

MIÉRT ÉRDEMES AZ ÉGBOLTFÉNY POLARIZÁCIÓJÁT AZ ULTRAIBOLYÁBAN ÉRZÉKELNI?

A polarizációlátás UV-paradoxonának légköri optikai föloldása

Barta András, Mizera Ferenc, Horváth Gábor
ELTE Biológiai Fizika Tanszék, Biooptika Laboratórium, Budapest

Légköri optikai szempontból meglepő, hogy sok rovarfaj a térbeli tájékozódásra használt poláros égboltfényt az ultraibolya (UV) tartományban érzékeli, hiszen az égboltfénynek mind az intenzitása, mind pedig a polarizációfoka lényegesen kisebb az UV-ben, mint kéken vagy zöldben. E jelenséget nevezzük a polarizációlátás UV-paradoxonának, amit egy egyszerű légköri optikai modell felhasználásával sikerült föloldanunk. Habár a múltban sokan próbálták már föloldani e látszólagos ellentmondást, mindeddig nem született kielégítő magyarázat. Megmutattuk, hogy ha a felhő és a földi megfigyelő közti légréteget a közvetlen napfény részlegesen megvilágítja, akkor a felhős égbolterület irányából érkező fény p polarizációfoka UV-ben a legnagyobb, mert az UV-szegény polarizálatlan felhőfény az UV-ben csökkenti a legkevésbé a felhő alatti légrétegben szóródott napfény polarizációfokát. Hasonlóan, a zöld lombozaton átszűrődő égboltfény polarizációfoka is az UV-

ben a legnagyobb, mert a lombozat polarizálatlan UV-szegény zöld fénye az UV-ben csökkenti a legkisebb mértékben a lombozat alatt szóródott napfény polarizációfokát. Emiatt a felhők, illetve a lombok irányából jövő fény polarizációja leghatékonyabban az UV-ben érzékelhető, mely spektrális tartományban legnagyobb az esély arra, hogy a fény polarizációfoka nagyobb a polarizációérzékelés p^ küszöbértékénél. Ugyanakkor felhők hiányában az égbolt-polarizáció érzékelésének nincs optimális hullámhossza: a megfigyelő szemébe jutó fény polarizációfoka nemcsak az UV-ben, hanem a teljes látható tartományban is meghaladja a p^* érzékelési küszöböt. Rávilágítottunk arra is, hogy szoros analógia van az égboltfény polarizációjának UV-ben történő érzékelése és az UV-ben való polarotaktikus vízdetekció között. Cikkünkben a szóban forgó paradoxon föloldásával kapcsolatos főbb eredményeinkről számolunk be.*

A polarizációlátás UV-paradoxona

Az állatok számára a hatékony tájékozódás életbevágóan fontos, legyen szó például a fészkekhez vagy az egyszer már fölfedezett bőséges tápanyagforráshoz való visszatalálásról. A legtöbb állatfaj navigációhoz a Napot használja viszonyítási irányként, mivel a Nap egy kiszámítható mozgású, könnyen fölismerhető égi objektum. Ez a módszer azonban csak akkor alkalmazható, ha a Nap látszik. Felhős időben vagy amikor tereptárgyak takarják a Napot, az állatok könnyen eltévedhetnek. Számos állatfaj ilyen esetekben közvetve határozza meg a Nap helyét. Ennek az az alapja, hogy ezen állatok képesek érzékelni a fénynek az emberi látórendszer számára gyakorlatilag észlelhetetlen polarizációs irányát, vagyis a fény, mint transzverzális elektromágneses hullám elektromos térerősségvektorának kitüntetett rezgési irányát. A légkörben szóródott napfény polarizációs iránya egy jellegzetes mintázatot hoz létre az égbolton (4.a ábra). Ebből a mintázatból a Nap helye olyankor is meghatározható, amikor az valamilyen oknál fogva közvetlenül nem látható. Az égbolt polarizációs mintázata tehát egy hatékony eszköz a polarizációérzékeny állatok tájékozódásában.

A poláros égboltfényt például sok rovarfaj az anatómiai és fiziológiailag specializálódott ommatidiumaival érzékeli térbeli tájékozódás céljából [1]. E speciális ommatidiumok az összetett szem háti régiójában egy keskeny sávban helyezkednek el, ahol kétféle monokromatikus, polarizációérzékeny és egymásra merőleges mikrobolyhokkal¹ rendelkező fotoreceptorok vannak. E fotoreceptorok a fölülről jövő fény polarizációját a spektrum ultraibolya (UV) tartományában érzékelik a legyekben, háziméhekben, sivatagi hangyákban, ganajtúró bogarakban és kövipókokban, kékben a tücsök, sivatagi sáskák és svábbogarak esetén, míg zöldben a cserebogarakban és lisztbogarakban (táblázat). Az égbolt-polarizáció UV-beli detekciója légköri optikai szempontból meglepő, mert a tiszta égbolt szórt fényének I_{eg} intenzitása és p_{eg} lineáris polarizációfoka lényegesen alacsonyabb a spektrum UV-tartományában, mint kékben vagy zöldben (1. és 2. ábra). E jelenséget nevezzük a *polarizációlátás UV-paradoxonának*.

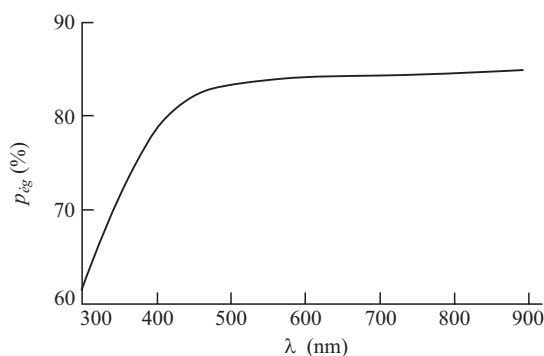
Mióta *Karl von Frisch* 1949-ben fölfedezte a háziméhek égbolt-polarizáción alapuló tájékozódási képességét, sokan megpróbálták már föloldani e látszólagos ellent-

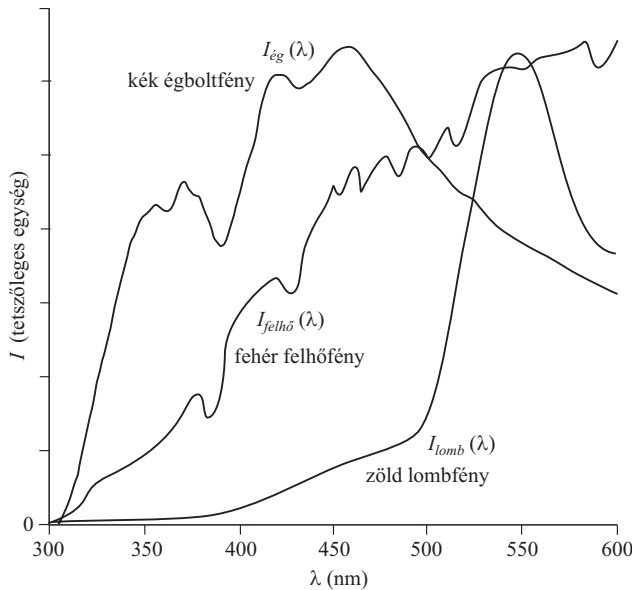
¹ Az egymással párhuzamos hossztengeleyű mikrobolyhok (latinul *microvilli*) a fotoreceptorok membránjának ujjszerű kitüremkedései. E membránban a bolyhok hossztengeleyével közel párhuzamosan irányulnak a fényelnyelő pigmentmolekulák dipóltengelyei, miáltal a receptor több fényt nyel el a lineárisan poláros fényből, ha annak rezgéssíkja párhuzamos a mikrobolyhokkal, mint mikor merőleges rájuk. Az ilyen mikrobolyhos fotoreceptorok tehát érzékenyek a fény lineáris polarizációjára.

