

Fizikai Szemle

MAGYAR FIZIKAI FOLYÓIRAT

A Matematikai és Természettudományi Értesítőt az Akadémia 1882-ben indította
A Matematikai és Fizikai Lapokat Eötvös Loránd 1891-ben alapította

LX. évfolyam

5. szám

2010. május

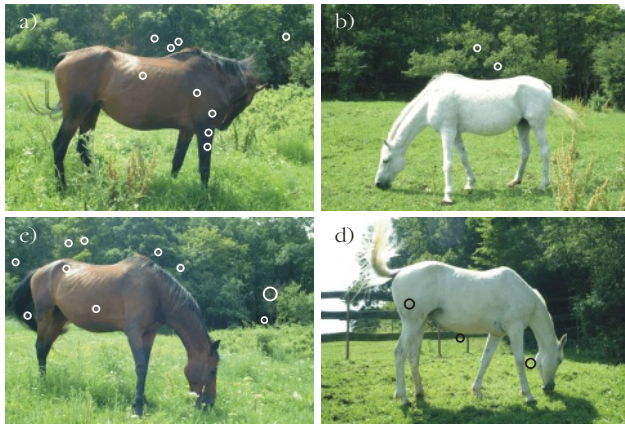
A LOVAK FEHÉRSÉGÉNEK EGY NEM VÁRT ELŐNYE

A leginkább „bögölyálló” ló depolarizáló fehér szőrű,
a fekete ló pedig szenved polarizáló szőrét

Blahó Miklós, Horváth Gábor, ELTE Fizikai Intézet, Biológiai Fizika Tanszék, Budapest
Hegedüs Ramón, Gironai Egyetem, Számítógépes Látás és Robotika Csoport, Girona, Spanyolország
Kriska György, ELTE Biológiai Intézet, Biológiai Szakmódszertani Csoport, Budapest
Gerics Balázs, Szent István Egyetem, Anatómiai és Szöveti Tanszék, Budapest
Farkas Róbert, Szent István Egyetem, Parazitológiai és Állattani Tanszék, Budapest
Susanne Åkesson, Lundi Egyetem, Biológia Tanszék, Lund, Svédország

A fehér lovak gyakran szenvednek az ultraibolya napsugárzással szembeni nagy érzékenységből fakadó rosszindulatú bőr rákban és látórendszeri betegségeken. Ráadásul a vadon élő fehér lovakat a ragadozók könnyebben elejtik, mert fehérségük miatt kevésbé tudnak rejtőzködni, mint sötétebb színű fajtársaik. Nagyobb sebezhetőségük ellenére a fehér lovakat az emberek évezredek óta nagy becsben tartják, éppen a természetbeni ritkaságuk miatt. Cikkünkben megmutatjuk, hogy a bögölyök kevésbé vonzódnak a fehér lovakhoz, mint a sötét színűekhez. A bögölyök számos egészségügyi és gazdasági problémát okoznak az embereknek és állatoknak egyaránt, mivel nőtényeik betegségek kórokozói terjesztik, miközben a gerincesek vérét szívják. Azt is bizonyítjuk, hogy a bögölyök a vérszívásra alkalmas gazdaállatot részben az annak testfelületéről visszavert poláros fény segítségével találják meg. A bögölyök főként fekete és barna szőrű lovakhoz való vonzódása a pozitív polarotaxisukkal, vagyis az erősen és vízszintesen poláros fényhez való vonzódásukkal magyarázható. Mivel a gazdaállat színe meghatározza a bögölyökre kifejlesztett vonzerejét is, ezáltal kibat a gazdaállat kórokozók általi megfertőződésére is. Habár kizárólag a bögölyök és lovak közti vizuális kölcsönhatást vizsgáltuk, a jelentős nemzetközi visszhangot kiváltó eredményeink érvényesek lehetnek a polarotaktikus bögölyök más gazdaállataira is.

A természetes kiválasztódás és a hímek versengése a nőtényekért sok esetben vezetett a kültakaró (tollzat, szőrzet) látványos mintázataihoz, amelyek a hímekben hordozott „jó gének” és a paraziták elleni nagy ellenálló képesség vizuális jelzőinek számítanak [1–3]. A tesztoszteron szabályozza a szőrzet növekedését [4] és a melaninképződést [5], valamint befolyásolja a hímek agresszióját [6], amely jellemzők a hímek dominanciájával és megnövekedett párosodási lehetőségével állnak szoros kapcsolatban. Ugyanakkor a magasabb tesztoszteronszint nagyobb parazitaterheléssel és a paraziták miatti nagyobb halálozási aránnyal jár együtt [7, 8]. A feltűnőségük miatti nagy sebezhetőségük következtében a természetben csak igen ritkán fordulnak elő fehér (világos szürke vagy albínó) lovak és más patás állatok. Az ilyen fehér állatok sokkal kevésbé védettek a napsugárzás ultraibolya összetevőjével szemben, ami megnöveli a bőr rák kialakulásának esélyét, továbbá a látórendszer betegségeihez vezethet [9]. Egy fehér patást a ragadozók könnyen észrevesznek, ezért a fehér egyedek az evolúció során kisselektálódtak a vadon élő populációkból. Másrészt viszont – éppen a természetbeni ritkaságuk miatt – az emberek kitenyészítették a fehér (lovas szaknyelven szürke) lovak különféle fajtáit. A fehér ló az emberi kultúrában idővel a ritkaság, a méltóság és a gazdagság státusz-szimbólumává vált [10]. Gondoljunk csak például Árpád vezérünk vagy



1. ábra. Két jellemző képpár az általunk vizsgált, bögölyök által zaklatott pej (barna, a, c) és szürke (fehér, b, d) lóról. A lovak körül szálló és azokra rászállt bögölyöket vizuálisan ismertük föl és a képeken karikával jelöltük. 70 képpárt értékeltünk így ki, és az összes fényképen megszámoztuk a bekarikázott bögölyöket. Az itteni képpárokon is jól látható, hogy a barna lovat a bögölyök sokkal inkább támadták, mint a fehérét.

Horthy Miklós fehér lovára, illetve a csak a mesékben létező fehér egyszarvúra.

A fehér lovak egy speciális mutációt hordoznak, ami egy több ezer évvel ezelőtt élt közös ősrre vezethető vissza [9]. A fehér lovak többsége egy őszülést okozó domináns mutációt hordoz, amennyiben e lovak színes (fekete vagy barna) szőrzettel születnek, de egyéves korukra megőszülnek. E folyamat hasonló az emberek őszülésére, csak a lovaknál sokkal gyorsabban történik. A ma élő lovak mintegy 10%-a hordozza ezt az őszülést kiváltó mutációt. E genetikai mutáció miatt, az emberi gondoskodás ellenére, a fehér lovak sokkal érzékenyebbek a káros ultraibolya-sugárzással szemben, ami növeli a bőrrák kialakulásának esélyét. A 15 évesnél öregebb fehér (szürke) lovak 75%-ának van valamilyen jóindulatú daganata, ami néhány esetben rosszindulatúvá alakulhat [9]. Tehát a lovak látványos fehérségének ára az ultraibolya-sugárzás kiváltotta bőrrák nagyobb kockázata.

Cikkünkben megmutatjuk, hogy a fehér lovak a bögölyök számára kevésbé vonzóak, mint a sötétebb színűek. Kísérletekkel és képalkotó polarimetriai vizsgálatokkal támasztjuk alá azt, hogy e jelenség a testfelület fénypolarizáló képességével és a bögölyöknél nemrég fölfedezett pozitív polarotaxissal [11] magyarázható, vagyis azzal,

1. táblázat

Egy szokolyai legelőn 2008. június 22-én egy barna és egy fehér lóról készült 70 képpáron (1., 5. ábra) vizuálisan fölszámolt bögölyök N száma

