



Universidad de Valladolid

FACULTAD DE CIENCIAS

Grado en Óptica y Optometría

MEMORIA TRABAJO FIN DE GRADO TITULADO

¿Se puede ver la luz polarizada?

Presentado por Juan Oliveros López

Tutelado por: M^a Concepción Pérez García

Tipo de TFG: ☒ Revisión ☐ Investigación

En Valladolid, a 20 de mayo de 2016

ÍNDICE

RESUMEN	3
ABSTRACT	4
1 INTRODUCCIÓN	5
2 LUZ NATURAL Y LUZ POLARIZADA. MÉTODOS DE PRODUCCIÓN DE LA LUZ POLARIZADA.....	6
2.1. Obtención de luz polarizada por scattering	6
2.2. Obtención de luz polarizada por reflexión	7
2.3. Obtención de luz polarizada por dicroísmo	7
3 LA LUZ POLARIZADA EN LA NATURALEZA.....	9
4 EL OJO DE LA ABEJA.....	11
4.1. Anatomía del ojo humano y su vía visual	11
4.2. Anatomía del ojo de la abeja y su vía visual. Detección de la luz polarizada	12
4.3. Experimentos de Karl Von Frisch	15
.....	
CONCLUSIONES	18
BIBLIOGRAFÍA	19

Resumen

Conocemos por luz linealmente polarizada a la luz en la que el vector eléctrico vibra paralelo a sí mismo. Partiendo de los métodos de obtención de la luz polarizada (scattering, reflexión y dicroísmo) explicaremos cómo algunos organismos pueden detectar la luz polarizada y nos centraremos en las abejas.

La luz polarizada está presente en la naturaleza en mayor medida en el aire que en el agua y algunos seres vivos son capaces de detectarla y utilizarla para orientarse y comunicarse. Las abejas poseen dos órganos visuales: los ojos simples y los ojos compuestos. La función de los simples es activar algunos mecanismos fisiológicos primarios; mientras que los compuestos, mucho más complejos, son capaces de detectar el color y la polarización de la luz. La unidad visual de los ojos compuestos es el omatidio, formado por una córnea, un cristalino, nueve células visuales (tres para el verde, tres para el azul y tres para el ultravioleta) y el rhabdomero. Las células visuales se encuentran girados 180° , excepto los que detectan la luz ultravioleta, que lo están solamente 40° . Esta característica de las células visuales del ultravioleta junto con la disposición de la rodopsina en las microvellosidades paralelas en la célula visual, hacen que las abejas sean capaces de detectar la polarización en el ultravioleta. Además de la orientación y comunicación, la detección de la luz polarizada tiene otra función en el reconocimiento de patrones de polarización en flores, que les sirve de ayuda para la polinización.

Palabras clave:

Luz polarizada; detección de la polarización; abejas; ojo compuesto; omatidio; células visuales; rodopsina.

Abstract

Linearly polarized light is that in which the electric vector vibrates parallel to itself. Based on the methods to obtain polarized light (scattering, reflexion and dichroism), we explain how some organisms can detect polarized light and we will focus on bees.

Polarized light is present in nature mostly in the air than in the water and some living beings are able to detect it and use it to navigate and communicate. Bees have two visual organs: simple eyes and compound eyes. Simple eyes function is to activate some primary physiological mechanisms; while compound eyes, much more complex, are able to detect colour and light polarization. The compound eye's visual unit is the ommatidium, formed by the cornea, a lens, nine visual cells (three for green colour detection, three for blue and three for ultraviolet) and the rhabdom. Visual cells are rotated 180 degrees, except those that detect ultraviolet light, which are only 40 degrees rotated. This ultraviolet visual cells feature with parallel arrangement of rhodopsin in visual cell microvilli, make bees able to detect polarization in the ultraviolet. In addition to navigation and communication, polarized light detection has another function in polarization patterns recognition in flowers, which helps bees in pollination.

Keywords

Polarized light; polarization detection; bees; compound eye; ommatidium; visual cells; rhodopsin.

1. Introducción. Significado físico de la luz polarizada y métodos de obtención.

A pesar de que los seres humanos no somos capaces de detectar la luz polarizada, si podemos obtenerla mediante métodos experimentales. Su utilización por parte de diversos seres vivos en la naturaleza es una de las maneras de comunicarse y orientarse empleada tanto por organismos acuáticos como terrestres. Se sabe que hay patrones de luz polarizada en el aire y en el agua (Cronin T.W. y Marshall J., 2011) que insectos, crustáceos, cefalópodos y otros organismos pueden detectar (Labhart T. y Meyer E.P., 1999; Homberg U. y Paech A., 2002; Dacke M. y otros, 2001).

Karl von Frisch (Viena 1886 - Múnich 1982) estudió las capacidades de orientación de las abejas, descubriendo que se orientaban mediante la posición del Sol. Sin embargo, en largos vuelos de horas de duración, la posición del Sol en el cielo varía, por lo que debía haber algo más que ayudara a las abejas a encontrar el camino de vuelta a la colmena. Además, el Sol puede estar tapado por montañas, árboles o nubes, impidiendo su visualización. Es ahí donde la polarización del cielo, juega un papel vital en la orientación de las abejas. No solo las abejas y otros insectos son capaces de orientarse a través de la polarización de la luz, se cree que las aves migratorias podrían utilizarla para orientarse en sus grandes migraciones, al igual que los patrones de estrellas durante la noche. Además, von Frisch observó que realizaban una serie de movimientos, conocidos como la danza de las abejas, que servían para comunicarse con el resto de abejas de la colmena (Frisch, K.V, 1973). Por toda su dedicación y descubrimientos en etología recibió en premio Nobel de Fisiología o Medicina en 1973.

