



UPPSALA
UNIVERSITET

Fåglars beroende av kryptokrom och specifika våglängder vid migration



Johanna Sundqvist

Självständigt arbete i biologi, 15 hp, ht-13

Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Fåglars beroende av kryptokrom och specifika våglängder vid migration

Johanna Sundqvist

Självständigt arbete i biologi hösten 2013

Sammandrag

Fåglar migrerar kors och tvärs över jordklotet två gånger per år. Dessa långa resor, ibland från nordligaste delarna av Europa ner till sydligaste Afrika, har fascinerat vetenskapen under många årtionden. Förmågan att kunna navigera rätt trots dessa stora avstånd har gjort att man förstått att fåglarna måste ha någon form av inre kompass. Många försök har gjorts för att ta reda på hur denna kompass fungerar. Under de senaste åren har en teori som involverar specialiserade fotoreceptorer vuxit fram. Vissa former av flavoproteinet kryptokrom verkar ha exakt de egenskaper som krävs för att fungera som en sådan fotoreceptor. Förutom att proteinet finns regelbundet och jämt utspritt över hela näthinnan hos de fågelarter som undersökts, har de förmågan att bilda så kallade parade radikaler som är nödvändiga för att magnetreceptionen ska fungera. Fåglarna jämför omvandlingen mellan de parade radikalernas singel- och trippeltillstånd på olika positioner i ögat. På detta sätt får fåglarna den information de behöver för att kunna känna av riktningen på jordens magnetfält och även var de befinner sig i detsamma. Denna inre magnetiska kompass har dessutom visat sig vara mer eller mindre verksam i olika våglängder av ljus. Medan den fungerar väl i monokromt ljus från den blå och gröna delen av det synliga ljuset verkar fåglarna bli desorienterade i den gula och röda delen. Forskare har nyligen föreslagit att detta beror på att kryptokromet endast aktiveras i det våglängdsspann där dess kromofor pterin är aktiv.

Inledning

Den säsongsbundna migrationen hos flyttfåglar sker i regel två gånger per år. De förflyttar sig stora avstånd mellan två återkommande platser och deras fortplantning sker på den ena av dessa. Migration existerar inte bara hos fåglar, utan har bevisats finnas även hos andra arter, även om den då följer andra mönster. Exempel på detta är migration två gånger per livstid, som hos vissa fiskarter, eller migration en gång per generation som hos flertalet fjärilsarter (Lack 1968).

Migration är en ekologisk process som har vuxit fram genom naturligt urval. Denna strategi har med största sannolikhet utvecklats eftersom att överlevnadsgraden på vintern hos de fåglar på de norra breddgraderna som tar sig till mildare klimat har varit högre än hos de som stannar i det område där de fortplantar sig. Att de migrerande fåglarna sedan tar sig tillbaka norrut för att föröka sig har förmodligen att göra med att konkurrensen om mat är mindre i norr på grund av att det här finns färre individer. Dessutom spelar antagligen antalet soltimmar roll, det vill säga de timmar då föda kan hämtas åt ungarna, vilka är många fler på de norra breddgraderna än på de södra. Detta innebär att föräldrarna på de norra breddgraderna hinner hämta mer mat till sina ungar under en dag än vad föräldrarna på de södra breddgraderna hinner (Lack 1968). När och hur långt fåglarna reser är sammankopplat med de nivåer av fett som de kan samla på sig. Odum *et al.* (1961) menar att man kan uppskatta det avstånd som en fågel kan förflytta sig genom att anta att den energi som krävs för konstant flygande är upp till fyra gånger högre än vad som krävs för basal metabolism.