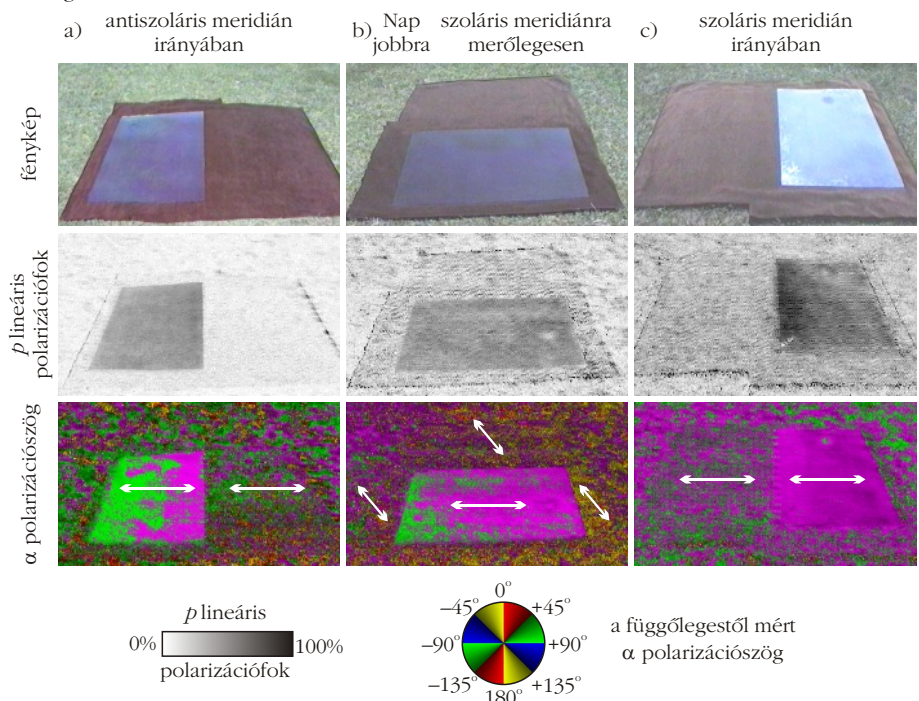
barna ló	fehér ló
405	110

Az $N = 405$ és 110 közötti különbség statisztikailag magasan szignifikáns ($\chi^2 = 169$, $df = 1$, $p < 0,0001$).

hogy a bögölyök vonzódnak az erősen és vízszintesen poláros fény természetes vagy mesterséges forrásaihoz. Az, hogy a fehér lovak kevésbé vonzzák a bögölyöket, nagyon előnyös tulajdonság, mert a bögölyök sok szenvedést okoznak a lovaknak, és más emlősöknek is. E rovarok vérszívó nőstényei súlyos betegségek kórokozóinak hordozói [12], folytonos zaklatásuknak köszönhetően pedig a lovak és más növényevő állatok (például szarvasmarhák) kevesebbet legelnek, miáltal testtömegük és tejtermelésük is jelentősen lecsökken [13]. A vadon élő állatok populációira is negatív hatással van a bögölyök folyamatos támadása miatt megzavart táplálkozás, miáltal a gazdaállatok állóképessége (fitnesze) csökken.

A terepen megfigyeléseket és választásos kísérleteket végeztünk, amelyekben a bögölyök lovakhoz, lómakettekhez és különböző fénypolarizáló-képességű tesztfelületekhez való vonzódását tanulmányoztuk. A kapott eredmények szerint nem önmagában a szőrzet sötét színe, hanem fénypolarizáló-képessége okozza

2. ábra. Az 1. és 2. kísérletben használt fényes barna (bal oldalt) és matt barna (jobb oldalt) napos tesztfelületeknek a szoláris meridiánhoz képest három különböző irányból képkalkotó polarimetriával mért polarizációs mintázatai a spektrum kék (450 nm) tartományában. A polariméter optikai tengelyének dőlésszöge -35° volt a vízszinteshez képest. Az α -mintázatokon a jellemző polarizációirányokat kettősfejű nyilak is mutatják. Amikor a tesztfelületek árnyékban voltak, a polarizációs mintázatok teljesen hasonló volt, azzal a különbséggel, hogy a visszavert fény polarizációiránya mindig vízszintes volt.



2. táblázat

Egy barna és egy fehér ló (1., 5. ábra) megfigyelt előfordulása 2008. június 22-én egy szokolyai napos legelőn és a legelő melletti erdő árnyékában az idő függvényében, és a t teljes tartózkodási idő.

idő	árnyékos erdő		napos legelő	
	fehér ló	barna ló	fehér ló	barna ló
11:00	-	-	+	+
11:15	-	+	+	-
11:25	+	+	-	-
11:30	-	-	+	+
11:40	-	+	+	-
11:43	-	-	+	+
11:46	-	+	+	-
11:49	-	-	+	+
11:58	-	-	+	+
11:59	-	+	+	-
12:02	-	+	+	-
12:03	-	+	+	-
12:04	+	+	-	-
12:23	-	+	+	-
12:30	+	+	-	-
13:00	+	+	-	-
t (perc)	54	82	66	38

+: megjelenés

-: eltűnés

Helyi nyári időszámítás = UTC+2h

a bögölyök erősebb vonzódását a sötétebb lovakhoz. Hogy a választásos terepkísérleteinkben használt lómakettek és tesztfelületek polarizációs sajátosságait összehasonlíthassuk a bögölyök által támadott tipikus gazdaállatokéival, élő lovak és szarvasmarhák polarizációs mintázatait is mértük képpalkotó polarimetriával. A lovasok, valamint a lovak és más haszonállatok tartói számára is fontos eredményeinket [14] számos más nyomtatott és elektronikus médium mellett a *Nature* [15], a *Science* [16] és a *Discover Magazine* [17] is méltatta.

Vizsgálati módszerek

Lovak bögölyök általi zaklatásának megfigyelése

Egy meleg napsütéses napon, 2008. június 22-én Szokolyán (47° 52' Ny, 19° 00' K) egy legelőn figyeltük meg egy barna (lovasszaknyelven pej) és egy fehér (szürke) ló bögölytámadásokkal szembeni viselkedését. A bögölyök mindkét lovat folyamatosan zaklatták, a lovakat valóságos bögölyfelhő vette körül. Hogy a bögölyfelhő méretét valamilyen módon dokumentáljuk, 70-70 fényképet készítettünk a legelő barna és fehér lóról (1. ábra). A 10 megapixel felbontású képeken egy számítógépes képernyőn leszámoltuk a

3. táblázat

Az 1. kísérletben Szokolyán, 2008. június 23-án 6,5 óra alatt a fényes és matt barna tesztfelületekhez (2. ábra) vonzott bögölyök N_B száma és azok tesztfelületre való leszállásainak N_L száma

bögölyök N_B száma		leszállások N_L száma	
fényes barna	matt barna	fényes barna	matt barna
44	1	174	1

A kísérlet 10:30 és 17:00 (UTC+2h) óra között tartott. Az $N_B = 44$ és 1, valamint az $N_L = 174$ és 1 közti különbségek statisztikailag magasan szignifikánsak ($df = 1, 44/1: \chi^2 = 41,1, 174/1: \chi^2 = 171,0, p < 0,0001$).

4. táblázat

Az 1. kísérletben Gödön, 2008. június 25-én 6,5 óra alatt a fényes és matt barna tesztfelületekhez (2. ábra) vonzott bögölyök N_B száma és azok tesztfelületre való leszállásainak N_L száma

bögölyök N_B száma		leszállások N_L száma	
fényes barna	matt barna	fényes barna	matt barna
47	1	157	1

A kísérlet 10:30 és 17:00 (UTC+2h) óra között tartott. Az $N_B = 47$ és 1, valamint az $N_L = 157$ és 1 közti különbségek statisztikailag magasan szignifikánsak ($df = 1, 47/1: \chi^2 = 44,1, 157/1: \chi^2 = 154,0, p < 0,0001$).

vizuálisan fölismert bögölyöket (1. táblázat). Az intenzív bögölytámadások előtt a lovak időnként a napos legelőről a rétet határoló erdő árnyékába menekültek. Mértük mindkét ló esetén a legelőn és árnyékban töltött időt (2. táblázat).

Az 1. kísérlet

2008. június 23–24-én, illetve 25–26-án zajlott meleg, napos időben egy-egy lovastanyán Szokolyán (47° 52' Ny, 19° 00' K) és Gödön (47° 43' Ny, 19° 09' K), naponta 9:30-tól 17:30-ig (helyi nyári idő = UTC+2h). Egy adott helyszínen az első napon két azonos méretű (150×150 cm) és minőségű, száraz, matt, barna vásznat fektettünk vízszintes deszkákra, egymástól 1 m távolságra. Az egyik vásznat egy színtelen, átlátszó, 3 mm vastag műanyag lappal fedtük le (2. ábra). A tesztfelületeket óránként fölcseréltük, továbbá kétóránként az árnyékból a közeli napos területre helyeztük át. A tesztfelületek hőmérsékletét digitális kontakthőmérővel mértük. A két tesztfelület hőmérséklete a kísérlet során mindvégig – $\pm 0,25$ °C pontossággal – azonos volt. Mindkét tesztfelületnél számoltuk az odavonzott bögölyöket és a tesztfelületre való leszállásaikat (3. és 4. táblázat). A második napon is elvégeztük ezt a kísérletet azzal a különbséggel, hogy a műanyag lappal borított barna vásznat egy azonos méretű matt fehér vászonra cseréltük.