Comenzaremos analizando cómo se encuentra la luz polarizada en la naturaleza; siguiendo por la estructura anatómica de los ojos de aquellos animales que pueden percibirla, centrándonos en el ojo de las abejas como ejemplo para explicar cómo la anatomía de su sistema visual permite la percepción de la luz polarizada, y cómo aprovechan de dicha percepción para actividades como la orientación y la comunicación.

2. Luz natural y luz polarizada. Métodos de producción de la luz polarizada.

Entendemos por luz natural un conjunto de ondas electromagnéticas que se propagan en una dirección vibrando en distintas direcciones, siendo todas ellas igualmente probables. Por su parte, la luz linealmente polarizada es aquella en la que el vector eléctrico vibra paralelo a sí mismo (Casas, J 1985) (ver figura 1).

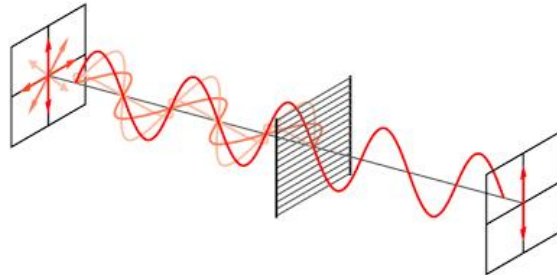


Fig.1. A la izquierda luz natural, a la derecha luz linealmente polarizada producida por un polarizador lineal (centro).

Como métodos de obtención de luz polarizada destacan el fenómeno de scattering, la reflexión y el dicroísmo.

2.1. Obtención de luz polarizada por scattering:

El scattering de la luz solar ocurre en las capas altas de la atmósfera y fue descubierto por John Tyndall a mediados del siglo XIX. Rayleigh profundizó en la teoría del scattering de la luz y describió que las moléculas gaseosas, eran capaces de dispersar la luz solar. A esto se le conoce como scattering de Rayleigh. Además, encontró que el scattering de luz que una molécula puede provocar es inversamente proporcional a la cuarta potencia de la longitud de onda; por lo que la luz azul se dispersa hasta diez veces más que la luz roja y, por ello, vemos el cielo azul. Por tanto, la luz ultravioleta de onda corta se dispersa aún más (Pye, D. 2001).

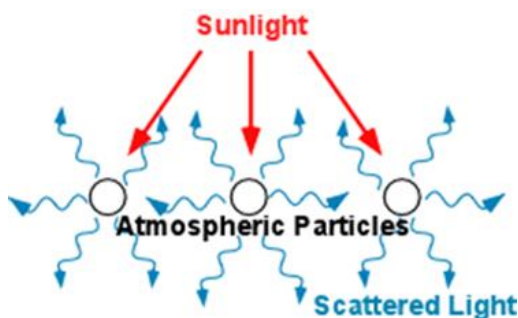


Fig. 2. Scattering de la luz

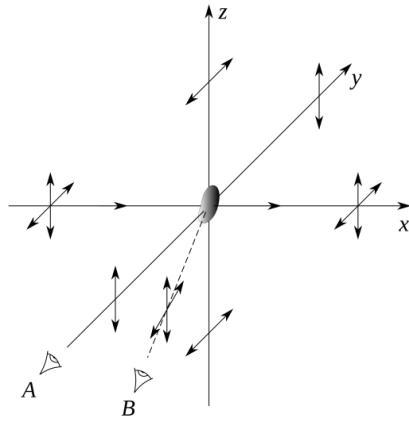


Fig. 3. Polarización por scattering

La luz que proviene del scattering de una partícula está polarizada en la dirección perpendicular a la dirección de incidencia. Sin embargo, en la dirección de incidencia la luz no está polarizada, pasando a parcialmente polarizada a medida que observamos más cerca de la perpendicular (Pedrotti, F.L and Pedrotti, L.S. 1987).

2.2. Obtención de luz polarizada por reflexión:

En la reflexión de la luz existe un ángulo de incidencia, tal que la polarización paralela al plano de incidencia se anula y solo tenemos polarización perpendicular a dicho plano; a ese ángulo se le conoce como ángulo de Brewster (ε_B). En ese caso, el ángulo de incidencia y el refractado suman 90° . El ángulo de Brewster depende de los índices de refracción de los dos medios implicados donde se da la refracción y la reflexión, tal que:

$$\tan \varepsilon_B = n_1/n_2$$

donde n_1 es el índice de refracción del primer medio y n_2 el del segundo (Casas, J. 1985).

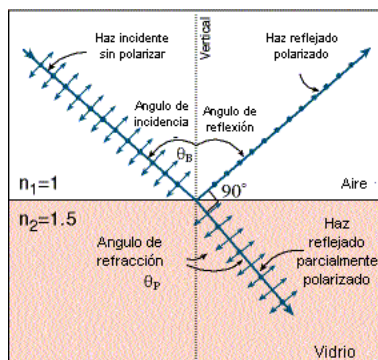


Fig. 4. Reflexión, refracción y ángulo de Brewster

Como se observa en la figura, un haz no polarizado que incide con ángulo de Brewster en la superficie de separación de dos medios, se refleja polarizado perpendicularmente al plano de incidencia; mientras que otra parte se refracta polarizado solo parcialmente.