Flyttfåglar flyger alltså tvärs över jordklotet två gånger per år och detta utan att hamna vilse. En fågel kan flyga hela vägen från norra Europa till södra Afrika och ändå hitta tillbaka när det är dags för återfärd. Hur detta går till har gäckat vetenskapsmän i århundraden och teorierna kring detta är, och har varit, många. Alexander von Middendorf föreslog redan år 1859 att fåglar använder jordens magnetiska fält för att navigera rätt vid migration (Ritz *et al.*

2000). Wiltschko och Wiltschko (1972) gjorde ett större försök på detta genom att undersöka fåglars spontana migrationsval vid olika förändringar i magnetfältet, bland annat vid normala förhållanden och när man vände på magnetfältet så att den magnetiska nordpolen blev den geografiska sydpolen. Resultaten i dessa försök gjorde att de insåg att det, förutom jordens magnetfält, måste finnas en ytterligare faktor som spelar in i navigeringssystemet. De kom nämligen fram till att fåglarna använder en kompass som utnyttjar den axiella riktningen av jordens magnetiska fältlinjer, vilket innebär att fåglarna egentligen borde bli desorienterade när de passerar ekvatorn. De skulle på det södra halvklotet inte kunna skilja på vad som är norr och söder, vilket gav Wiltschko och Wiltschko en föraning om att ytterligare en faktor alltså spelade in.

Tidigare teorier

Vilken denna ytterligare faktor är, är fortfarande omdebatterat. Det finns flera teorier om hur magnetreceptionen skulle kunna gå till och ännu fler fanns det under tidigare år. Under sjuttioalet handlade det mycket om olika former av elektrisk induktion. Man diskuterade då att en organism som rör sig genom ett magnetiskt fält kan känna av de svaga elektriska fält som bildas vid rörelsen (Kirschvink & Gould 1981). Exempelvis så har hajar och rockor (Elasmobranchii) ett specifikt organ, Lorenziniampullen, som är kapabel att känna av mycket svaga elektriska fält (ner till $0,1 \mu\text{V cm}^{-1}$ under förutsättning att fältet är tillräckligt nära djuret) (Kalmijn 1966). Landlevande djur, inklusive fåglar, saknar däremot denna typ av receptor. Dessutom befinner de sig inte i samma lågresistenta medium, saltvattnet, som hajar och rockor gör, så att en liknande mekanism skulle finnas hos fåglar ter sig tämligen orimlig (Kirschvink & Gould 1981).

Magnetit som transduktor av magnetisk information

Den teori som ansågs ha mycket stöd under sjuttioalet och som många tror på även idag, är magnetitteorin. Magnetit har hittats i flertalet migrerande djurarter och är ett av få material som är både biogent (bildat av organismen själv) och ferromagnetiskt, vilket innebär att de magnetiska momenten i ämnet spontant riktas både parallellt och åt samma håll. I fåglar skulle dessa i så fall finnas i näbben. Om magnetitkornen är i passande storlek och form så reagerar de kraftigt på magnetiska fält på grund av sin höga elektriska konduktivitet. Något annat som gör magnetit till en trolig kandidat är att ämnet möjliggör en mängd olika magnetreceptorer. För att navigering med magnetit ska fungera måste magnetiten vara i kontakt med nervsystemet – till exempel genom att det sitter ett magnetitkorn på varje receptorcell – och att nervsystemet sedan hämtar information från dessa magnetitkorn (Kirschvink & Gould 1981).

Ett eventuellt ljusberoende

Senare studier har utvecklat en ny teori. Dessa studier har nämligen funnit att fåglars magnetiska kompass verkar vara beroende av det omgivande ljuset, både dess våglängd och intensitet (ex Wiltschko & Wiltschko 1995). Wiltschko och Wiltschko (1995) visade att det omgivande ljusets våglängd såg ut påverka fåglarnas val av flygriktning. Våglängder med rött ljus (från 633 nm) gjorde fåglarna desorienterade; det gick inte att urskilja en gemensam nämnare i val av riktning. Fåglarna orienterade sig däremot väl under ”vitt” ljus (ljus i alla synliga frekvenser) och ljus med våglängder kring den gröna delen av spektrum. Några år senare föreslog Ritz *et al.* (2000) att en grupp av flavoproteiner, kryptokromerna, var en viktig del av magnetoreceptionsystemet. Ritz och kollegornas teori stärktes ytterligare då Möller *et al.* (2004) visade att tre former av kryptokrom finns i ögonen hos den lilla flyttfågeln rödhake (*Erithacus rubecula*), tillhörande ordningen tättingar (Möller *et al.* 2004), som finns över hela Europa. Rödhakspopulationerna med häckningsområde i Skandinavien och norra Europa

