of Virginia (Diptera: Tabanidae). (*Insects of Virginia*, 6). (Virginia Polytechnic Institute and State University, Research Division, Bulletin, 81). Blacksburg, Research Division, Virginia Polytechnic Institute and State University: 96 str.

- Pielberg G. R., Golovko A., Sundström E., Curik I., Lennartsson J., Seltenhammer M. H., Druml T., Binns M., Fitzsimmons C., Lindgren G., Baumung R., Vetterlein M., Strömberg S., Grabherr M., Wade C., Lindblad K., Ponte F., Heldin C-H., Sölkner J., Sandberg, K. 2008. A cis-acting regulatory mutation causes premature hair graying and susceptibility to melanoma in the horse. *Nature genetics*, 40, 8: 1004-1009
- Scholes, J. 1969. The electrical responses of the retinal receptors and the lamina in the visual system of the fly *Musca*. *Kybernetik*, 6, 4: 149-162
- Schwemer J. 1989. Visual pigments of compound eyes—structure, photochemistry, and regeneration. V: *Facets of vision*. Stavenga D. G., Hardie R. C. (ur.). Berlin, Springer: 112-133
- Schwind R. 1983. A polarization-sensitive response of the flying water bug *Notonecta glauca* to UV light. *Journal of comparative physiology*, 150, 1: 87-91
- Schwind R. 1991. Polarization vision in water insects and insects living on a moist substrate. *Journal of Comparative Physiology*, 169, 5: 531-540
- Schwind R. 1995. Spectral regions in which aquatic insects see reflected polarized light. *Journal of Comparative Physiology*, 177, 4: 439-448
- Shashar N., Hanlon R. T., Dem Petz A. 1998. Polarization vision helps detect transparent prey. *Nature*, 393, 6682: 222-223
- Smith W. C., Butler J. F. 1991. Ultrastructure of the Tabanidae compound eye: unusual features for Diptera. *Journal of insect physiology*, 37,4: 287-296
- Squitier J. 2014. Deer Flies, Yellow Flies and Horse Flies, *Chrysops*, *Diachlorus*, and *Tabanus* spp. (Insecta: Diptera: Tabanidae).
http://entnemdept.ufl.edu/creatures/livestock/deer_fly.htm (12. maj 2016)
- Stark K. R., James A. A. 1996. Anticoagulants in vector arthropods. *Parasitology Today*, 12, 11: 430-437
- Stavenga D. 2002. Colour in the eyes of insects. *Journal of Comparative Physiology*, 188, 5: 337-348
- Strother S. 1999. Genus *Tabanus*. Tabanids (horseflies). What is this insect and how does it affect man? *Dermatology online journal*, 5, 2: 6
<http://escholarship.org/uc/item/7rt6983g/tabanids.html> (16. maj 2016)
- Tashiro H., Schwardt H. H. 1953. Biological studies of horse flies in New York. *Journal of Economic Entomology*, 46, 5: 813-22
- Thomas A. 2012. Horse Fly head: 2 str.
<http://www.microscopy-uk.org.uk/mag/artapr12/at-HorseFlyhead.pdf> (19. maj. 2016)

- Tresidder J. 2005. The complete dictionary of symbols. 1st ed. San Francisco, Chronicle Books: 544 str.
- Watson L., Dallwitz M.J. 2003. British insects: the families of Diptera. Version: 1st January 2012.
<ftp://delta-intkey.com/britin/dip/www/tabnida.htm> (16. maj 2016)
- Wehner R. 2001. Polarization vision—a uniform sensory capacity? *Journal of Experimental Biology*, 204, 14: 2589-2596
- Wehner R. 2014. Polarization Vision: A Discovery Story. V: Polarized Light and Polarization Vision in Animal Sciences. Gábor Horváth (ur.). Berlin, Springer: 3-25
- Wehner R., Bernard G. D. 1993. Photoreceptor twist: a solution to the false-color problem. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 90, 9: 4132-4135
- Wolff T., Ready D. F. 1993. Pattern formation in the *Drosophila* retina. V: The Development of *Drosophila melanogaster*, Vol. II. Bate M., Martinez A. A. (ur.). Cambridge, Cold Spring Harbor Press: 1277-1325
- Yan L. Q., Tseng C. W., Jensen H. W., Ramamoorthi R. 2015. Physically-accurate fur reflectance: modeling, measurement and rendering. *ACM Transactions on Graphics (TOG)*, 34, 6: 185
- Zonios G., Dimou A., Bassukas I., Galaris D., Tsolakidis A., Kaxiras E. 2008. Melanin absorption spectroscopy: new method for noninvasive skin investigation and melanoma detection. *Journal of biomedical optics*, 13, 1: 14017-14017

ZAHVALA

Zahvaljujem se doc. dr. Gregorju Belušiču za prijaznost, vzpodbudo in vso pomoč pri diplomski nalogi. Za tehnično pomoč pri izvedbi slikanj, svetovanje in dobro voljo se zahvaljujem dr. Andreju Megliču in Markotu Iliču, prof. dr. Petru Stušku pa za družbo in pozitivne komentarje. Zaradi njih je bilo vzdušje ob izdelavi diplomske naloge prijetno in sproščeno.

Zahvaljujem se prof. dr. Marku Kreftu in prof. dr. Roku Kostanjšku za hiter in natančen pregled naloge.

Za prijaznost in pomoč pri oblikovanju se zahvaljujem knjižničarki Petri Writzl, referentki Zdenki Repanjšek Tavčar pa za pomoč pri študijskih zagatah.

Zelo sem hvaležna tudi vsem sošolcem in sošolkam, ki so mi priskočili na pomoč, ko sem potrebovala nasvet, zapiske ali pa samo klepet ob kavi.

Za vztrajno vzpodbudo in razumevanje na moji dolgi študijski poti se zahvaljujem družini, ki mi je venomer stala ob strani, in Janu za dodatno motivacijo in podporo.