2.3. Obtención de luz polarizada por dicroísmo:

Por último, una de los métodos de obtención de la luz polarizada por parte de los humanos es el dicroísmo. Este término se refiere a la absorción de una de las dos componentes del haz incidente de manera selectiva. Esta

capacidad de polarizar la luz también existe en la naturaleza en cristales dicroicos, siendo la turmalina el ejemplo más claro (Sears, F.W. 1967).

Estos cristales poseen un eje de dirección determinado por las características del material. Cuando un haz no polarizado incide en el cristal, la componente paralela a dicho eje se transmite, mientras que la perpendicular se absorbe, obteniéndose así luz linealmente polarizada (Hecht, E. and Zajac, A. 1974).

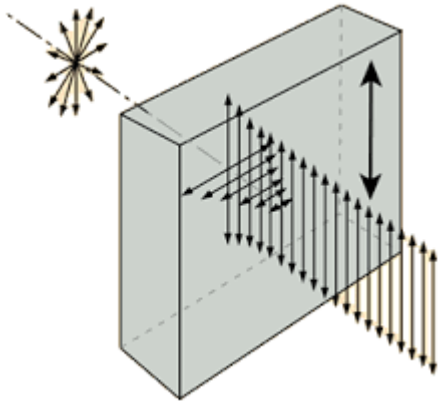


Fig. 5. Esquema de la acción de la turmalina en la polarización de la luz.

En 1928, Edwin Herbert Land desarrolló el primer polarizador dicroico que incluía una sustancia llamada herapatita. Con la base de este primer polarizador se han creado otros muchos con la característica común de tener una dirección, denominada eje de transmisión, que provoca que cuando el campo \vec{E} índice en paralelo a dicho eje se transmite; mientras que si índice en perpendicular, se absorbe.

3. La luz polarizada en la naturaleza.

En la naturaleza podemos encontrar luz polarizada tanto en el aire como en el agua y no solo luz linealmente polarizada, sino también circularmente polarizada (Cronin, T.W. and Marshall, J. 2011). Esta luz circularmente polarizada no es muy común encontrarla en la naturaleza, pero algunas especies animales (escarabajos, crustáceos, larvas, etc.) son capaces de producirla y utilizarla como una forma de comunicación. Nos centraremos en la luz linealmente polarizada, que predomina en el aire producida por reflexión o por scattering como ya hemos comentado anteriormente. Algunos animales nocturnos son capaces de utilizar la luz polarizada producida por la Luna, aunque ésta es de menor intensidad que la que podemos encontrar durante el día producida por el Sol. Además, la luz polarizada solar está presente aproximadamente una hora antes del amanecer y otra después del anochecer.

Si observamos la luz polarizada en el agua notaremos que está presente en mucha menor proporción que en el aire y se produce por reflexión mayoritariamente. Además, aproximadamente cada 2-4 metros se reduce el 50% de la luz presente en el agua y, por consiguiente, la cantidad de luz polarizada. Se ha observado que en aguas más profundas algunos depredadores pueden utilizar la polarización para detectar mejor a sus presas. Un ejemplo de animales marinos que utilizan la luz polarizada son los cefalópodos (pulpos, sepias, etc.). Son capaces de crear patrones de luz linealmente polarizada gracias a los pigmentos cromatóforos, concretamente los iridóforos, que reflejan la luz. Además, su sistema visual puede detectar la luz linealmente polarizada, lo que permite generar un canal de comunicación secreto, útil para la orientación y comunicación con otros organismos de su misma especie, y que sus depredadores no pueden descubrir (Mäthger L.M., Shashar N. and Hanlon R.T. 2009).

Pero no solo en la naturaleza encontramos luz polarizada producida por reflexión, sino que también podemos encontrarla por scattering. El scattering de la luz solar produce polarización que se distribuye de una manera determinada según la posición del Sol a lo largo del día (Pye, D. 2001).

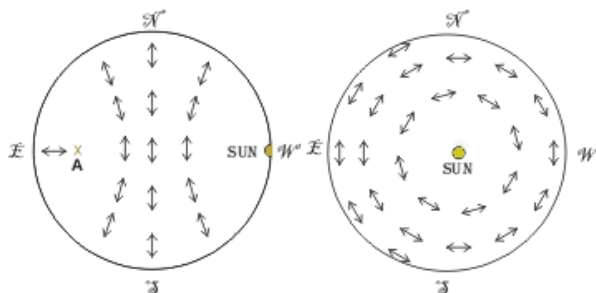


Fig. 6. Distribución de la luz polarizada según la posición del sol: izquierda al anochecer; derecha próximo al zénit.

La polarización se distribuye en anillos concéntricos en los cuales la intensidad de la polarización varía. Al anochecer (figura 6, izquierda) se observa que la polarización es vertical; mientras que cuando el sol está próximo al zénit (figura 6, derecha) la polarización es horizontal. Hay organismos que son capaces de interpretar estas variaciones de la polarización, permitiendo su orientación. Uno de los ejemplos de detección de la polarización y en cual nos centraremos es el de las abejas, conociendo su sistema visual podremos entender como son capaces de detectar y utilizar la luz polarizada y como varían la forma de comunicarse en función de la orientación del Sol.

4. El ojo de la abeja

Como ya hemos mencionado, algunos insectos son capaces de detectar la luz polarizada y, entre ellos, están las abejas. La anatomía de su sistema visual es la responsable de esta habilidad (Homberg U. et al. 2011; How M.J. 2014). Antes de centrarnos en su anatomía, vamos a realizar una comparación con el ojo humano, que no es capaz de detectar la luz polarizada.