bosätter sig under de kalla månaderna i södra Europa och de norra delarna av Afrika (Meina *et al.* 2007, Ritz *et al.* 2009).

Det finns alltså olika teorier och förslag på hur fåglarna använder sig av jordens magnetfält för att navigera sig vid sin årliga migration. Ljus i olika våglängder är en potentiellt viktig del av migrationen, men forskarna är än så länge inte överrens. Det finns alltså starka röster som menar att magnetit är den viktigaste faktorn och bevisen de presenterar gör att man ännu inte kan utesluta dessa teorier. Denna uppsats är dock ett försök att reda ut hur magnetreceptionssystemet skulle kunna vara ljusberoende, hur detta i så fall fungerar och vilka våglängder som skulle kunna påverka fåglarnas orienteringssystem.

Fåglars ögonfysiologi

Fotoreceptorer och oljedroppar

Fåglars ögon har tre typer av fotoreceptorer i sina näthinnor; stavar, dubbeltappar och enkeltappar (den senare med fyra olika undertyper). I den distala ändens yttre segment hos alla typer av fotoreceptorer finns synpigmenten (figur 1). Dessa absorberar våglängder i olika spektra och därmed har de olika maximal känslighet för de olika våglängderna de utsätts för (Maier & Bowmaker 1993, Bowmaker *et al.* 1997).

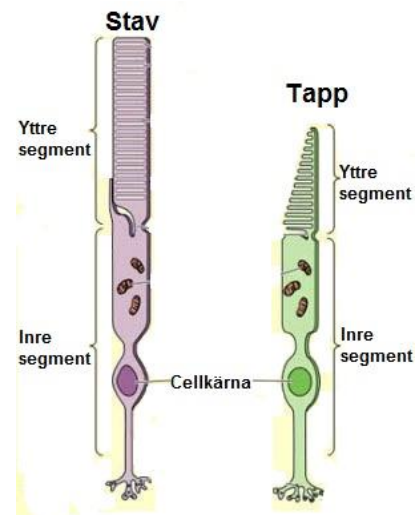
Pigmenten innehåller proteinet opsin samt en kromofor utvunnet ur vitamin-A och det är interaktionerna mellan dessa två som bestämmer pigmentets känslighet för olika våglängder.