A 2. kísérlet

Először 2008. augusztus 3-án 9:00 órától 19:00 óráig (UTC+2h) végeztük el egy lovasiskola melletti temetőben, Kiskunhalason (46° 43' Ny, 19° 05' K). A kísérleti elrendezés az 1. kísérlettel megegyező volt, csak a vízszintes átlátszó, színtelen műanyag lapot

5. táblázat

A száraz matt barna teszfelületre leszállt és a ragadós, fényes, barna felülettel csapdába ejtett bögölyök száma a 2. kísérletben, 2009. augusztus 16. és 25. között

száraz matt barna	ragadós fényes barna
4	189

A különbség magasan szignifikáns (χ^2 teszt: $df = 1$, $\chi^2 = 177,3$, $p < 0,0001$).

szintelen, szagtalan ragasztóval (BabolnaBio® egérragacs) vontuk be, amely a felületre szálló minden rovarot megfogott, továbbá a teszfelületek végig árnyékban voltak. Számoltuk a matt barna felületre szálló és a csillogó ragadós felülettel csapdába ejtett bögölyöket. A ragasztóba ragadt bögölyöket azonnal eltávolítottuk a felületről, így a következő bögöly számára a csapdába ejtett fajtárs látványa nem befolyásolta a felület vonzókéességét. A kísérletet 2008. augusztus 4-én ugyanott megismételtük azzal a különbséggel, hogy a műanyag lappal borított matt barna vásznat egy azonos méretű matt fehér vásznonra cseréltük. Megint számoltuk a két teszfelületre szálló bögölyöket. A teszfelületek hőmérséklete a kísérlet során végig azonos volt, mivel árnyékban voltak.

A kísérlet első részét, amiben matt barna és fényes barna teszfelületeket használtunk, 2009. augusztus 16. és 25. között, naponta 12:00-tól 13:00-ig, összesen 10 alkalommal megismételtük. Számoltuk a vízszintes matt barna felületre szálló és a vízszintes csillogó ragadós felülettel csapdába ejtett bögölyöket (5. táblázat). A fényes barna felületre ragadt bögölyöket most is azonnal eltávolítottuk. Miközben a ragadós felületről leszedtük a bögölyöket, azok súlyosan megsérültek, ami a faji meghatározásukat lehetetlenné tette. Mindazonáltal bizonyosan bögölyök (Tabanidae: Diptera) voltak. 2009. augusztus 16. és 25. között, naponta 13:00-tól 14:00-ig a kísérlet második felét is – amiben egy száraz matt barna és egy száraz matt fehér teszfelületet használtunk – tízszer megismételtük, számolva a teszfelületekre rászálló bögölyöket.

A 3. kísérlet

2009. július 17-től szeptember 13-ig folyamatosan zajlott egy lovastanyán, Szokolyán (47° 52' Ny, 19° 00' K). Egy barna, egy fekete és egy fehér lómakettet (mindhárom azonos formájú és méretű: hosszúság: 160 cm, magasság: 110 cm, szélesség: 60 cm) állítottunk a füves talajra normál testtartásban (3. ábra). A három lómakettet 5 m távolságra helyeztük el egymástól egy egyenes mentén. A felületüket minden második napon szintelen, szagtalan ragasztóval (BabolnaBio® egérragacs) kentük be. A lómakettek sorrendjét kétnaponként véletlenszerűen fölcseréltük. A kísérlet helyét úgy választottuk meg, hogy mindhárom lómakett egyszerre legyen napon vagy árnyékban. A lómakettek ragadós felületeivel csapdába ejtett bögölyöket kétnaponta leszedtük és megszámloltuk (6. táblázat). Felhős vagy esős időben a bögölyök nem repültek, s ekkor a lómakettek egyetlen bögölyt

6. táblázat

A ragadós barna, fekete és fehér lómakettekkel (3., 6. ábra) fogott bögölyök száma a 3. kísérletben

dátum (2009)	időjárás	ragadós lómakett		
		barna	feke	fehér
július 17–18.	napos, meleg	41	50	4
július 19–20.	napos, meleg	23	33	2
július 21–22.	napos, meleg	9	18	2
július 23–24.	napos, meleg	35	59	2
július 25–26.	napos, meleg	11	50	1
július 27–29.	esős, hideg	0	0	0
július 30–31.	napos, meleg	40	50	1
augusztus 1–2.	napos, meleg	64	78	2
augusztus 3–4.	napos, meleg	20	28	1
augusztus 5–6.	napos, meleg	10	13	1
augusztus 7–10.	felhős, hideg	0	0	0
augusztus 11–12.	napos, meleg	15	58	0
augusztus 13–14.	napos, meleg	16	32	1
augusztus 15–16.	napos, meleg	21	40	0
augusztus 17–18.	napos, meleg	7	12	2
augusztus 19–20.	napos, meleg	9	19	2
augusztus 21–22.	esős, hideg	0	0	0
augusztus 23–24.	napos, meleg	1	5	0
augusztus 25–26.	napos, meleg	2	4	0
augusztus 27–28.	napos, meleg	2	6	0
aug. 29. – szept. 1.	esős, hideg	0	0	0
szeptember 2–3.	napos, meleg	2	4	0
szeptember 4–5.	napos, meleg	2	1	0
szeptember 6–7.	felhős, hideg	0	0	0
szeptember 8–9.	napos, meleg	3	0	1
szeptember 10–11.	felhős, hideg	0	0	0
szeptember 12–13.	napos, meleg	1	2	0
összesen:		334	562	22

Az e kísérlettel párhuzamosan (július 17-től 26-ig, illetve augusztus 11-től 16-ig) a terepen kívül lévő fekete étolajtálca fogási eredményei szerint a következő bögölyfajok voltak jelen a 3. kísérlet során: *Tabanus tergstinus*, *T. bromius*, *T. bovinus*, *T. autumnalis*, *Atylotus fulvus*, *A. loewianus*, *A. rusticus* és *Haematopota italica*. A különbségek magasan szignifikánsak.

χ^2 tesztek: a) barna–fekete: $df = 1$, $\chi^2 = 58,0$, $p < 0,0001$, magasan szignifikáns; b) barna–fehér: $df = 1$, $\chi^2 = 273,4$, $p < 0,0001$, magasan szignifikáns; c) fekete–fehér: $df = 1$, $\chi^2 = 499,3$, $p < 0,0001$, magasan szignifikáns; d) multinomiális teszt: $df = 2$, $\chi^2 = 480,3$, $p < 0,0001$, magasan szignifikáns.

Egyutas ANOVA teszt: $SS_{barnás} = 5443,6$, $df = 2$, $MS_{barnás} = 2721,8$; $SS_{biba} = 21132,4$, $df = 78$, $MS_{biba} = 270,9$; $F = 10,05$, $p < 0,0001$, magasan szignifikáns.

sem fogtak. Miközben a lómakettek ragadós felületéről a bögölyöket leszedtük, azok súlyosan megsérültek, ami a faji meghatározásukat lehetetlenné tette. Mindazonáltal a leszedett rovarok bizonyosan bögölyök (Tabanidae: Diptera) voltak.