| táblázat | | | |
|---|-------------------------|----------------------|----------------|
| Az égboltfény polarizációját detektáló és térbeli tájékozódásra használó azon állatfajok (zömében rovarok), amelyeknél ismert a polarizációérzékenység maximumának λ_{pol} hullámhossza | | | |
| latin név | magyar név | λ_{pol} (nm) | szín-tartomány |
| <i>Lethrus apterus</i> | nagyfejű csajkó | 350 | UV |
| <i>Lethrus inermis</i> | galacsinhajtó bogár | 350 | UV |
| <i>Pachysoma striatum</i> | galacsinhajtó bogár | 350 | UV |
| <i>Drassodes cupreus</i> | kövipók | 350 | UV |
| <i>Calliphora erythrocephala</i> | kék dongólégy | 330–350 | UV |
| <i>Musca domestica</i> | házilégy | 330–350 | UV |
| <i>Apis mellifera</i> | háziméh | 345–350 | UV |
| <i>Cataglyphis setipes</i> | sivatagi hangya | 380–400 | UV |
| <i>Bombus hortorum</i> | dongóméh | 353, 430 | UV–kék |
| <i>Cataglyphis bicolor</i> | piros hosszúlábú hangya | 380–410 | UV–kék |
| <i>Leucophaea maderae</i> | Madeira-csótány | < 471 | UV–kék |
| <i>Gryllus campestris</i> | mezei tücsök | 433–435 | kék |
| <i>Schistocerca gregaria</i> | egyiptomi vándorsáska | 450 | kék |
| <i>Melolontha melolontha</i> | májusi cserebogár | ~ 520 | zöld |
| <i>Parastizopus armaticeps</i> | lisztbogár | ~ 540 | zöld |

mondást, azonban mindegyik magyarázat sántít, vagy egy széles körben elterjedt tévedésen alapul. Cikkünkben először áttekintünk néhány ilyen próbálkozást annak igazolásául, hogy egy meggyőzőbb magyarázat szükséges. Kutatócsoportunknak nemrég sikerült választ adnia erre a régóta megválaszolatlan kérdésre: egy egyszerű légköri optikai modellszámítás segítségével megmutattuk [2], hogy napközben felhők vagy lombok alatt az égboltfény polarizációját legelőnyösebb az UV-ben érzékelni, mert ilyenkor a polarizációfok az UV-ben maximális. Cikkünkben e modellt ismertetjük. Egy lehetséges légköri optikai magyarázatot adunk arra is, hogy a tücsök az égboltfény polarizációjának detekciójakor miért részesítik előnyben mégis a kék spektrális tartományt az UV-vel szemben. Végül rámutatunk az égbolt-polarizáció UV-beli érzékelése és a vízirovarok UV-beli polarotaktikus vízdetekciója közötti szoros analógiára.

1. ábra. A tiszta égbolt szórt kék fényének p_{eg} polarizációfoka a λ hullámhossz függvényében a Naptól 90°-ra az antiszoláris meridiánon mérve, mikor a Nap 10°-ra volt a horizont fölött.





2. ábra. A tiszta ég szórt kék fényének $I_{\text{ég}}(\lambda)$ spektruma a Naptól 90° -ra az antiszoláris meridiánon, a horizont fölött 40° -ra az antiszoláris meridiánon lévő sűrű felhő fényének $I_{\text{felhő}}(\lambda)$ spektruma és a nyárfa (*Populus deltoides*) levelei által áteresztett zöld fény $I_{\text{lomb}}(\lambda)$ spektruma.

Korábbi próbálkozások a paradoxon föloldására

- Az állatok polarizációérzékelésével foglalkozó irodalomban gyakran fölbukkanó tévhit, hogy a tiszta ég szórt kék fényének $p_{\text{ég}}$ polarizációfoka UV-ben a legnagyobb. Számos kutató helytelenül ezzel próbálta magyarázni, hogy sok rovar az UV-ben érzékeli az égboltfény polarizációját. Ugyanakkor légköri optikai mérések [3] egyértelműen kimutatták, hogy tiszta légkör esetén a λ hullámhossz csökkenésével a $p_{\text{ég}}$ polarizációfok jelentősen csökken (1. ábra).

- Gyakran idézik a Nobel-díjas Karl von Frisch [4] magyarázatát is, mely szerint az égbolt polarizációs mintázata UV-ben a legkevésbé érzékeny a légköri zavarokra. Ugyanakkor Frisch sohasem definiálta pontosan e titokzatos „légköri zavar”-okat.

- Más kutatók szerint [5] a kék égboltfényben viszonylag nagy arányban jelen lévő UV-összetevő magyarázhatja az égbolt-polarizáció UV-beli érzékelését. Azonban a 2. ábrán egyértelműen látszik, hogy a szórt égboltfény $I_{\text{ég}}$ intenzitása az UV-ben lényegesen kisebb, mint kékben, ahol az intenzitásnak maximuma van.

- *Mazokhin-Porshnyakov* [6] szerint az UV-fény segít fototaktikusan megkülönböztetni az égboltot a földtől, ugyanis az égboltfény UV-ben gazdag, míg a földről visszavert fény nagyobb hullámhosszakban gazdagabb, azaz UV-szegény. Mivel azonban az égboltfény csak fölülről érheti a szemet, míg a földről visszavert fény csak alulról, a tájékozódásra használt fotoreceptorok megfelelő irányításával és szembeállítással az égboltfény és a földfény összetévesztése. Sok rovarnál valóban ez a helyzet: az égboltfény polarizációjára érzékeny fotoreceptorok az összetett szemnek csak egy keskeny háti sávjában helyezkednek el az égbolt felé irányulva. Így a Mazokhin-Porshnyakov által fölvetett probléma megoldásához nincs szükség az égboltfény UV-ben való detekciójára.

- *Wehner* [7] szerint az UV-beli égbolt-polarizáció alapuló tájékozódás a hosszabb hullámhosszak segítségével történő mozgás- és alakfölismeréstől függetlenül működhet. Ha azonban az égbolt polarizációját érzékelő fotoreceptorok és a mozgás-, illetve alakfölismerést végző fotoreceptorok a szem eltérő területein elkülönülve helyezkednek el, akkor azok akár azonos spektrális tartományban is működhetnek. A valóságban a mozgás- és alakfölismerő, illetve a polarizációérzékelő detektorok a szem különböző területein találhatóak, így a fent említett probléma kiküszöbölődik.