4.1. Anatomía del ojo humano y su vía visual

El ojo humano es una estructura compleja compuesta por tres capas que lo recubren, una lente capaz de cambiar su potencia llamada cristalino, y humores que permiten, junto con la presión intraocular, que el ojo no pierda su forma. De más externa a más interna tenemos la esclera; la úvea, compuesta por coroides, cuerpo ciliar e iris; y por último, la retina (Schünke, M., Schulte E., Schumacher U. 2006). Además, en la parte anterior del ojo, tenemos la conjuntiva recubriendo la esclera y el párpado; y la córnea, que alberga el mayor poder dióptrico del ojo. Entre córnea y cristalino tenemos el humor acuoso, dividido en dos por el iris, formándose la cámara anterior y la cámara posterior. Tras el cristalino se encuentra el humor vítreo, un fluido gelatinoso con adherencias en la retina. Es en la retina donde se encuentran los fotorreceptores, capaces de traducir la energía luminosa que les llega en energía eléctrica que transmiten a la siguiente neurona del sistema visual.

En los humanos existen dos tipos de fotorreceptores: conos y bastones. Estos últimos son muy sensibles a la luz, por lo que permiten la visión en condiciones de baja luminosidad. Por su parte, los conos detectan el color, existiendo tres tipos sensibles a la longitud de onda correspondiente al azul, al verde y al rojo. Aunque los conos predominan en regiones de la retina central, en especial en la mácula, su distribución y orientación a lo largo de toda la retina no es uniforme. Tanto conos como bastones, en menor medida, poseen una molécula sensible a la luz llamada rodopsina, que confiere a estas células visuales la capacidad de detección de la luz.

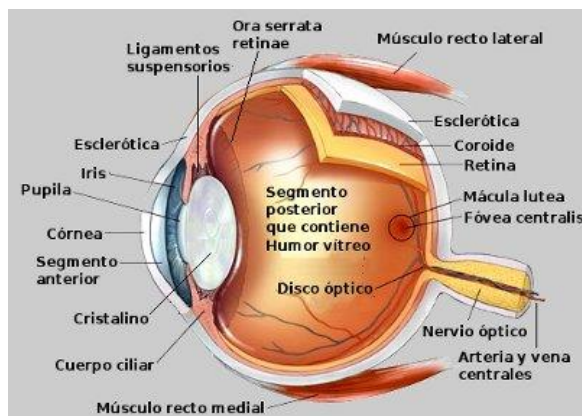


Fig. 7. Anatomía del ojo humano

El impulso eléctrico de los fotorreceptores llega a las células ganglionares, cuyos axones se unen formando el nervio óptico, que sale del ojo y de la órbita (figura 8.). En el quiasma óptico, las porciones nasales de los nervios ópticos de ambos ojos se cruzan, por lo que la información del campo visual derecho va al lóbulo izquierdo del cerebro y la del lado izquierdo, al derecho. Siguen las cintillas ópticas hasta el núcleo geniculado lateral del tálamo, donde hay sinapsis con las neuronas del núcleo. Posteriormente, siguiendo los tractos ópticos, la información llega a la corteza occipital del cerebro, donde se procesa la información.

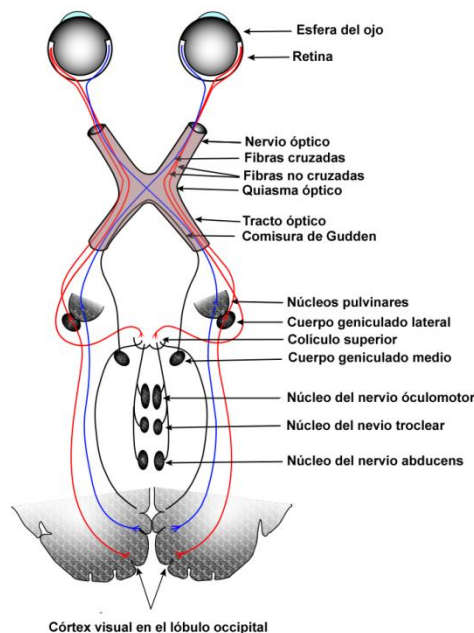


Fig. 8. Vía visual en el humano

4.2. Anatomía del ojo de la abeja y su vía visual. Detección de la luz polarizada

Las abejas poseen, al igual que otros insectos, dos tipos de órganos visuales: los ojos simples u ocelos y los ojos compuestos (Jordán Montés, F. 2013). Presentan dos ojos compuestos y tres simples. Los ojos simples de la abeja no pueden enfocar, solo detectan variaciones en la intensidad de la luz, por lo que su función es activar mecanismos fisiológicos del organismo. Se localizan en la parte superior de la cabeza, formando un triángulo. Los ojos compuestos son estructuras más especializadas, capaces de generar imágenes en el cerebro de la abeja, están formados por omatidios, que a su vez están compuestos por una lente que actúa como córnea, un cristalino, células visuales y un rabdómero. La cantidad de omatidios varía dependiendo de la abeja. En los zánganos hay unos 8.000, en la obrera 5.000 y en la reina

4.000. Gracias a estos ojos compuestos la abeja puede detectar movimiento, colores, formas y la luz polarizada.

Los ocelos (ojos simples) de la abeja están divididos en una parte ventral y otra dorsal. Esta división también se da en la retina, en la cual la retina ventral se encuentra orientada hacia el cielo y la retina dorsal hacia el horizonte. Los axones de las células ventrales se dirigen a un área formada por dentritas y células de glía llamada neurópila, distinta a la de los axones dorsales. Esta organización podría sugerir una función en el control de la altitud (Ribi W, 2011).