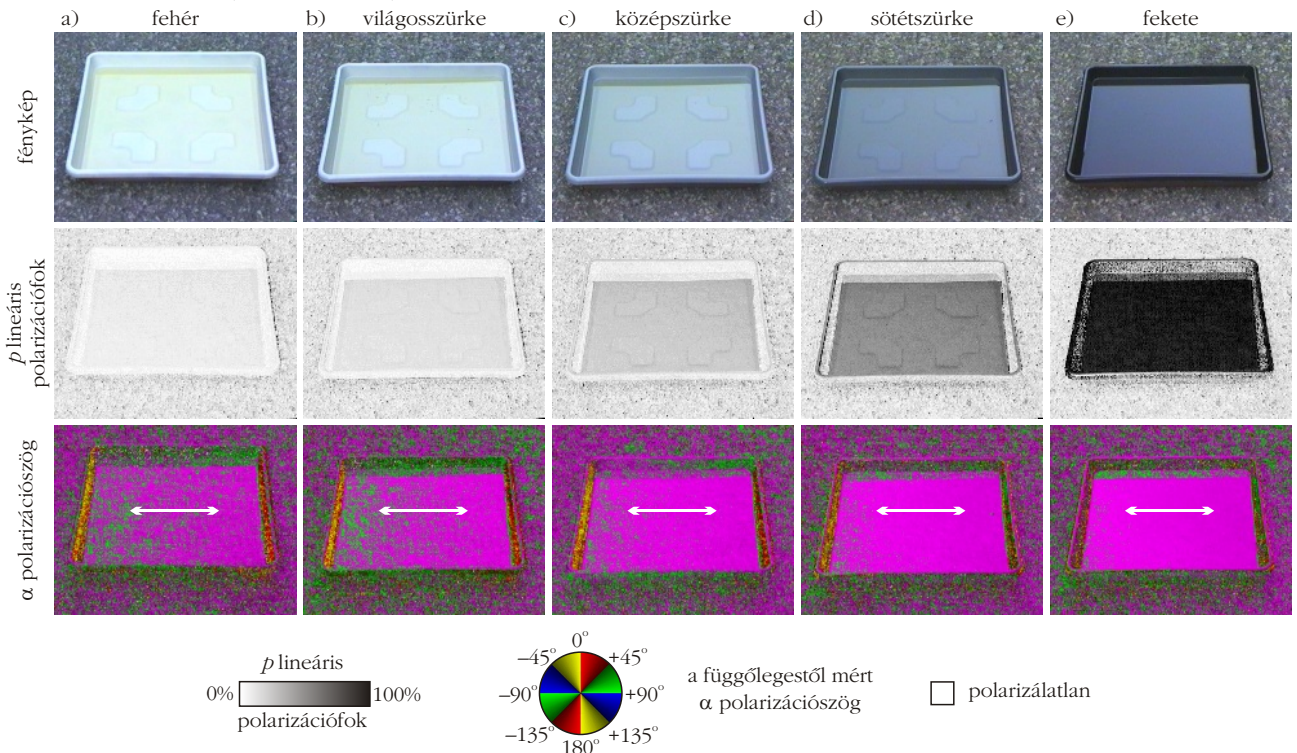


3. *ábra.* A 3. kísérletben használt ragadós barna (a), fekete (b) és fehér (c) lómakettek. A barna (d), fekete (e) és fehér (f) lómakettkre ragadt bögölyök és más rovarok. (g) A barna lómakettkre ragadt egyik bögöly. (h) A fekete lómakettkre ragadt egyik bögöly. (i) A fehér lómakettkre ragadt egyik lepke.

A 4. kísérlet

egy gödi lovastanyán (47° 43' Ny, 19° 09' K) zajlott 2008. július 11. és szeptember 7. között. Öt (fehér, világosszürke, közészürke, sötétszürke, fekete) étolajjal töltött tálcat tettünk a földre (4. *ábra*), sorrendjü-

4. *ábra.* A 4. kísérletben használt, étolajjal töltött öt szintelen (fekete, szürke, fehér) tálca. a–e) A fehér, világosszürke, szürke, sötétszürke és fekete olajtálcaik képalkotó polarimetriával árnyékban mért polarizációs mintázatait a spektrum kék (450 nm) tartományában. Az antiszoláris meridián irányába néző polariméter optikai tengelyének dőlésszöge -35° volt a vízszinteshez képest. Az α -mintázatokon a jellemző polarizációirányokat kettősfejű nyilak is mutatják.



ket naponta, véletlenszerűen változtatva. Éjszakára, valamint esős időben a tálcaikat letakartuk. A tálcaikat által csapdába ejtett bögölyöket begyűjtöttük és etil-alkoholban tartósítottuk a későbbi határozás céljából.

Polarizációs mintázatok mérése

A tesztfelületek (2., 4. *ábra*), lómakettek (6. *ábra*), valamint lovak és szarvasmarhák (7. *ábra*) polarizációs mintázatait képalkotó polarimetriával [18] mértük a spektrum vörös (650 ± 40 nm = a polariméter CCD-detektora maximális érzékenysége hullámhossza \pm annak félerékszélessége), zöld (550 ± 40 nm) és kék (450 ± 40 nm) tartományában. A továbbiakban csak a kék tartományban mért polarizációs mintázatokot mutatjuk be, a mintázatok mindhárom csatornában gyakorlatilag azonosak voltak. A polarizációs méréseket tiszta égbolt alatt végeztük. A polarotaktikus vízirovarok, például a bögölyök akkor érzékelnek víznek egy felületet, ha az arról visszavert fény (i) p lineáris pola-

rizációfoka nagyobb egy fajfüggő p^* küszöbértéknél, és (ii) az α polarizációirányának a vízszintestől ($\alpha = 90^\circ$) való $\Delta\alpha = |90^\circ - \alpha|$ eltérése pedig kisebb egy fajfüggő $\Delta\alpha^*$ küszöbértéknél. Példaként a 6. ábrán $p^* = 10\%$ és $\Delta\alpha^* = 10^\circ$ értékeket használtunk. Habár e küszöbértékeket önkényesen választottuk, más értékek alkalmazása sem befolyásolta az eredményeket és következtetéseket.

A bögölyök meghatározása

Az etil-alkoholban tartósított bögölyök faji meghatározását az egyik szerző (F. R.) végezte. A 3. kísérlettel párhuzamosan egy másik kísérletet is végeztünk július 17-től 26-ig, illetve augusztus 11-től 16-ig. Egy fekete, négyzet alakú (50×50 cm), étolajjal töltött műanyag tálcával fogtunk bögölyöket, ami lehetővé tette az adott területen jelenlévő bögölyfajok meghatározását (6. táblázat).

Eredmények

Megfigyeltük, hogy a barna és fehér lovakat a bögölyök egyaránt és folyamatosan támadták (1., 5. ábra). A lovak jellemző védekező reakciói a bögölyökkel szemben a következők voltak: legyezés (farokkal történő ide-oda csapkodás), dobbantás, hempergés a földön, hirtelen megrázkódás, fej himbálása, a vérszívó bögölyök harapással és nyálással történő eltávolítása a kültakaróról (5. d-i ábrák). E viselkedési elemekkel próbálták elhajtani a lovak a rájuk szálló bögölyöket. 70 képpáron számláltuk meg a vizuálisan fölismert bögölyöket a barna és a fehér lovakon, illetve azok körül (1. ábra, 1. táblázat). A barna lovon $405/110 = 3,7$ -szer annyi bögölyt számoltunk, mint a fehérén, amely különbség statisztikailag magasan szignifikáns. A barna lónak a fehérhez képesti, bögölyökre kifejtett nagyobb vonzereje összhangban áll a 3. kísérlet eredményével (lásd később).