- *Wehner* [8] szerint az UV-ben érzékeny fotoreceptorok eredetileg a napfény észlelésére fejlődtek ki, és csak később vállaltak szerepet a polarizáció detekciójában. Ez a föltételezés azonban nem magyarázza meg, hogy miért kellett volna az eredetileg egyszerű fotometrikus nap-

fénydetektoroknak az UV-ben működniük, hiszen, mint azt már említettük, a napfény intenzitása UV-ben lényegesen kisebb, mint kékben vagy zöldben, vagyis a szóban forgó UV-érzékeny napfénydetektorok meglehetősen előnytelenek lettek volna.

- *Wehner* [9] föltételezése szerint az ég polarizációja alapján történő tájékozódás azért is előnyös az UV-ben, mert e spektrális tartományban nagy az égboltfény intenzitásának gradiense. Valójában azonban az ég intenzitásgradiense a kék tartományban lényegesen nagyobb, mint az UV-ben: az UV-tartományban az égbolt sokkal homogénebb, mint kékben. Emiatt az égboltfény intenzitásának gradiensét előnytelen lenne az UV-ben érzékelni.

- *Brines és Gould* [10] szerint a fotoreceptorok UV-érzékenységehez a polarizációérzékelés kifejlődésének idején a napfény erősebb UV-intenzitása vezethetett. Ennek oka az lehetett, hogy a légkör a mai-nál átlátszóbb lehetett az UV-ben, illetve hogy a Nap által kisugárzott fényben erősebb lehetett az UV-összetevő. E föltételezést azonban nehéz ellenőrizni, mivel nem ismerjük a Naptól a Földet érő UV-sugárzás intenzitásának időbeli változását.

Ugyanakkor megbecsülhetjük, hogy egy rovar szemének háti részén elhelyezkedő monokromatikus polarizációérzékeny ommatidium melyik spektrális tartományban működik optimálisan az égboltfény fokozatosan növekvő UV-intenzitása függvényében. Ha a beeső égboltfény polarizációs iránya (rezgessíkja) párhuzamos (\parallel), illetve merőleges (\perp) a fotoreceptor egymással párhuzamos mikrobolyhaira, akkor a receptor által elnyelt Q fénymennyiséget a következőképpen számolhatjuk [1, 2]:

$$Q^{\parallel} = c \int_0^{\infty} A(\lambda) I(\lambda) [PS + 1 + (PS - 1) p(\lambda)] d\lambda, \quad (1)$$

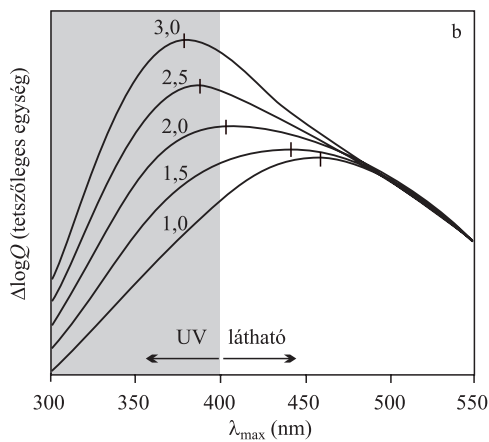
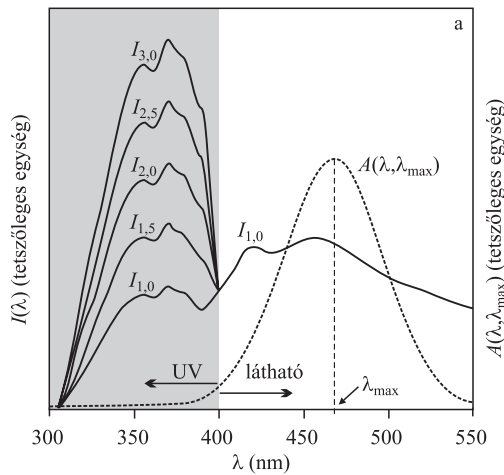
$$Q^{\perp} = c \int_0^{\infty} A(\lambda) I(\lambda) [PS + 1 - (PS - 1) p(\lambda)] d\lambda,$$

ahol c egy állandó, λ a fény hullámhossza, $A(\lambda)$ a receptor elnyelési spektruma, $I(\lambda)$ és $p(\lambda)$ a szórt égboltfény spektruma és polarizációfoka, PS pedig a receptor polarizációérzékenysége. Az utóbbi paraméter azt írja le, hogy ha a teljesen lineárisan poláros beeső fény rezgessíkja párhuzamos a fotoreceptor mikrobolyhaival, akkor a receptor PS -szer annyi fényt nyel el, mint mikor a rezgessík merőleges a mikrobolyhokra. A szóban forgó két esetben elnyelt fénymennyiség logaritmusai közti különbség:

$$\Delta \log Q = \log Q^{\parallel} - \log Q^{\perp} = \log \frac{Q^{\parallel}}{Q^{\perp}}. \quad (2)$$

A logaritmusfüggvény a fotoreceptorok jelátviteli karakterisztikájára jellemző. Az egymásra merőleges irányú mikrobolyhokkal rendelkező fotoreceptorokon alapuló polarizációs irányérzékelés alapja a Q^{\parallel} és Q^{\perp} mennyiségek logaritmusának összehasonlítása, vagyis a $\Delta \log Q$ differencia meghatározása. Minél nagyobb ez a különbség, annál hatékonyabb az égboltfény polarizációjának meghatározása. Tehát $\Delta \log Q$ maximumhelye adja meg a tiszta égboltról jövő szórt poláros fény érzékelésének optimális hullámhosszát e modell szerint.

Q^{\parallel} és Q^{\perp} (1) szerinti kifejezéseinek fölhasználásával kiszámítottuk a $\Delta \log Q(\lambda_{\text{max}})$ különbséget λ_{max} függvényében az 1. ábra $p(\lambda)$ és a 3.a ábra $I_{1,0}(\lambda)$ függvényeire, ahol λ_{max} az a hullámhossz, ahol a fotoreceptor $A(\lambda)$ elnyelési spektruma maximális, vagyis amely hullámhosszon a legérzékenyebb a receptor. Az eredményt a



3. ábra. (a) A tiszta égbolt szórt kék fényének valódi és képzeletbeli $I_n(\lambda)$ ($n = 1,0, 1,5, 2,0, 2,5, 3,0$) spektrumai. Az $A(\lambda, \lambda_{\max})$ 50 nm félértékszélességű Gauss-görbe egy polarizációérzékeny fotoreceptor hullámhosszfüggő elnyelési spektruma, melynek maximuma λ_{\max} -nál van. $I_{1,0}(\lambda)$: a tiszta ég szórt kék fényének spektruma manapság. $I_n(\lambda)$, $n = 1,5-3,0$: a tiszta ég fényének képzeletbeli spektrumai, amelyeket úgy kaptunk, hogy az $I_{1,0}(\lambda)$ spektrum ultraióblya ($\lambda < 400$ nm) részét egy $n = 1,5-3,0$ értékű tényezővel megszoroztuk. Ezzel modelleztük az égboltfény intenzitásának az UV-tartományban történő föltételezett megnövekedését.