Stavar, dubbeltappar och enkeltappar

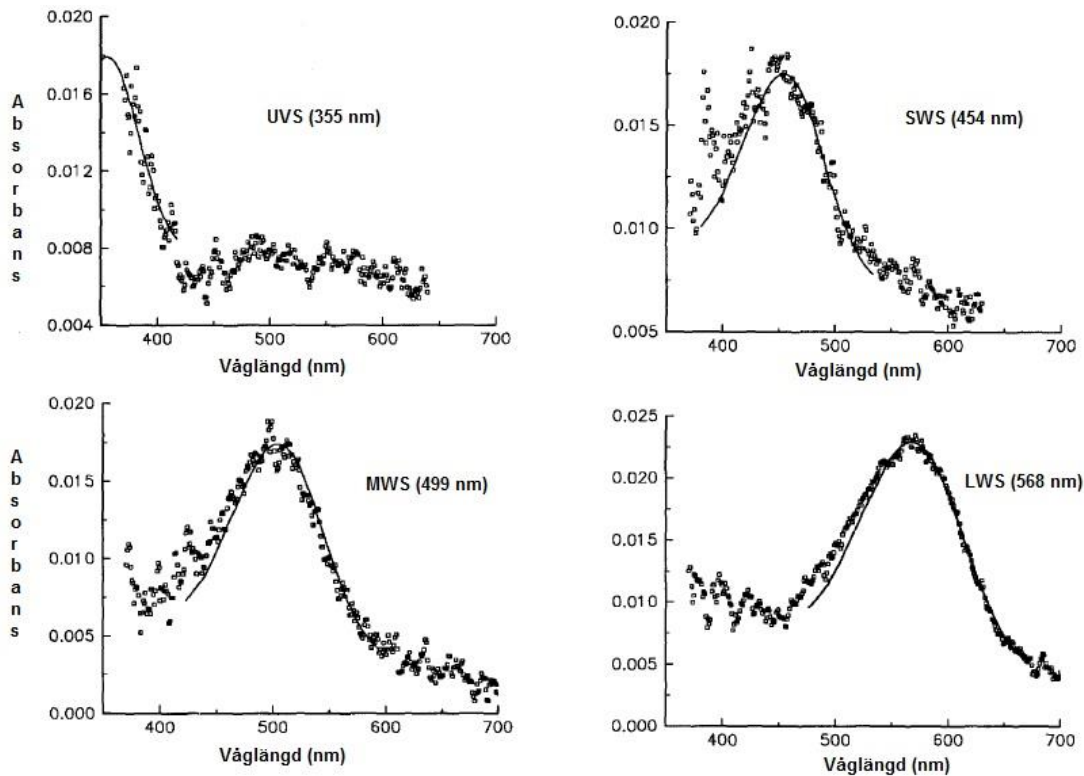
Stavarna är generellt sett mer känsliga för ljus än tapparna, men de reagerar inte på skillnader i färg. De har också en mycket långsammare respons på ljus än tapparna och verkar finnas i en högre frekvens hos nattaktiva än hos dagaktiva fåglar (Ebrey & Koutalos 2001). Dubbeltapparens funktion i fåglarnas näthinna verkar vara att upptäcka rörelser eller att skilja på rumsliga detaljer (Hart & Hunt 2007). Enkeltapparens funktion är de synceller som gör att fåglarna kan se och skilja på färger (Maier & Bowmaker 1993).

Oljedroppar

I den distala ändens inre segment hos fåglarnas enkel- och dubbeltappar finns en liten färgad oljedroppe som filtrerar det ljus som når synpigmenten i det yttre segmentet (Maier & Bowmaker 1993, Bowmaker *et al.* 1997). Alla förutom en av de fyra enkeltapparens oljedroppar innehåller karotenoid (ett ämne som absorberar korta våglängder) som spektralt filtrerar det infallande ljuset innan de når fotopigmenten i tapparna (Goldsmith *et al.* 1984). Dessa oljedroppar skiljer sig åt i storlek och färg och dessutom i placering på näthinnan hos olika fågelarter, i och med att fåglarnas tappar är placerade olika. Antal tappar och färger på oljedropparna kan bero på fåglars olika levnadsvanor och habitatsval. Exempelvis har nattskärror (Caprimulgidae) och ugglor (Strigiformes), som är nattlevande fåglar, färre tappar än arter som jagar på dagen. Detta beror troligen på att de inte har lika stort behov som de dagaktiva fåglarna att se i färg eftersom de jagar nattetid genom att urskilja silhuetter mot bakgrunden. De nattaktiva fåglarna har alltså utsatts för ett selektionstryck som har gynnat ett ökat antal stavar på bekostnad av antalet tappar (Bowmaker 1980).



Figur 1. Schematisk bild över synpigmenten stavar och tappar. Omarbetad efter *The Brain from Top to Bottom* (Hämtad 2013-12-11).