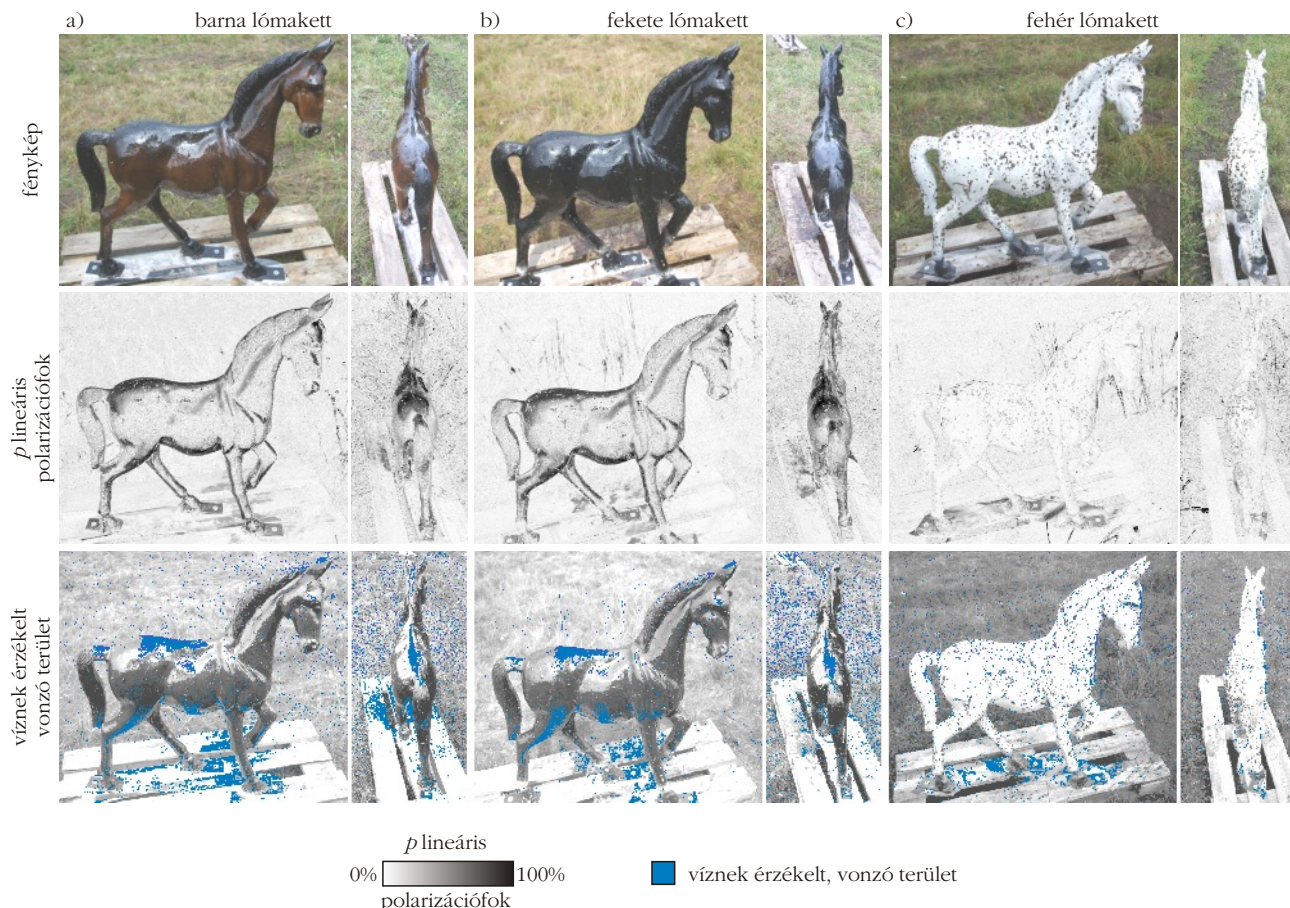
A terepen azt is megfigyeltük, hogy a nyílt legelőn és az árnyékos erdőben nem azonos a bögölytámadások intenzitása, miáltal a lovak a két terület között folyamatosan ingáztak (2. táblázat). Bizonyos, lelegéssel töltött idő után a lovak az árnyékos erdőbe me-



5. ábra. a–c) A vizsgált lovak vérét szívó nőstény bögölyök és más (nem-bögöly) legyek. A legyek a bögöly által ejtett sebből kibuggyanó vért nyalogatják. d–i) A vizsgált fehér és barna lovak bögölyzakkatásokkal szembeni tipikus védekező reakciói: farokcsapkodás (d, e), dobbantás a mellső (e) vagy hátsó (f, g) lábbal, hempergés a földön (h), a vérszívó bögölyök harapással és/vagy nyálással történő eltávolítása a kültakaróról (i).

nekültek a bögölyök elől, ahová a bögölyök csak ritkán követték őket, így nyugodtan tudtak pihenni. Egy idő elteltével a lovak újra előmerészkedtek a napos mezőre legelni, ahonnan azonban hamarosan megint visszakényszerültek az árnyékba. Ezt az ingázó viselkedést ismételték periodikusan a nap közepéig (13:00), mikortól a bögölyök általi zaklatás oly mértékű lett, hogy a lovak már egyáltalán nem tudtak a mezőn legelni. A napos legelőről elsőként mindig a barna ló menekült az erdőbe (2. táblázat). A barna ló 82 perc, illetve 38 perc, azaz 2,2-szer több időt töltött a bögölymentes, árnyékos erdőben, mint a napos legelőn, míg a fehér ló $65 \text{ perc} / 54 \text{ perc} = 1,2$ -szer több időt töltött a legelőn, mint az árnyékos erdőben (2. táblázat).

Mivel nemrég bebizonyosodott, hogy számos bögölyfaj vonzódik az erősen és vízszintesen poláros



6. ábra. A 3. kísérletben használt barna (a), fekete (b) és fehér (c) ragadós lómakettek fényképei, polarizációfok mintázatai és a polarotaktikus bögölyök által víznek érzékelt területei (ahol a p polarizációfok: $10\% < p < 100\%$, és az α polarizációirány: $80^\circ < \alpha < 100^\circ$) két különböző nézőpontból képkalkotó polarimetriával mérve a spektrum kék (450 nm) tartományában. A lómakettek jól láthatók a csapdába esett rovarok tetemei. A lómakettek napsütésben voltak, a polariméter optikai tengelye a vízszinteshez képest -20° -os szögben dőlt. A 3. sorban a polarotaktikus bögölyök által víznek észlelt területeket kék szín jelzi.

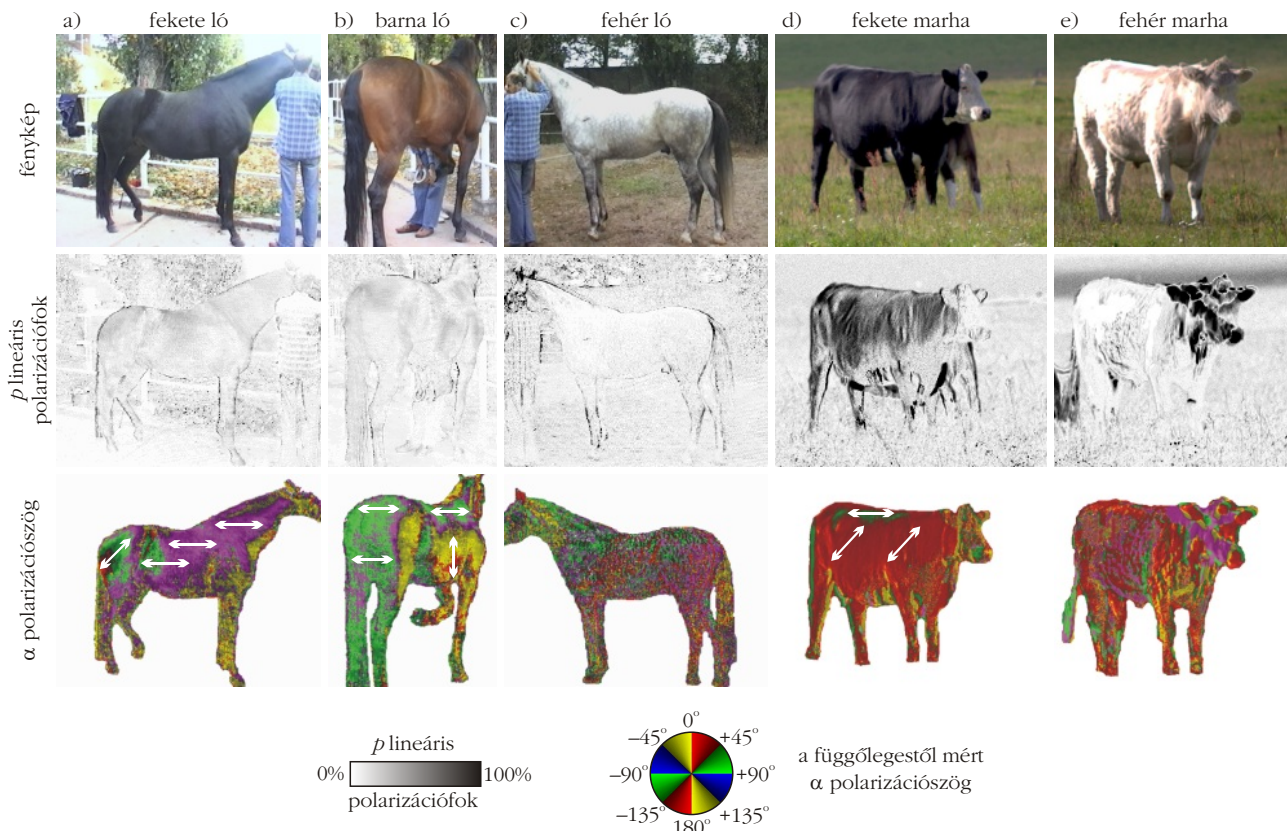
fényhez [11], föltételezhető volt, hogy a sötétebb (barna) ló nagyobb vonzóképesége részben magyarázható az állat szőrzetének fénypolarizáló-képességével, ami erősen függ annak színétől és világosságától, ahogyan az a 6. és 7. ábrákon is látható. E föltevés négy különböző választásos kísérlettel ellenőriztük, amelyek közül néhányat többször is megismételtünk.