(b) Két $PS = 7$ polarizációérzékenységű fotoreceptor által az égboltfényből elnyelt intenzitás logaritmusának $\Delta \log Q = \log Q^{\parallel} - \log Q^{\perp}$ különbsége λ_{\max} függvényében az (a) ábrán látható $I_n(\lambda)$ sorozatra számolva, amely receptorok fényelnyelő mikrobolyhai párhuzamosak (\parallel), illetve merőlegesek (\perp) a lineárisan poláros égboltfény rezgéssíkjára. A $\Delta \log Q_n$, $n = 1,0, 1,5, 2,0, 2,5, 3,0$ görbék maximuma (függőleges vonallal jelölve) rendre $\lambda_{\max} = 458, 442, 404, 390$ és 380 nm-nél van.

3.b ábrán 1,0-val jelölt görbe mutatja. Modellünkben $PS = 7$ -tel számoltunk, ami a tücskökre jellemző érték. Jól látszik a 3.b ábrán, hogy az 1,0-val jelölt görbének 458 nm-nél van maximuma, így a mai légköri fényviszonyok között a leghatékonyabb polarizációérzékeny fotoreceptoroknak a kék spektrális tartományban van az elnyelési maximuma. Ennek ellenére például a Hymenoptera (pl. méhek és sivatagi hangyák) és Diptera (pl. legyek) az égbolt polarizációját az UV-ben ($\lambda < 400$ nm) érzékeny fotoreceptorokkal érzékelik, így e receptorok ilyen szempontból nem a lehető leghatékonyabbak.

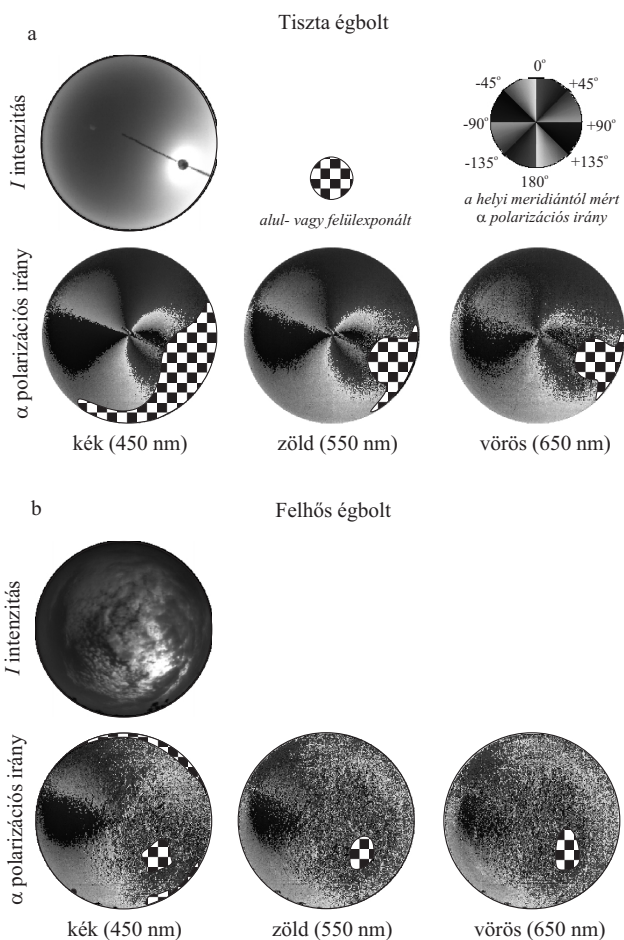
Becsüljük meg az UV-sugárzás azon ősi szintjét, ami ahhoz lett volna szükséges, hogy biztosítsa az összetett szem háti régiójában lévő fotoreceptorok fényelnyelését

jellemző $\Delta \log Q(\lambda_{\max})$ függvény maximumának az UV-tartományba való eltolódását. Kiszámítottuk a $\Delta \log Q(\lambda_{\max})$ függvényt a 3.a ábra szerinti I_n sorozatra, ahol $n = 1,0, 1,5, 2,0, 2,5, 3,0$ és $I_{1,0}$ az égboltfény spektruma manapság, $I_{1,5}, I_{2,0}, I_{2,5}, I_{3,0}$ pedig az $I_{1,0}$ -ból származtatott képzeletbeli spektrumok, melyekben az $I_{1,0}$ spektrum UV ($\lambda < 400$ nm) részét n -nel szoroztuk meg. Az eredményeket a 3.b ábra mutatja $PS = 7$ -re. Jól látszik, hogy ha az ősi időkben az UV-intenzitás közel kétszer akkora lett volna, mint manapság, akkor a $\Delta \log Q(\lambda_{\max})$ függvény maximuma az UV-tartományban lett volna. Tehát ha az ősi UV-intenzitás a mainál legalább kétszer nagyobb lett volna, akkor az égboltfény polarizációját az UV-tartományban lett volna érdemes érzékelni. Az UV-intenzitás ilyen nagy mértékű változása nem indokolható a Nap 11/22 éves aktivitási periódusai során bekövetkező változásokkal. Továbbá ekkora intenzitásváltozások az UV-ben igen valószínűtlenek egy olyan csillag fejlődése során, mint a Nap. Emiatt a polarizációlátás UV-paradoxonát nem magyarázhatja az égboltfény UV-komponensének esetleges korábbi magasabb szintje.

De ha a maihoz képest korábban jelentősen intenzívebb is lett volna az égboltfény UV-összetevője és az állatok annak idején ahhoz alkalmazkodtak volna, akkor is érthetetlen lenne, hogy miért nem követték időben az UV-szint csökkenését, azaz mi gátolta meg őket a mai sokkal kisebb UV-intenzitáshoz való alkalmazkodásban.

Mi a helyzet az UV-sugárzás légköri elnyelődésével? A Naphól érkező UV-fény földfelszín éré fluxusát főként a sztratoszféra ózon (O_3) koncentrációja határozza meg, ami annál nagyobb, minél nagyobb a levegő oxigén (O_2) koncentrációja. Az UV-sugárzási szint és a légköri oxigén koncentrációja közötti kapcsolatot az jelenti, hogy az UV-fény az oxigénből ózont állít elő. Ez azonban nem oldja föl a polarizációlátás UV-paradoxonát, mivel az állatok az UV-fényt 330 és 400 nm között érzékelik, ahol az ózon gyakorlatilag teljesen átlátszó. Az ózon a látható tartományban egyetlen elnyelési maximummal rendelkezik 600 nm-nél, míg az UV-tartományban hárommal, 255 , 314 és 344 nm-nél. Az ózonréteg elnyelése miatt a földfelszín éré napfény spektruma 300 nm-nél levág [11]. Emiatt a légköri oxigén és ózon koncentrációjának változása nem befolyásolja a spektrum azon tartományát, ahol az állatok az égbolt polarizációját detektálják.