En cuanto a los ojos compuestos, cada omatidio detecta una pequeña porción del campo visual de la abeja, formando una imagen de dicha porción. La imagen no es invertida como en el caso de los humanos, sino que es derecha. Por tanto, la imagen total del campo visual de la abeja está descompuesta en pequeñas imágenes correspondientes a la detección de cada omatidio y que siguen una vía independiente del resto de omatidios hasta el cerebro, donde se integra la imagen final completa.

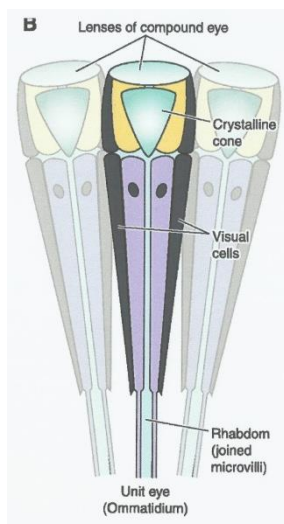


Fig. 9. Estructura de un ojo compuesto de una abeja, con el omatidio y sus componentes.

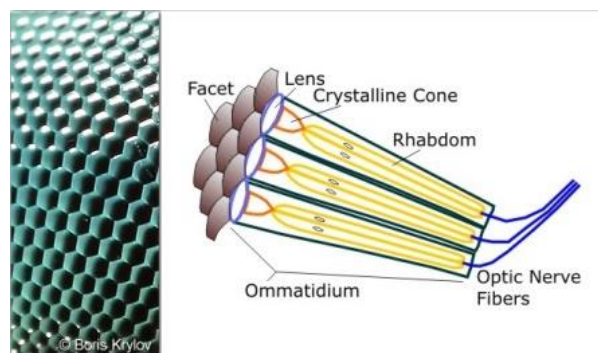


Fig. 10. Esquema omatidio y fibras del nervio óptico

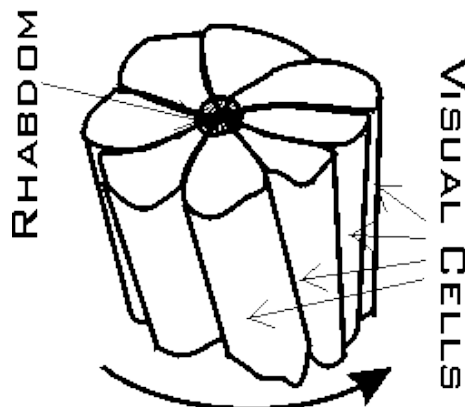
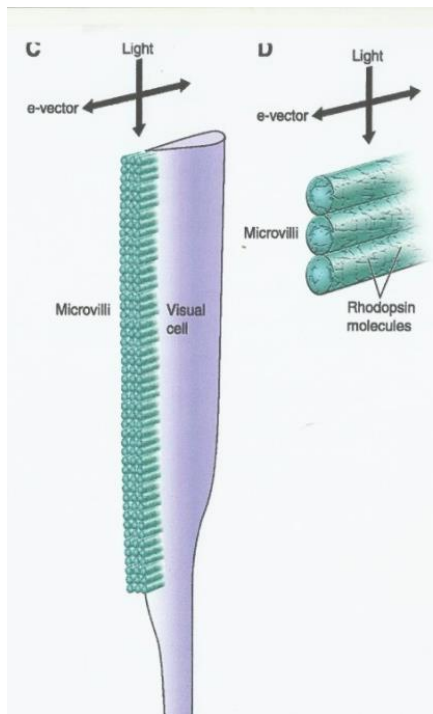


Fig. 11. Agrupación de las células visuales en el omatidio.

En el omatidio existen tres células visuales para cada color. A diferencia de los humanos, que poseemos tres tipos de conos que detectan el azul, el verde y el rojo; las células visuales de la abeja detectan el verde, el azul y el ultravioleta. Las que detectan la luz verde y azul están giradas 180° y las del ultravioleta solo están 40° debido a que son más cortas. Al estar menos enrolladas, las células visuales del ultravioleta también pueden detectar la polarización. Además, los axones de las nueve células visuales mantienen la posición que tienen en el omatidio hasta llegar al tubérculo óptico anterior (Ribi WA, 1975).



Para poder detectar la luz polarizada se tienen que dar una serie de características en el sistema visual de la abeja. La rodopsina se encuentra en las microvellosidades que poseen una determinada orientación. Gracias a la orientación de esta proteína, la luz que vibra en paralelo a las microvellosidades se absorbe. (Meyer EP, Labhart T, 1981). Esta distribución anatómica de las células visuales en el rabadómero, a pesar de que giran, y de la rodopsina en las microvellosidades, hace posible que las abejas detecten la luz polarizada. En los humanos, al no darse esta organización tanto de los fotorreceptores a lo largo de la retina como del pigmento visual, no es posible la detección de la polarización.