Az 1. kísérletből kiderült, hogy a matt barna vászon, amely a lovak barna szőrét utánozta, a bögölyök számára nem volt vonzó, míg az átlátszó, szintelen műanyaglappal letakart matt barna vászon számos bögölyt vonzott (Szokolyán 44 bögölyt 174 leszállással, Gödön 47 bögölyt 157 leszállással a 3. és 4. táblázatok szerint). E különbségek a megvilágítási körülményektől (napos vagy árnyékos) függetlenül statisztikailag magasan szignifikánsak. A bögölyök azonnal vagy 2–15 felületérintés után szálltak rá az adott felületre. A bögölyök a barna tesztfelületknél ugyanazt a viselkedést mutatták, mint a bögölyök pozitív polarotaxisának fölfedezésekor korábban lefolytatott választásos kísérletekben [11]. Mikor az 1. kísérletet matt barna és matt fehér felületekkel ismételtük meg, azok egyáltalán nem vonzottak magukhoz bögölyöket.

Hogy az 1. kísérletben elkerülhetetlenül föllépő pszeudoreplikációt kizárjuk (azaz, hogy ugyanazt a

bögölyt többször is megszámoljuk annak többszöri visszatérésekor), elvégeztük a 2. kísérletet, amiben a bögölyök többségét egy ragasztó megfogta. A 2. kísérlet eredménye tovább erősítette az 1. kísérletét. 2008-ban az átlátszó, szintelen, ragacsos műanyag lappal letakart barna felület 21 bögölyt fogott, míg a matt barna és matt fehér felületekre csak egyetlen bögöly szállt le ($\chi^2 = 18,2$, $df = 1$, $p < 0,0001$). E kísérletet 2009-ben tízszer megismételve, a következő eredmény adódott: az 5. táblázat szerint ekkor a fényes, ragacsos barna felület 189 bögölyt fogott, míg a matt, száraz barna mindössze négyet. Mindkét különbség statisztikailag magasan szignifikáns. Mikor 2009-ben a 2. kísérletet is 10-szer elvégeztük a száraz matt barna és száraz matt fehér tesztfelületekkel, egyetlen egyikük sem vonzott egyetlen bögölyt sem.

Az 1. és 2. kísérletekből az a következtetés vonható le, hogy a bögölyök nem vonzódnak a vízszintes matt barna (kevésbé poláros) és a matt fehér (depolarizáló) tesztfelületekhez, viszont erősen vonzódnak a vízszintes fényes barna (vízszintesen poláros fényt visszaverő) felületekhez. Tehát a barna lovak bögölyökre kifejtett nagyobb vonzóképesége nem magyarázható pusztán a lovak szőrének színével és fényességével.



7. ábra. Fekete (a), pej (barna, b) és szürke (fehér, c) lovak, valamint egy fekete (d) és egy fehér (e) szarvasmarha képkalkotó polarimetriával mért polarizációs mintázatai a spektrum kék (450 nm) tartományában. A d) és e) képeken a Nap a bal felső sarok irányából sütött. A polarizációirány mintázatainak a háttérrel kihéberítettük, hogy az állatok mintázata jobban látszódjon. Az állatok testének néhány helyén a jellemző polarizációirányokat kettősfejű nyilak jelölik. Az e) képen látható bika a polarizációs mérés közben elfordította fejét, s az emiatti mozgási műtermék okozta a fej látszólag magas polarizációfokait. Valójában a bika feje is a testéhez hasonlóan polarizálatlan, illetve gyengén poláros fényt ver vissza.

A képkalkotó polarimetriai mérések szerint, míg a vízszintes fényes (száraz vagy ragadós) barna teszt-felületek (2. ábra), a szoláris meridiánhoz képesti nézőiránytól függetlenül, mindig erősen és vízszintesen poláros fényt vernek vissza, addig a vízszintes matt száraz barna és fehér felületekről mindig csak gyengén poláros fényt verődik vissza, aminek polarizációiránya függ a Naphoz képesti nézőiránytól. Így a felületek bögölyökre kifejtett vonzását nem okozhatja önmagában a barna szín, a visszavert fény polarizációs tulajdonságai is számítanak. E következtetést a 3. kísérlet (3., 6. ábra, 6. táblázat) eredményei is alátámasztották. A 6. táblázat szerint a fényes ragadós barna és fekete lómakettek 334/22 = 15,2-szer, illetve 562/22 = 25,5-ször annyi bögölyt fogtak, mint a ragadós fényes fehér lómakett. E különbségek most is statisztikailag magasan szignifikánsak. A megfogott bögölyök eloszlása a lómakettek testfelületén véletlenszerű volt, egyik részük sem volt kitüntetett a bögölyök számára. A 6. ábrán látható, hogy a barna és a fekete lómakett egyes részei nagyon erősen poláros fényt tükröznek, míg a fehér lómakett gyakorlatilag polarizálatlan fényt ver vissza. A barna és a fekete lómakett háta, valamint fara ver vissza erősen és vízszintesen poláros fényt (6. ábra 3. sora), így e testrészek lehetnek a bögölyök számára nagyon vonzóak.

A 4. kísérlet (4. ábra) eredményei szerint minél sötétebb egy szintelen, vízszintesen polarizáló teszt-felület, annál vonzóbb a bögölyök számára: a fehér, világosszürke és közpszürke olajtálcák a teljes fogásnak csak 0,9–2,7%-át adták, a sötétszürke tálcák a bögölyök 19,8%-át fogta meg, míg a fekete tálcák 74,8%-ot (7. táblázat). Ez az eredmény azzal magyarázható, hogy minél sötétebb egy szintelen (fe-

7. táblázat

Az étolajjal töltött fehér, világosszürke, közpszürke, sötétszürke és fekete tálcákkal fogott bögölyök száma a 4. kísérletben, 2008. július 11. és szeptember 7. között, Gödön

fehér (4.a ábra)	világosszürke (4.b ábra)	közpszürke (4.c ábra)	sötétszürke (4.d ábra)	fehér (4.e ábra)
1 (0,9%)	2 (1,8%)	3 (2,7%)	22* (19,8%)	83* (74,8%)

A következő bögölyfajok estek csapdába: *Atylotus loewianus*, *Haematopota italica*, *Tabanus bovinus*, *T. maculicornis*, *T. tergstinus*. Az $N_{\text{fekete}} - N_{\text{sötétszürke}}$ ($\chi^2 = 35,44$, $df = 1$, $p < 0,0001$) és az $N_{\text{sötétszürke}} - N_{\text{közpszürke}}$ ($\chi^2 = 14,44$, $df = 1$, $p < 0,0001$) közti különbségek statisztikailag magasan szignifikánsak, amit * jelöl, míg a fehér, világosszürke és közpszürke közti különbségek nem szignifikánsak: $N_{\text{fehér}} - N_{\text{világosszürke}}$ ($\chi^2 = 0,3333$, $df = 1$, $p = 0,5637$), $N_{\text{világosszürke}} - N_{\text{közpszürke}}$ ($\chi^2 = 0,2$, $df = 1$, $p = 0,6547$), $N_{\text{fehér}} - N_{\text{közpszürke}}$ ($\chi^2 = 1$, $df = 1$, $p = 0,3171$).

kete, szürke, fehér) felület, annál nagyobb a róla visszavert fény polarizációfoka a hullámhossztól függetlenül (4. ábra).

A választásos terepkísérleteinkből és polarizációs méréseinkből az a következtetés vonható le, hogy a nemfémes (szigetelő) felületek közül – függetlenül attól, hogy naposak vagy árnyékosak, barnák vagy színtelenek – a bögölyök számára az a legvonzóbb, amelynek a felületéről visszavert fény vízszintesen poláros és polarizációfoka a legnagyobb. Ennek alapján logikus azt föltételezni, hogy a sötét színű lovak vízszintesen polarizáló testfelületei a bögölyök számára sokkal vonzóbbak, mint a világos színű lovak ugyanazon testrészei. A 4., 6. és 7. ábrák szerint minél sötétebb a testfelület, annál nagyobb a róla visszavert fény polarizációfoka. A fekete, barna, illetve fehér testfelszín erősen, közepesen, illetve gyengén poláros vagy polarizálatlan fényt ver vissza. A nézőiránytól és a megvilágítási körülményektől függően a normál, álló testtartású lovak nyaka, háta és fara általában vízszintesen poláros fényt ver vissza, míg a test többi részéről ferdén vagy függőlegesen poláros fény verődik vissza (a 7. ábra polarizációirány-mintázatainak kettősfejú nyilakkal jelölve). E polarizációs sajátosságok általánosak és a bögölyök minden gazdaállatára egyaránt érvényesek. Azon fő eredményünket, hogy a polarotaktikus bögölyök kevésbé vonzódik a fehér lovakhoz (és más világos szőrű emlőshöz) és nagyon vonzódik a fekete lovakhoz (és más sötét szőrű emlőshöz), a 8. ábra szemlélteti.