• A problémakört korábban vizsgáltak között Pomozi és társai [12] álltak a legközelebb a polarizációlátás UV-paradoxonának sikeres föloldásához. Ők 180° látószögű képalkotó polarimetriai mérésekkel bizonyították, hogy a tiszta égboltra jellemző polarizációirány mintázata a felhők alatt is folytatódik, amennyiben a felhők bizonyos részeit vagy a felhők és a földfelszín közötti légréteget közvetlen napfény éri (4. ábra). A felhőt alkotó részecskéken, illetve a felhő alatti levegőben szóródó napfény ugyanazt a polarizációirány-mintázatot hozza létre, mint ami a tiszta égboltra jellemző adott napállás mellett. A felhős égbolterületek irányából érkező fény polarizációs iránytűként használható, amennyiben a fény p polarizációfoka meghalad egy p^* küszöbértéket, és a polarizáció iránya egy küszöbnél kevésbé tér el az ugyanolyan napállású tiszta égbolt azonos irányból érkező fényének polarizációs irányától. Pomozi és társai [12] méréssel igazolták, hogy a tiszta ég polarizációs mintázatának állati tájékozódásra alkalmas k hányada a mezei tücskökre (*Gryllus campestris*) jellemző modellretina esetén a $\lambda = 650$ nm (vörös), 550 nm (zöld) és 450 nm (kék) hullámhosszakon meghaladja a 80%-ot. Emiatt tiszta ég alatt nincs szelektív előnyük a rövidebb (UV) hullámhosszon működő, égbolt-polarizációt detektáló látórendszereknek, mert az égbolt megfelelően nagy területe használható pola-

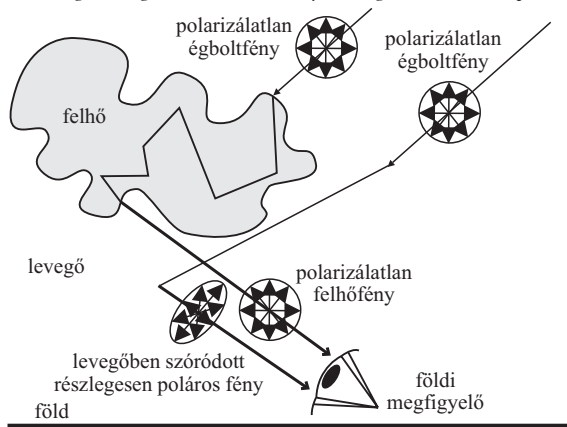


4. ábra. Tiszta (a) és felhős (b) égbolt I fényintenzitásának eloszlása és α polarizációs irányának mintázata a vörös (650 nm), zöld (550 nm) és kék (450 nm) színtartományban 180° látószögű képalkotó polarimetriával mérve. Mindkét égen a Nap pozíciója közel azonos.

rizációs iránytűként a látható tartományban is. Pomozi és társai azt is megmutatták, hogy felhős ég esetén a λ hullámhossz csökkenésével $k(\lambda)$ értéke növekszik a spektrum látható részében ($400 \text{ nm} < \lambda < 750 \text{ nm}$), ami szelektív előnyt biztosíthat az égbolt-polarizáció kék tartományban való érzékelésének.

Felhők alatt tehát az égbolt polarizációsirány-mintázatát előnyösebb kékben érzékelni, mint zöldben vagy vö-

5. ábra. Egy felhős égbolterületről a földi megfigyelő szemébe jutó fény két összetevőjének vázlatos ábrázolása. A polarizálatlan napfény a levegőben vagy a felhőben szóródik. A közvetlen felhőfény gyakorlatilag polarizálatlan, míg a levegőben szóródott fény részlegesen lineárisan poláros.



rösben. Mivel a Pomozi és társai [12] által használt polariméter csak a spektrum látható tartományában tudta mérni az égboltfény polarizációját, a $k(\lambda)$ függvény UV-beli folytatódásának kísérleti vizsgálata a jövő feladata. Amíg az égbolt-polarizáció 180° látószögű polarimetriai mérései nem terjednek ki az UV-tartományra ($200 \text{ nm} < \lambda < 400 \text{ nm}$) is, addig $k(\lambda)$ UV-beli viselkedését csak számítások szolgáltathatják. Cikkünk hátralévő részében egy olyan egyszerű léggöri optikai modellszámítást mutatunk be, amely szerint felhős ég esetén vagy lombok alatt $k(\lambda)$ értéke az UV-ben nagyobb, mint a spektrum látható részében.

Felhős égboltról vagy lombokról érkező fény polarizációfokának UV-beli viselkedése

Mivel adott napállás mellett a részlegesen felhős ég polarizációsirány-mintázata nagyjából megegyezik a tiszta égboltra jellemző mintázattal (4. ábra), a felhős ég polarizációs tájékozódásra alkalmas $k(\lambda)$ hányadát lényegében kizárólag az égboltfény $p_{felb\sigma}(\lambda)$ polarizációfoka határozza meg. Ha a bármelyik irányból érkező égboltfény $p_{felb\sigma}(\lambda)$ polarizációfoka nagyobb az adott állat $p^*(\lambda)$ polarizációs érzékenységi küszöbénél, akkor az abból az irányból érkező fény polarizációs iránytűként szolgálhat. Minél nagyobb $p_{felb\sigma}(\lambda)$ az egész égbolton, annál nagyobb lesz $k(\lambda)$ is. Egy felhős égbolterületről a földi megfigyelő szemébe jutó fény két részből tevődik össze (5. ábra):

1. a felhőben történő többszörös fényszóródás miatt gyakorlatilag teljesen polarizálatlan $I_{felb\sigma}(\lambda)$ intenzitású felhőfényből, valamint
2. a felhő és a megfigyelő közötti légrétegben szóródott $I_{ég}(\lambda)$ intenzitású és $p_{ég}(\lambda)$ polarizációfokú szórt fényből.

A $p_{felb\sigma}$ polarizációfok definíció szerint a poláros intenzitás és a teljes intenzitás hányadosa:

$$p_{felb\sigma}(\lambda, a) = \frac{a(\lambda, b) p_{ég}(\lambda) I_{ég}(\lambda)}{a(\lambda, b) I_{ég}(\lambda) + I_{felb\sigma}(\lambda)}, \quad (3)$$

ahol az $a(\lambda, b) \geq 0$ tényező írja le a felhő és a megfigyelő közti b vastagságú légréteg hatását a polarizációfokra. Más szavakkal, $a(\lambda, b)$ a szórt fény $I_{ég}(\lambda)$ intenzitásának és a felhőfény $I_{felb\sigma}(\lambda)$ intenzitásának arányát adja meg: minél nagyobb b , annál kisebb a felhőfény $I_{felb\sigma}(\lambda)$ intenzitásának befolyása a megfigyelőt elérő fény polarizációfokára, ami matematikailag $a(\lambda, b)$ egyre nagyobb értékét jelenti. Másfelől, a felhő alatt napfény által megvilágított légréteg b vastagságának csökkenésével csökken a szórás események száma is, ami $a(\lambda, b)$ kisebb értékét jelenti; ekkor a szórt fény $I_{ég}(\lambda)$ intenzitásának csökken a polarizációfokra gyakorolt hatása. Mivel az a tényezőt még nem mérte senki, első közelítésként a λ hullámhossztól függetlennek tekintjük. Habár az a tényezőnek a felhő alatt megvilágított légréteg b vastagságától való függése is ismeretlen, a fentiek alapján nyilvánvaló, hogy az $a(b)$ függvény monoton nő: ha egy felhő a megfigyelő közvetlen közelében van, a felhő alatt szóródott fény

intenzitása elhanyagolható, vagyis $a(b=0) = 0$. Ha pedig a felhő (például egy magas cirrusz vagy a horizonton lévő felhő) a megfigyelőtől nagy távolságban van, akkor a felhő fénye válik elhanyagolhatóvá a közte és a megfigyelő közti légrétegben szóródott fényhez képest.