Fig. 12. Estructura del rabadómero con sus microvellosidades orientadas paralelas al vector \vec{E}

El procesamiento de los colores se produce en el tubérculo óptico anterior del cerebro de la abeja, situado en el protocerebro. La luz ultravioleta estimula el lóbulo ventral; la luz azul, el lóbulo dorsal; y la luz verde, ambos lóbulos. Sin embargo, si estimulamos con una mezcla de luz azul y verde, se produce una inhibición que conlleva una estimulación menor que la que se produce al estimular con dichas luces por separado. Esta evidencia prueba que existe una segregación espacial del color en el tubérculo óptico anterior del cerebro de la abeja, cuya función podría servir para orientarse en el espacio (Mota T. 2013).

Para conocer lo que las abejas son capaces de ver se deben realizar experimentos entrenando a las abejas a que reconozcan patrones y sepan distinguirlos de otros (Horridge A, 2009). Si las abejas son capaces de

diferenciar entre los patrones con los que han sido entrenadas significa que poseen memoria. Las señales son memorizadas por la abeja como una localización de referencia y sirven de ayuda para reconocer localizaciones donde, por ejemplo, encontrar alimento. Estas señales no son grandes resúmenes de la localización, sino pequeños detalles de la descripción de la localización. A través de experimentos se ha determinado que las abejas responden a estímulos de 40-45 grados. Esto se observó al mostrar en pruebas de reconocimiento estímulos de 100-130 grados que se preveía que las abejas que habían sido entrenadas los detectarían. Sin embargo, no prestaban atención en reconocer el estímulo. Al reducir el tamaño del estímulo, las abejas entrenadas sí conseguían reconocer el estímulo adecuado.

La información referente a la luz polarizada se integra en el tubérculo óptico anterior que se encuentra dividido en una subunidad superior y otra inferior, de menor tamaño. Establece conexiones con otras zonas del cerebro como el lóbulo accesorio lateral y el tubérculo contralateral. Existe un área especializada del ojo de la abeja llamada zona del borde dorsal (dorsal rim area, DRA) formada por omatidios y responsable de la detección de la luz polarizada. Esta zona conecta con la subunidad inferior del tubérculo óptico anterior, por lo que se cree que podría existir una vía especializada en la detección de la luz polarizada (Pfeiffer K and Kinoshita M, 2012), ya que también se ha observado en otros insectos.

Las abejas son capaces de aprender los patrones de polarización y utilizarlos para orientarse (Foster J.J. 2014). Anteriormente se creía que la detección de la luz polarizada tenía una función únicamente de orientación y navegación; sin embargo, se ha encontrado otra función distinta (Foster J.J. 2014): reconocimiento de patrones de polarización en flores, que les sirve de ayuda para la polinización.

4.3. Experimentos de Karl Von Frisch

Karl R. Von Frisch (1886-1982) fue un etólogo austriaco que desarrolló su investigación mayoritariamente en la Universidad de Múnich. Es considerado uno de los padres de la etología y pionero en el estudio de las abejas, recibiendo el Premio Nobel de Fisiología o Medicina en 1973.

Observó que las abejas realizaban una especie de danzas para transmitir la localización del alimento. Las abejas recolectaban el alimento en dos grupos, uno de ellos lo hacía de flores de tilo y el otro de robinias, una falsa acacia. Al regresar las abejas de recolectar de las flores de tilo realizaban una danza que solo aquellas que se alimentaban de dichas flores prestaban

atención. Por su parte, las abejas de las flores de robinias prestaban atención a las danzas de las abejas que habían regresado de dichas flores; incluso algunas eran capaces de comprender ambas danzas y recurrir a ambas fuentes de alimento, según las necesidades. También las danzas presentaban variaciones de velocidad y orientación del movimiento en función de la localización y cantidad de alimento. Diferenció entre un movimiento circular cuando la fuente de alimento estaba muy próxima; y una danza moviendo la cola, para localizaciones más alejadas (figura 12). Von Frisch notó que, a medida que alejaba una fuente de alimento, las danzas iban siendo cada vez menos circulares y se aproximaban más a la danza realizada para localizaciones lejanas. Además, si la distancia era aún mayor, los movimientos de cola eran más lentos. Por tanto, las abejas son capaces de comunicar mediante movimientos la proximidad o lejanía de la fuente de alimento al resto de la colmena.

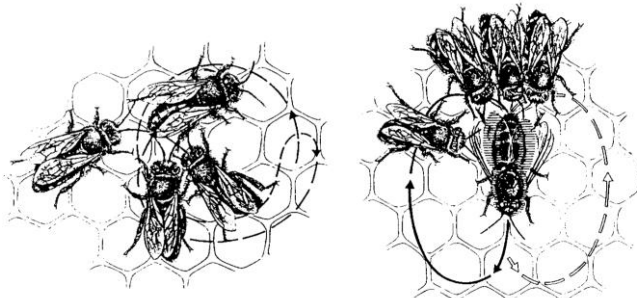


Fig. 13. Danza de las abejas circular (izquierda) y en movimiento de la cola (derecha)

Sin embargo, estos movimientos no solo indican la distancia a la que se encuentra el alimento, sino que también la dirección. Las danzas variaban en función de la localización del alimento, pero también a medida que el día avanzaba y la posición del Sol cambiaba. Manteniendo estática la fuente de alimento con respecto a la colmena, la orientación de las danzas variaba de igual manera que la posición del sol respecto a la colmena. Es decir, si el sol se movía 60° respecto a la colmena, las danzas también se realizaban con una orientación de 60° respecto a las danzas originales (figura 13).