Elemzés

Napsütésben a sötétebb lovak szőre jobban fölmelegszik, mint a világosabbaké, mert a sötétebb testfelület több fényt nyel el. Ez részben magyarázhatná, hogy a sötétebb lovak miért vonzanak több bögölyt, ha a bögölyök egyértelműen vonzódna a melegebb helyekhez. Habár a bögölyöknél a gazdaállat kiválasztásában a testhőmérséklet is szerepet játszik [19], a gazdaállat testfelületének hőmérsékletét csak akkor tudják érzékelni, ha már rászálltak, mert nagyobb távolságból a különböző színű gazdaállatok testfelszíni hőmérséklete a repülő bögölyök számára észlelhetetlen, mivel nincsen infravörös látásuk. Továbbá, az 1. és 2. kísérletünkben a különböző tesztfelületek hőmérséklete mindig azonos volt. Ezek alapján állíthatjuk, hogy a sötét szőrű lovak bögölyökre kifejtett nagyobb vonzóképesége nem magyarázható csupán a sötét és világos lovak testfelszíni hőmérsékletének esetleges különbségével.

Habár egy barna lónak lehetne a bögölyök számára vonzóbb szaga (például a sötétebb testfelszín magasabb hőmérséklete miatti erősebb izzadáستól), a választásos kísérleteinkben használt tesztfelületeknek egyforma volt a szaga. Ezért a különböző színű lovak szagának esetleges különbsége nem lehet a bögölyök preferenciájának fő oka. Mivel a vizsgált pej (barna) és szürke (fehér) lovak alakjában és mozgásában sem



8. ábra. A fehér és fekete lovak eltérő bögölyvonzó-képességével kapcsolatos eredményeink összefoglalása.

volt fölfedezhető semmilyen lényeges különbség, ez sem magyarázhatja, hogy a bögölyök miért vonzódik jobban a barna lovakhoz. Az 1. és 2. kísérletünk együttes eredményei kizárják annak lehetőségét is, hogy a barna szín önmagában jobban vonzaná a bögölyöket.

A fentiek alapján az egyetlen lehetséges magyarázat arra, hogy a barna lovak több bögölyt vonzanak a fehéreknél, az a testfelületükről visszavert fény polarizációja. Az 1. és 2. kísérletből kiderült, hogy a bögölyök jobban vonzódik az erősen és vízszintesen poláros fényt visszaverő fényes barna tesztfelülethez, mint a gyengén és nem mindig vízszintesen poláros fényt visszaverő matt barna vagy a depolarizáló matt fehér tesztfelületekhez. Ezért nem a szín és/vagy a fényesség a döntő, hanem a célpont (tesztfelület, gazdaállat) polarizációs mintázata.

Az evolúció során kifejlődött a bögölyök polarizációlátása és pozitív polarotaxisa, amely képesség a víz felszínéről visszavert fény vízszintes polarizációjának köszönhetően segíti őket a vízkeresésben. A víz közvetlen környezete ideális helye a bögölyök petezésének, a fajtársakkal való találkozásnak, valamint az inni és/vagy fürdeni rendszeresen a vízhez látogató gazdaállatok megtalálásának is. Logikus föltételezni, hogy a bögölyök polarotaxisa a gazdaállat kiválasztásában is szerepet játszik. Ha egy bögöly választhat egy sötét és egy világos megjelenésű, s minden egyéb tulajdonságában (nem, alak, méret, szag, hőmérséklet, mozgás, vér stb.) megegyező gazdaállat közül, akkor a sötétebbet választja, mert a sötétebb gazdaállatról visszavert fény polárosabb. Ezek alapján a következő föltevések tehetők:

1. Ha a nőstény bögölyök a gazdaállat kiválasztásában is szerepet játszó pozitív polarotaxissal rendelkeznek, akkor azon gazdaállatokat preferálják, ame-

lyek testfelülete erősebben és vízszintesen poláros fényt ver vissza.

2. Mivel a sötétebb felületek polárosabb fényt vernek vissza (Umow-szabály, [18]), a sötétebb szőrzetű gazdaállatok a polarotaktikus bögölyök számára vonzóbbak, mint a világosabb szőrűek.

3. Mivel a visszavert fény polarizációiránya akkor vízszintes, ha a visszaverődési sík függőleges, a gazdaállatok nyaka, háta és fara verhet vissza vízszintesen poláros fényt, így ezek azok a testtájak, amelyek vonzóak a polarotaktikus bögölyök számára.

A 4. kísérletünk eredményei szerint a vízszintesen poláros fényt visszaverő szintelen felületek közül a fényt jobban polarizálók több bögölyt vonzanak, mint a gyöngébben polarizálók. Ez megerősíti a 2. föltevést. A képkötő polarimetriás mérések (6., 7. *ábra*) megmutatták, hogy a sötétebb szőrű lovak és szarvasmarhák nagyobb polarizációfokú fényt vernek vissza, és ezen álló állatok nyaka, háta és fara vízszintesen poláros fényt verhet vissza. Habár a gazdaállatról visszavert fény polarizációiránya függ az állat testtartásától, a megvilágítási viszonyoktól és a szoláris meridiánhoz képesti nézőiránytól, a napfényel megvilágított vízszintes állati testfelület mindig vízszintesen poláros fényt ver vissza, ha a szoláris vagy az antiszoláris meridián irányából nézzük. Mindezek alátámasztják a 3. föltevést. Az 1. föltevés pedig a következőkön alapszik: a vizsgált bögölyöknek pozitív polarotaxisa van [11]. Az 1. föltevés teljesüléséhez például az kell, hogy a 2. és 3. föltevések összhangban legyenek a megfigyeléseink és kísérleteink eredményeivel. A vadonban a bögölyök gazdaállatainak, a nagytestű növényevőknek, általában sötét (barna, szürke, fekete) a szőrzete. Álló helyzetben ezen állatok nyaka, háta és fara mindig mérsékelten (barna, szürke) vagy erősen (fekete) és vízszintesen poláros fényt ver vissza. Így tehát a bögölyök a pozitív polarotaxisukkal e gazdaállatokkal éppúgy meg tudják találni, mint a vízfelületeket. Mai tudásunk szerint nem létezik más magyarázata annak a jelenségnek, hogy a bögölyök miért vonzódnak jobban a sötétebb színű gazdaállatokhoz, mint a világosakhoz.

Mivel a bögölyök számára a sötét szőrű állatok világos szőrűekkel szembeni előnyben részesítése semmilyen előnyt vagy hátrányt nem jelent a természetes környezetben, e preferencia a bögölyök pozitív polarotaxisának egy semleges következményeként tekinthető. Másrészt viszont a gazdaállatok szemszögéből nézve, a bögölyök szóban forgó sötétpreferenciája nem semleges: a sötét szőrű állatoknak hátrányos, a világos szőrűeknek pedig előnyös a kisebb fertőzésveszélynek és kevesebb zaklatásnak köszönhetően. Az ember által mesterségesen tenyésztett és tartott lovak esetében a legkevésbé bögölyvonzó fehér testfelszín előnye részben ellensúlyozhatja az ultraibolya-sugárzás okozta bőrakkora való nagyobb érzékenységet. A vadon élő lovaknál mindazonáltal a sötétebb testfelület (a könnyebb rejtőzködés miatt) előnyösebb, mint a világos (amely a bögölyök számára kevésbé vonzó).

Kísérleti eredményeink határozottan alátámasztják azt, hogy a gazdaállatok testfelületének fehérsége egy bizonyos szempontból előnyös tulajdonság, mivel a fehér állatok a bögölyöket kevésbé vonzzák, mint a sötétek. Számos bögölyfaj pozitív polarotaxisal bír, azaz vonzódik az erősen és vízszintesen poláros fényhez [11, 20], csakúgy, mint a vízirovarok általában [18, 21–23]. A bögölyök pozitív polarotaxisának a következő biológiai szerepei lehetnek:

- Odavezeti a nőtény bögölyöket a megfelelő, vízközeli petézhelyhez, ahonnan a lárvák a vízbe vagy az iszapba kerülhetnek.