A fölülről jövő fény polarizációját érzékelő és annak segítségével tájékozódó állatoknak gyakran nem a szabad égbolt, hanem a növényzet alatt kell orientálódnuk. Gondoljunk például az őserdőkben élő trópusi méhekre, amelyek az összes jelenleg élő méh őseinek számítanak. Ekkor a (3)-hoz teljesen hasonlóan számítható a lombzaton átszűrődő zöld polarizálatlan fény és a lombok alatti légrétegben szóródó napfény keverékének a $p_{lomb}(\lambda)$ polarizációfoka, amennyiben a lombok alatti légréteget közvetlen napfény éri, ahogy az gyakran előfordul például az erdőkben. Ilyenkor a felhőfény $I_{felb\sigma}(\lambda)$ spektruma helyett a lombfény $I_{lomb}(\lambda)$ spektrumával kell számolnunk:

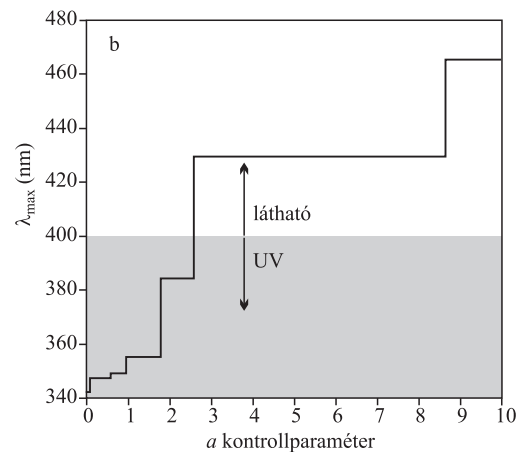
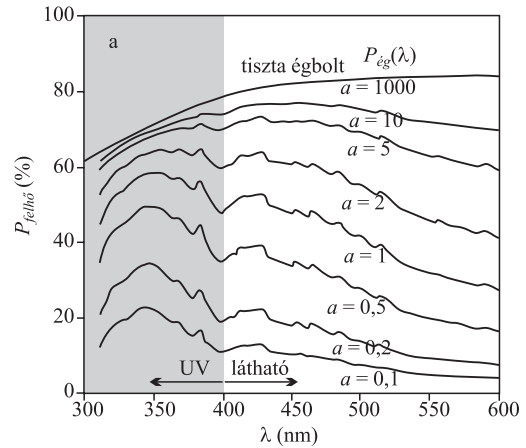
$$p_{lomb}(\lambda, a) = \frac{a p_{\text{ég}}(\lambda) I_{\text{ég}}(\lambda)}{a I_{\text{ég}}(\lambda) + I_{lomb}(\lambda)}, \quad (4)$$

ahol megint $a \geq 0$. Az 1. ábra a tiszta ég szórt fényének $p_{\text{ég}}(\lambda)$ polarizációfokát mutatja a Naptól 90° -ra az antiszoláris meridiánon mérve. A 2. ábrán látható az égboltfény $I_{\text{ég}}(\lambda)$ és a felhőfény $I_{felb\sigma}(\lambda)$ spektruma. A felhőfény spektrumát egy sűrű felhő alatt mérték, amikor az $a I_{\text{ég}}(\lambda) + I_{felb\sigma}(\lambda)$ teljes fényintenzitás gyakorlatilag megegyezett a felhőfény $I_{felb\sigma}(\lambda)$ intenzitásával, mert $a \approx 0$ volt. Az ezen függvények fölhasználásával számított $p_{felb\sigma}(\lambda, a)$ polarizációfokot a 6.a ábra mutatja, ahol jól látható, hogy

- ha $a < 2,5$ (ilyenkor a felhőfény dominál, vagyis a felhő és a megfigyelő közötti légréteg vastagsága kisebb egy küszöbértéknél), akkor $p_{felb\sigma}(\lambda, a)$ az UV-tartományban ($\lambda < 400$ nm) maximális;
- ha $a > 2,5$, akkor a $p_{felb\sigma}(\lambda, a)$ polarizációfok maximuma a látható ($400 \text{ nm} < \lambda < 800 \text{ nm}$) tartományban van;
- ha $a > 10$, akkor a $p_{felb\sigma}(\lambda, a)$ függvény a $p_{\text{ég}}(\lambda)$ függvényt közelíti (1. ábra).

E jellemzőket a következők indokolják. Habár az égboltfény $a p_{\text{ég}} I_{\text{ég}}$ poláros intenzitása nagyobb a kékből (K), mint az UV-ben, mert $p_{\text{ég}}^{(K)} > p_{\text{ég}}^{(UV)}$ és $I_{\text{ég}}^{(K)} > I_{\text{ég}}^{(UV)}$, viszont UV-ben a felhőfény $I_{felb\sigma}^{(UV)}$ intenzitása sokkal kisebb a felhő alatt szóródott fény $a I_{\text{ég}}^{(UV)}$ intenzitásánál. Más szavakkal, ha a λ kékből UV-re vált, a $p_{felb\sigma}(\lambda, a)$ (3) kifejezésbeli nevezője sokkal gyorsabban csökken, mint a számlálója, ezért $p_{felb\sigma}^{(UV)}(a)$ nagyobb lesz, mint $p_{felb\sigma}^{(K)}(a)$.