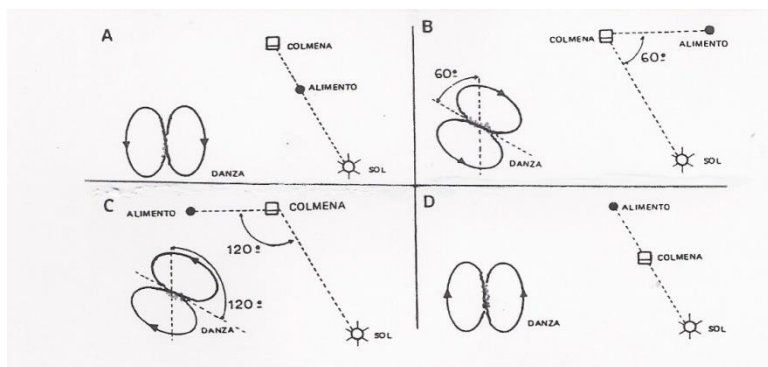


Fig. 14. Variación de la danza de las abejas según la localización del sol

Aunque quedaba claro que el Sol jugaba un papel crucial en la comunicación de las abejas, Von Frisch realizó un experimento tapando la zona de observación para que las abejas no pudieran ver el Sol e intentó simular la acción del Sol con una lámpara. Variando la posición de la lámpara esperaba observar variaciones en la danza de las abejas, pero esta se mantenía constante, ya que por un pequeño hueco las abejas podían ver el cielo. Sin embargo, cuando dicho hueco quedaba tapado por una nube, las danzas no seguían ningún patrón. Ante estas observaciones, surge la hipótesis de la orientación de las abejas viene dada por su capacidad de detectar la polarización de la luz en el cielo. Para comprobarla, dejó un hueco por el cual las abejas podían percibir el cielo y colocó un polarizador. Si no se variaba la dirección de la polarización, las danzas se mantenían; pero si variaba la dirección de la polarización, las danzas presentaban una orientación distinta relacionada con la dirección de la luz polarizada. No obstante, realizó más experimentos colocando las fuentes de alimento de la misma manera que lo había hecho el día anterior, pero esta vez llevó a las abejas a otro lugar alejado de donde solía hacer los experimentos, donde no podían tener ningún punto de referencia (árboles, lagos, etc.). Los resultados fueron similares al día anterior, ya que las abejas habían comunicado la localización del alimento. Sin embargo, esta vez el Sol se encontraba en distinta posición al día anterior y las abejas fueron capaces de llegar a la fuente de alimento y regresar a la colmena, lo que indica que pueden no solo detectar la luz polarizada, sino también calcular la hora del día y utilizarlo como mapa de regreso.

Tras estos experimentos, en los que dedicó gran parte de su vida, Von Frisch concluyó que las abejas eran capaces de detectar la luz polarizada que, junto con el cálculo de la hora del día, las permitía orientarse y, a través de sus danzas, comunicar el lugar de la fuente de alimento al resto de la colmena.

Conclusiones

A pesar de que el estudio de la luz polarizada y su uso por parte de diversos organismos es un campo de investigación relativamente nuevo, ya que se comenzó en el siglo XX, es actualmente un campo en expansión. No lo es solo en abejas, donde nos hemos centrado en este trabajo, sino también en otros insectos como moscas (Weir P.T. 2012); grillos y langostas (Homberg U. et al, 2011); escarabajos (Stowasser A. and Buschbeck E.K. 2012); arañas (Dacke M. et al, 2001); mariposas (Douglas J.M. et al, 2007), etc. También en crustáceos (How M.J. et al, 2014) y cefalópodos (Mäthger L.M. et al, 2009).

En cuanto a las abejas, se han realizado múltiples experimentos en los últimos años, algunos ejemplos son los siguientes. Sakura M. et al (2012), sugieren que las abejas discriminan la luz polarizada en la franja del ultravioleta (350nm) y que, además, no necesitan rastrear el cielo para detectar la luz polarizada, sino que lo pueden hacer manteniendo la cabeza estática. En cuanto a las danzas de las abejas, Evangelista C. et al (2014), afirmaron que, como apuntó Von Frisch en sus experimentos, las abejas pueden indicar cualquier localización del alimento según la posición del sol y la polarización de la luz. La existencia de conexiones neuronales en el cerebro de la abeja que podrían indicar una relación entre las horas del día y un mapa celeste que permiten a las abejas orientarse en cualquier momento (Zeller M. et al, 2015).

Aún en este campo quedan muchas incógnitas por resolver como las conexiones neuronales en el cerebro de la abeja o cómo aprenden a entender las danzas que realizan otras abejas para encontrar la localización del alimento. Tanto las abejas como otros muchos organismos poseen mecanismos para comunicarse y orientarse que los humanos no somos capaces de realizar. También las aves migratorias son capaces de percibir la polarización y el campo magnético terrestre (Muheim R. et al, 2016) para utilizarlo en sus largas migraciones.

Por último, agradecer a mi tutora María Concepción Pérez García su dedicación y apoyo durante este trabajo, abriendo las puertas a un tema desconocido para mí y que, tras este trabajo, me parece fascinante a la vez que un campo interesante donde investigar.

Bibliografía

Casas, J. *Óptica*. (1985). Ed Pons.

Cronin, T.W. and Marshall, J. (2011). *Patterns and properties of polarized light in air and water*. Phil. Trans. R. Soc. B. **366**, 619-626. Doi: 10.1098/rstb.2010.0201

Dacke, M, Doan, T.A. and O'Carroll, D.C. (2001). *Polarized light detection in spiders*. J. Exp. Biol. **204**, 2481-2430.