- A hím és nőtény bögölyöket egyaránt a vízhez vezeti, ahol ihatnak és a testüket hűthetik.

- A víz közelében a különböző nemű bögölyök könnyen egymásra találhatnak és párosodhatnak.

- A nőtény bögölyök a víz közelében jó eséllyel találhatnak vérszívásra alkalmas gazdaállatokot (főleg csapatokban élő növényevőket), mert azok rendszeresen látogatják a vizeket ivás és/vagy fürdőzés végett.

A fentiek alapján arra a következtetésre juthatunk, hogy a bögölyök polarotaxisának a gazdaállat kiválasztásában is fontos szerepe van. Habár a különböző színű gazdaállatok egyaránt megfelelőek a nőtény bögölyöknek a vérszíváshoz, a bögölyök mégis a sötétebb (barna, fekete) szőrű állatokat részesítik előnyben a világos (szürke, fehér) szőrűekkel szemben. Ez a jelenség jól magyarázható a gazdaállatok testfelületének fénypolarizáló-képességével és a bögölyök polarotaktikus viselkedésével. A korábbi föltevések szerint a bögölyök gazdaállat-kiválasztásában csak a mozgás, alak, szín, fényesség, szag és hőmérséklet játszik fontos szerepet [19, 24–26].

A 3. kísérletben a bögölyök a lómakettekéről (3., 6. *ábra*) visszavert vízszintesen poláros fény mennyiségének megfelelően vonzódtak azokhoz. Habár nagy távolságból nézve a vízszintesen poláros fényt visszaverő testrészek lehetnek a polarotaktikus bögölyök számára a legvonzóbbak, a bögölyök eloszlása a lómakettek teljes felületén véletlenszerű (egyenletes) volt. Ez azt mutatja, hogy a vízszintesen poláros fény mellett más vizuális jeleknek (a gazdaállat színének, fényességének és testformájának) is fontos szerepe van a gazdaállat megtalálásában és kiválasztásában. Habár csak a bögölyök és a lovak vizuális kölcsönhatását vizsgáltuk, a kapott eredmények más gazdaállatokra is érvényesek lehetnek, mivel a szóban forgó vonzás alapja, a pozitív polarotaxis, általánosnak tűnik a bögölyöknél [11], továbbá az azonos világosságú, színű és felületi érdességű, de különböző fajú gazdaállatok polarizációs mintázatai gyakorlatilag egyformák.

A sötét színű, kényes lovakat tartó gazdáknak végezve azt tudjuk javasolni, hogy azon fekete vagy barna lovakat, melyeket nagyon zaklatják a vérszívó bögölyök, takarják le valahogyan egy vékony, matt fehér vászonnal, ami csak gyengén poláros vagy polarizálatlan fényt ver vissza, miáltal kevésbé vonzza a bögölyöket.

Köszönetnyilvánítás

Kutatásainkat az Európai Unió (Eu-FP7, TabANOid-232366: Trap for the novel control of horse-flies on open-air fields) és az OTKA (K-6846: Közvetlen és közvetett polarotaxis vizsgálata tegzeseknél és kétszárnyúaknál) is támogatja.

Irodalom

1. W. D. Hamilton, M. Zuk: Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218 (1982) 384–387.
2. D. H. Clayton: The influence of parasites on host sexual selection. *Parasitology Today* 7 (1991) 329–334.
3. T. Clutton-Brock: Sexual selection in males and females. *Science* 318 (2007) 1882–1885
4. M. J. Thornton, N. A. Hibberts, T. Street, B. R. Brinklow, A. S. I. Loudon, V. A. Randall: Androgen receptors are only present in mesenchyme-derived dermal papilla cells of red deer (*Cervus elaphus*) neck follicles when raised androgens induce a mane in the breeding season. *Journal of Endocrinology* 168 (2001) 401–408.
5. M. J. Wilson: Inhibition of development of both androgen-dependent and androgen-independent pigment cells in scrotal skin dermis of the rat by antiandrogen treatment during fetal growth. *Endocrinology* 112 (1983) 321–325.
6. C. A. Marler, M. C. Moore: Evolutionary costs of aggression revealed by testosterone manipulations in free-living male lizards. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 23 (1988) 21–26.
7. M. Zuk, K. A. McKean: Sex differences in parasite infections: patterns and processes. *International Journal of Parasitology* 26 (1996) 1009–1024.
8. S. L. Moore, K. Wilson: Parasites as a viability cost of sexual selection in natural populations of mammals. *Science* 297 (2002) 2015–2018.
9. G. R. Pielberg, A. Golovko, E. Sundström, I. Curik, J. Lennartsson, M. H. Seltenthaler, T. Druml, M. Binns, C. Fitzsimmons, G. Lindgren, K. Sandberg, R. Baumung, M. Vetterlein, S. Strömberg, M. Grabherr, C. Wade, K. Lindblad-Toh, F. Pontén, C.-H. Heldin, J. Sölkner, L. Andersson: A cis-acting regulatory mutation causes premature hair graying and susceptibility to melanoma in the horse. *Nature Genetics* 40 (2008) 1004–1009.
10. J. Tresidder: *The Complete Dictionary of Symbols*. Chronicle Books, San Francisco, California, USA, 2005, p. 544.
11. G. Horváth, J. Majer, L. Horváth, I. Szivák, G. Kriska: Ventral polarization vision in tabanids: horseflies and deerflies (Diptera: Tabanidae) are attracted to horizontally polarized light. *Naturwissenschaften* 95 (2008) 1093–1100.
12. L. D. Foil: Tabanids as vectors of disease agents. *Parasitology Today* 5 (1989) 88–96.
13. M. J. Lehane: *The Biology of Blood-Sucking in Insects*. 2nd edition, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 2005.
14. G. Horváth, M. Blahó, G. Kriska, R. Hegedüs, B. Gerics, R. Farkas, S. Ákesson: 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* 277 (2010) 1643–1650.
15. *Nature*: Research Highlights – Ecology: Why horses wear white vol. 463, no. 7283, p. 852, doi:10.1038/463852b, <http://www.nature.com/nature/journal/v463/n7283/>
16. *Science*: Bug repellent, <http://sciencenow.sciencemag.org/science-shots/>
17. *Discover Magazine*: White horses are less attractive to horseflies, <http://blogs.discovermagazine.com/notrocketscience/2010/02/03/white-horses-are-less-attractive-to-horseflies/>
18. G. Horváth, D. Varjú: *Polarized Light in Animal Vision – Polarization Patterns in Nature*. Springer-Verlag, Heidelberg – Berlin – New York, 2004, p. 447.
19. A. J. Thorsteinson: The orientation behavior of horseflies and deerflies (Tabanidae: Diptera). I. The attractiveness of heat to tabanids. *Entomologia experimentalis et applicata* 1 (1958) 191–196.
20. G. Kriska, B. Bernáth, R. Farkas, G. Horváth: Degrees of polarization of reflected light eliciting polarotaxis in dragonflies (Odonata), mayflies (Ephemeroptera) and tabanid flies (Tabanidae). *Journal of Insect Physiology* 55 (2009) 1167–1173.
21. R. Schwind: Polarization vision in water insects and insects living on a moist substrate. *Journal of Comparative Physiology A* 169 (1991) 531–540.
22. H. Wildermuth: Dragonflies recognize the water of rendezvous and oviposition sites by horizontally polarized light: a behavioural field test. *Naturwissenschaften* 85 (1998) 297–302.
23. Z. Csabai, P. Boda, B. Bernáth, G. Kriska, G. Horváth: A ‘polarisation sun-dial’ dictates the optimal time of day for dispersal by flying aquatic insects. *Freshwater Biology* 51 (2006) 1341–1350.
24. S. A. Allan, J. G. Stoffolano: The effects of hue and intensity on visual attraction of adult *Tabanus nigrovittatus* (Diptera: Tabanidae). *Journal of Medical Entomology* 23 (1986) 83–91.
25. M. J. R. Hall, R. Farkas, J. E. Chainey: Use of odour-baited sticky boards to trap tabanid flies and investigate repellents. *Medical and Veterinary Entomology* 12 (1998) 241–245.
26. S. Mihok: The development of a multipurpose trap (the Nzi) for tsetse and other biting flies. *Bulletin of Entomological Research* 92 (2002) 385–403.