A 6.b ábra az égbolt-polarizáció alapuló tájékozódás szempontjából leghatékonyabban használható λ_{max} hullámhosszat mutatja az a kontrollparaméter függvényében, vagyis azon hullámhosszat, ahol $p_{felb\sigma}(\lambda, a)$ maximális. A 2. ábrán látható a nyárfa (*Populus deltoides*) lombzatán átszűrődő égboltfény $I_{lomb}(\lambda)$ spektruma. A felhőfényhez hasonlóan a lombfény is UV-ben a legkisebb intenzitású, és a levélbeli többszörös fényelnyelés következtében gyakorlatilag teljesen polarizálatlan. Következésképpen hasonló jelenségek érvényesek, mint felhők alatt, amint azt a 7. ábra is mutatja. Ha $a < 0,8$, akkor a lombok alatti levegőben szórt részlegesen poláros fényből és a leveleken átszűrődő UV-hiányos polarizálatlan zöld fényből álló lombfény $p_{lomb}(\lambda, a)$ polarizációfoka az



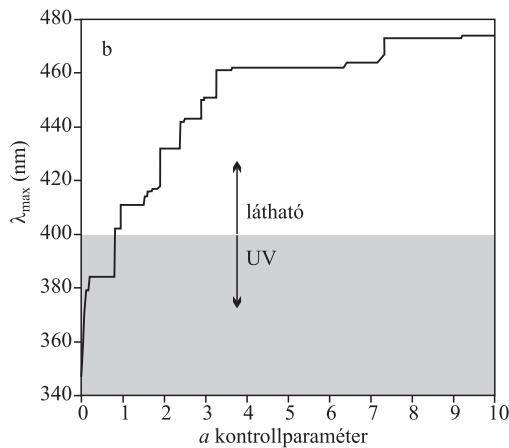
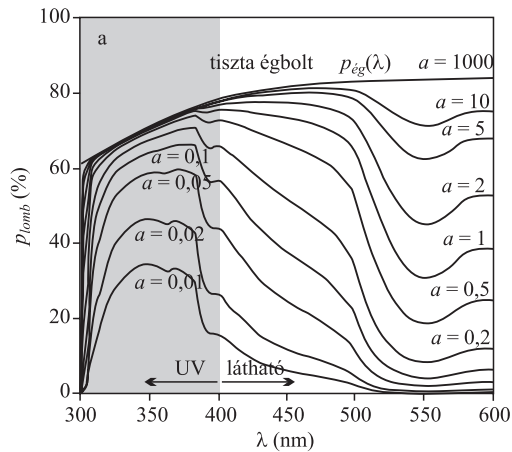
6. ábra. (a) Felhős égbolterületről jövő fénynek az a kontrollparaméter különböző értékeiél a (3) alapján az 1. ábra $p_{\text{ég}}(\lambda)$, valamint a 2. ábra $I_{\text{ég}}(\lambda)$ és $I_{felb\sigma}(\lambda)$ függvényei fölhasználásával számolt $p_{felb\sigma}(\lambda, a)$ polarizációfoka. Minél nagyobb az a értéke, annál intenzívebb a felhő alatt szórt poláros fény.

(b) A $p_{felb\sigma}(\lambda, a)$ függvény maximumának λ_{max} helye az a kontrollparaméter függvényében.

UV-tartományban maximális. Ilyenkor tehát a fölülről jövő lombfény polarizációját a spektrum ibolyán túli hullámhosszain lehet a leghatékonyabban detektálni. Ez azon rovarok számára fontos, amelyek lombok alatt élnek és a fölülről jövő, lombzaton átszűrődő fény polarizációsirány-mintázata alapján tájékozódnak.

A polarizációlátás UV-paradoxonának föloldása

Megmutattuk tehát, hogy a polarizálatlan felhőfénynek, illetve lombfénynek és a felhők, illetve lombok alatti légrétegben szóródott napfénynek az a kontrollparaméterrel jellemzett aránya hogyan határozza meg a felhők, illetve lombzat alatti megfigyelőhöz eljutó fény $p(\lambda, a)$ polarizációfokát. A felhők és lombok hatása közti egyetlen fontos különbség, hogy míg a felhők nagyon nagy távolságra is lehetnek a megfigyelőtől (ilyenkor az a kontrollparaméter értéke nagy), addig a lombok néhány 10 m-nél magasabban nem lehetnek a talajtól (ekkor az a kontrollparaméter kicsi). Fontos azonban megjegyezni, hogy a felhős ég és a lombok alatti fényviszonyokra számolt polarizációfok (3) és (4) szerinti kifejezéseiben szereplő



7. ábra (a) A tiszta égbolt lombozaton átszűrődő fényének az a kontrollparaméter különböző értékeinél a (4) egyenlet alapján az 1. ábra $p_{\text{ég}}(\lambda)$, valamint a 2. ábra $I_{\text{ég}}(\lambda)$ és $I_{\text{lomb}}(\lambda)$ függvényei felhasználásával számolt $p_{\text{lomb}}(\lambda, a)$ polarizációfoka. Minél nagyobb az a értéke, annál intenzívebb a lombozat alatt szórt poláros fény.

(b) A $p_{\text{lomb}}(\lambda, a)$ függvény maximumának λ_{max} helye az a kontrollparaméter függvényében.

két a kontrollparaméter nem azonos egymással: tehát adott b magasságú felhőhöz tartozó a kontrollparaméter értéke nem egyenlő az ugyanolyan b magasságú lombozathoz tartozó a kontrollparaméter értékével. A fentiek alapján a polarizációlátás UV-paradoxona a következőképpen oldható föl:

- Tiszta ég esetén az égbolt-polarizáció érzékelésére nincs optimális hullámhossz, mivel a tiszta ég $p_{\text{ég}}$ polarizációfoka minden hullámhosszon nagyobb a rovarok p^* polarizációs küszöbénél, így az égbolt polarizációs tájékozódásra alkalmas $k(\lambda)$ hányada az UV- és a látható tartományban egyaránt megfelelően nagy.

- Részlegesen felhős ég esetén a tiszta égboltra jellemző polarizációirány-mintázat folytatódik a felhők alatt is, különösen a spektrum kék és UV-tartományjaiban.

- Ha a felhők alatti légréteget közvetlenül megvilágítja a Nap, akkor a felhős területek irányából érkező fény $p_{\text{felbő}}$ polarizációfoka az UV-ben a legnagyobb, mert az UV-szegény polarizálatlan felhőfény e spektrális tartományban csökkenti legkevésbé a felhő alatti légrétegben szóródott fény polarizációfokát. Ekkor tehát az égbolt-polarizáció érzékelése az UV-ben optimális.

Hangsúlyozzuk, hogy habár végig a rovarok égbolt-polarizáció-érzékeléséről beszéltünk, eredményeink minden égbolt-polarizációt detektáló állatra érvényesek. Azért foglalkoztunk mégis csak rovarokkal, mert jelenleg a *Drassodes cupreus* kövipók kivételével kizárólag rovarokról tudjuk, hogy mely spektrális tartományban érzékelik az égbolt polarizációját (táblázat). Bár sok fajról (például a *Palaemonetes vulgaris* garnélarákról) bizonyították már viselkedési vizsgálatokkal, hogy érzékeli az égbolt polarizációs mintázatát, általában nem ismert, hogy a spektrum melyik tartományában történik mindez. Ugyanakkor jöllehet, számos fajról (például az *Oncorhynchus mykiss* szivárványos pisztrángról) tudjuk, hogy melyik spektrális tartományban érzékeny a fény polarizációjára, az viszont nem bizonyított még, hogy e képességet az égbolt polarizációs mintázatának detektálására használja. A szakirodalom átnézése után [1] állítottuk össze a táblázatot, melyben csak azon fajok szerepelnek, amelyekről i) bizonyított, hogy érzékelnéi képesek az égbolt polarizációját, és azt navigációra használják, valamint ii) ismert, hogy mely spektrális tartományban történik mindez.