Douglas J.M. et al (2007). *Light habitats and the role of polarized iridescence in the sensory ecology of beotropical nymphalid butterflies*. J Exp Biol. **210**; 788-799. Doi: 10.1242/jeb.02713.

Evangelista C. et al (2014). *Honeybee navigation: critically examining the role of the polarization compass*. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. Jan 6; **369**(1636):20130037. Doi: 10.1098/rstb.2013.0037

Foster, JJ et al (2014). *Bumblebees learn polarization patterns*. Curr Biol. Jun 16; **24**(12): 1415-20. Doi: 10.1016/j.cub.2014.05.007.

Frisch, K. V. (1973). *Decoding the language of the bee*. Nobel lecture. Estocolmo, Suecia.

Hecht, E. and Zajac, A. (1974). *Óptica*. Addison-Wesley Iberoamericana. Versión en español de Daniel Malacara H.

Homberg, U. et al. (2011). *Central neural coding of sky polarization in insects*. Phil. Trans. R. Soc. **366**, 680-687. Doi: 10.1098/rstb.2010.0199

Homberg, U and Paech, A. (2002). *Ultrastructure and orientation of ommatidia in the dorsal rim area of the locust compound eye*. Arthropod Structure and Development. **30** (4), 271-280.

Horridge, A. (2009). *What does an insect see?* J. Exp. Biol. Sep 1; **212**(17): 2721-9. Doi: 10.1242/jeb.030916.

How, M.J. et al. (2014) *Out of the blue: the evolution of horizontally polarized signals in Haptosquilla*. J. Exp. Biol. **217**. Doi: 10.1242/jeb.107581

Jordán Montés, F. (2013) *La visión de los insectos*. Investigación y Ciencia. Septiembre.

Labhart, T. and Meyer, E.P. (1999). *Detectors for polarized skylight in insects: A survey of ommatidial specializations in the dorsal rim area of the compound eye*. Micros. Res. Tech. **47** (6), 368-379.

Mäthger, L.M., Shashar, N. and Hanlon, R.T. (2009). *Do cephalopods communicate using polarized light reflections from their skin?* J. Exper. Biol. **212**, 2133-2140. Doi: 10.1242/jeb.020800.

Meyer, E.P. and Labhart, T (1981). *Pore Canals in the cornea of a functionally specialized area of the honey bee's compound eye.* Cell Tissue Res. **216**(3): 491-501.

Mota, T. (2013). *Chromatic processing in the anterior optic tubercle of the honey bee brain.* J Neurosci. Jan 2; **33**(1): 4-16. Doi: 10.1523/JNEUROSCI.1412-12.2013.

Muheim R. et al (2016). *Polarized light modulates light-dependent magnetic compass orientation in birds.* Proc Natl Acad Sci U S A. Feb 9; **113**(6): 1654-9. Doi: 10.1073/pnas.1513391113.

Pedrotti, F.L. and Pedrotti, L.S. (1987). *Introduction to Optics.* Prentice-Hall, Inc.

Pfeiffer, K. and Kinoshita, M. (2012). *Segregation of visual inputs from different regions of the compound eye in two parallel pathways through the anterior optic tubercle of the bumblebee (bombus ignitus).* J Comp Neurol. Feb 1; **520**(2): 212-29. Doi: 10.1002/cne.22776.

Pye, D. (2001) *Polarised Light in Science and Nature.* Institute of Physics Publishing Bristol and Philadelphia.

Ribi, W. et al. (2011). *The organization of honeybee ocelli: Regional specializations and rhabdom arrangements.* Arthropod Struct Dev. Nov; **40**(6): 509-20. Doi: 10.1016/j.asd.2011.06.004.

Ribi, W.A. (1975). *The first optic ganglion of the bee. I. Correlation between visual cell types and their terminals in the lamina and medulla.* Cell Tissue Res. Dec 29; **165**(1): 103-11.

Sakura M. et al (2012). *Evidence for instantaneous e-vector detection in the honeybee using an associative learning paradigm.* Proc Biol Sci. Feb 7; **279**(1728): 535-42. Doi: 10.1098/rspb.2011.0929.

Schünke M., Schulte E., Schumacher U. (2006). *Prometheus: texto y atlas de Anatomía.* Tomo III. Ed. Panamericana.

Sears, F.W. (1967). *Fundamentos de Física III: Óptica.* Aguilar S.A. Ediciones. Versión española de Albino Yusta Almarza.

Shaw, J et al. (2005). *Polarization lidar measurements of honey bees in flight for locating land mines.* Opt Express. Jul 25; **13**(15): 5853-63.

Stowasser A. and Buschbeck E.K. (2012). *Electrophysiological evidence for polarization sensitivity in the camera-type eyes of the aquatic predacious insect larva *Thermonectus marmoratus**. J Exp Biol. **215**; 3577-3586. Doi: 10.1242/jeb.075028.

Weir P.T and Dickinson M.H. (2012). *Flying Drosophila orient to sky polarization*. Curr Biol. Jan 10; **22**(1): 21-7. Doi: 10.1016/j.cub.2011.11.026.

Zeller M. et al (2015). *Trasnmedulla Neurons in the Sky Compass Network of the Honeybee (*Apis mellifera*) Are a Possible Site of Circadian Input*. PLoS One. Dec 2; **10**(12): e0143244. Doi: 10.1371/journal.pone.0143244.