Amikor az égbolt-polarizációt kékben érdemes érzékelni

Az UV-tartomány mellett szóló fenti érveink ellenére bizonyos rovarfajok kékben vagy zöldben érzékelik az égbolt polarizációját (táblázat). Nyilvánvaló, hogy az egyes rovarfajok által a poláros égboltfény alapján történő tájékozódásra használt optimális hullámhossz számos egyéb fontos fizikai, biológiai és környezeti tényező is befolyásolhatja. A tücskök esetében létezik egy magyarázat, hogy miért használják e célra a spektrum kék tartományát. A 7. ábrán látható, hogy a $p_{\text{felbő}}$ polarizációfok az a kontrollparaméter egy adott értékénél viszonylag magas a kék ($400 \text{ nm} < \lambda < 470 \text{ nm}$) tartományban is. Így részlegesen felhős ég esetén az UV után a kék a spektrum második legmagasabb polarizációfokkal rendelkező tartománya.

Tiszta ég esetén a kék spektrális tartománynak az UV-vel szemben a következő előnye lehet. A napfénynek és a tiszta égbolt fényének az intenzitása UV-ben kisebb, mint kékben vagy zöldben (2. ábra). Ezért alkonyatkor a tiszta égbolt fényének intenzitása előbb esik egy polarizációérzékeny látórendszer érzékelési küszöbe alá az UV-ben, mint kékben vagy zöldben. Ezzel magyarázható, hogy az alkonyatkor aktív mezei tücskök (*Gryllus campestris*) miért a kékben érzékelik az égboltfény polarizációját. A tücskök (például *Acheta domestica*, *Gryllus bimaculatus*, *Gryllus campestris*) nemcsak nappal, hanem alkonyatkor, hajnalban, sőt éjszaka is aktívak, és mindannyiuk összetett szemének háti sávjában a kék fényre érzékeny fotoreceptorok detektálják az égboltfény polarizációját. Zufall és társai [13] szerint a kék- és polarizációérzékenység a rovarszemek gyakori alkalmazkodása a nagyon alacsony fényintenzitásokhoz, míg a nappal aktív rovarok (például házimehek, sivatagi hangyák, legyek) főként az UV-ben érzékelik az égbolt polarizációját (táblázat). Felhők mellett az égboltfény UV-összetevője sokkal gyengébb, mint tiszta égnél (2. ábra), ezért felhős viszonyok között az égbolt-polarizációt előnyösebb a kékben érzékelni, mint az UV-ben. Másrészt viszont felhős ég esetén a $p_{\text{felbő}}$ polarizációfok az UV-ben maximális, így az égbolt polarizációs mintázatának érzékelése az UV-ben előnyösebb. A jelenleg még megválaszolatlan kérdés csak az, hogy melyik hatás az erősebb.

Az égbolt-polarizáció érzékelése és a polarotaktikus vízdetekció közötti analógia

A vízirovarok a vízfelszínre a róla visszaverődő fény vízszintes polarizációja segítségével, polarotaktikusan detektálják [14]. A polarotaktikusan vizet kereső rovarfajok döntő többsége a vizet az UV-ben detektálja, mivel a víz felszíne alól jövő fény intenzitása UV-ben a legkisebb, emiatt a vízről a megfigyelő szemébe jutó fény polarizációfoka UV-ben a legnagyobb. Ugyanakkor számos vízirovarfaj a spektrum látható tartományában detektálja a vízfelületről visszavert vízszintes poláros fényt, aminek receptor-fiziológiai okait *Schwind* [15] fedte föl. Vegyük észre, hogy az optimális hullámhossztartomány tekintetében szoros analógia van az égboltfény polarizációjának és a vízfelszínről visszaverődött fény polarizációjának érzékelése között: mindkettő az UV-ben a leghatékonyabb. Ennek mindkét esetben azonosak a fizikai okai: ha az optikai környezet háttéréből jövő fény polarizálatlan – felhőzet/lomboszat az égbolt esetén, illetve vízfenék/vízben lebegő részecskék a víztest esetén –, akkor az égboltfénynek, illetve a vízről visszavert fénynek is UV-ben maximális a polarizációfoka, mivel a háttérből eredő fény intenzitása az UV-ben a legkisebb.

Köszönetnyilvánítás

Kutatómunkánkat a magyar Oktatási Minisztérium *Horváth Gábornak* adott 3 éves Széchenyi István-ösztöndíja és a német Alexander von Humboldt Alapítvány 14 hónapos ösztöndíja támogatta.

Irodalom

1. HORVÁTH, G., VARJÚ, D.: *Polarized Light in Animal Vision - Polarization Patterns in Nature* – Springer-Verlag, Heidelberg–Berlin–New York, p. 447 (2003)
2. BARTA, A., HORVÁTH, G.: *Why is it advantageous to perceive the polarization of downwelling light under clouds and canopies in the UV?* – J. Theor. Biol. 226 (2004) 429–437
3. COULSON, K.L. *Polarization and Intensity of Light in the Atmosphere* – A. Deepak Publishing, Hampton, Virginia, USA (1988)
4. FRISCH, K. VON: *The Dance Language and Orientation of Bees* – Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts, USA (1967)
5. HAWRYSHYN, C.W.: *Polarization vision in fish* – Am. Sci. 80 (1992) 164–175
6. MAZOKHIN-PORSHNYAKOV, G.A.: *Insect Vision* – Plenum Press, New York (1969)
7. WEHNER, R.: *Polarized-light navigation by insects* – Sci. Am. 235/7 (1976) 106–115
8. WEHNER, R.: *The polarization-vision project: championing organismic biology* – Fortschr. Zool. 39 (1994) 103–143
9. WEHNER, R.: *The hymenopteran skylight compass: matched filtering and parallel coding* – J. Exp. Biol. 146 (1989) 63–85
10. BRINES, M.L., GOULD, J.L.: *Skylight polarization patterns and animal orientation* – J. Exp. Biol. 96 (1982) 69–91
11. TÓTH Z.: *Mi történt az ózonpajzsral és az UV-sugárzással?* – Természet Világa 135 (2004) 245–249
12. POMOZI, I., HORVÁTH, G., WEHNER, R.: *How the clear-sky angle of polarization pattern continues underneath clouds: full-sky measurements and implications for animal orientation* – J. Exp. Biol. 204 (2001) 2933–2942
13. ZUFALL, F., SCHMITT, M., MENZEL, R.: *Spectral and polarized light sensitivity of photoreceptors in the compound eye of the cricket (*Gryllus bimaculatus*)* – J. Comp. Physiol. A 164 (1989) 597–608
14. SCHWIND, R.: *Polarization vision in water insects and insects living on a moist substrate* – J. Comp. Physiol. A 169 (1991) 531–540
15. SCHWIND, R.: *Spectral regions in which aquatic insects see reflected polarized light* – J. Comp. Physiol. A 177 (1995) 439–448