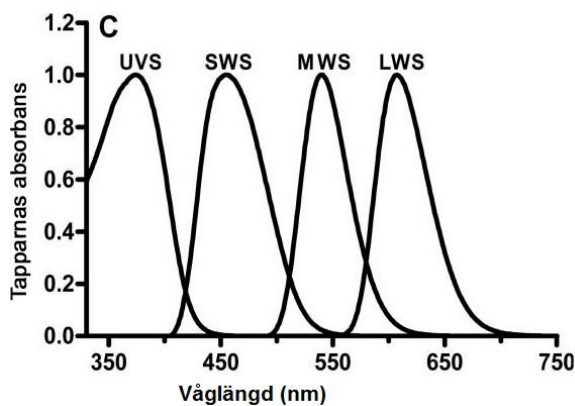


Figur 2. Absorbansspektra för syntapparna hos rödnäbbad mesia. Datan bygger på absorptionspektrats medelvärde. *Omarbetad efter Maier och Bowmaker (1993).*

Enkeltapparnas fotopigment

Fåglarnas enkeltappar verkar totalt innehålla fyra olika fotopigment, ett i varje enkeltapp, som är känsliga i olika delar av våglängdsspektrum. Maier och Bowmaker (1993) bestämde dessa våglängder hos rödnäbbad mesia (*Leiothrix lutea*) genom att undersöka näthinnorna efter att mesierna hade mörkeranpassats i minst en timme. Författarna lyckades då identifiera de våglängder där de fyra olika fotopigmentens känslighet är som störst: 568 nm (LWS), 499 nm (MWS), 454 nm (SWS) och 355 nm (UVS) (figur 2). Dessa resultat passar väl in i vilka våglängder dessa fyra typer av fotopigment brukar absorbera (Maier & Bowmaker 1993). De tre första som nämndes ovan, absorberar ljus med längre våglängder (synligt ljus) medan den fjärde absorberar ljus i den kortvågiga delen, ultravioletta delen av spektrum (Jane & Bowmaker 1988). Att en av fåglarnas tappar fungerar som en UV-receptor demonstrerades

också elektrofysiologiskt av Chen *et al.* (1984). Tapparnas ljuskänslighet överlappar varandra (figur 3).



Figur 3. Enkeltapparnas ljuskänslighet hos blåmes (*Parus caeruleus*). *Omarbetad efter Ödeen & Håstad (2013).*

VS- eller UVS-tappar

Det finns två olika huvudtyper av ljuskänslighet hos fåglarnas tappar, vilket innebär olika sätt som de uppfattar färger. Största skillnaden mellan dessa är att bland så kallade violettekänsliga tappar (VS) har den mest kortvågskänsliga tappen (SWS1) en maximal absorption som är skiftad åt det långvågigare hållet (402-426 nm) medan de så kallade ultraviolettkänsliga tapparnas (UVS) maximala absorption ligger på 355-380 nm (Hart & Hunt 2007). I en studie av Ödeen *et al.*

(2011) undersöktes fåglar av parvordningen Passerida. Samtliga undersökta tättingar (exempelvis rödhakar och blåmesar) i denna parvordning verkar tillhöra samma färgseendetyp, nämligen UVS. Eftersom de flesta fågelarter som undersökts i de studier jag kommer ta upp i detta arbete är tättingar så är det UVS-tapparna som jag kommer att behandla nedan.

Parade radikaler – den möjliggörande mekanismen

Uppkomst och positionering

Hur fåglar orienterar sig efter magnetfältet är alltså inte helt känt. Det är dock så att det i princip enda rimliga sättet, som man idag känner till, för svaga magnetfält att påverka kemiska reaktioner är via parade radikaler (Ritz *et al.* 2000, Rodgers & Hore 2009). Parade radikaler uppstår när två radikaler skapas i samma stund, eller befinner sig i samma avgränsade närhet tillräckligt länge, vilket då gör att deras respektive oparade elektroners spin korrelerar (Canfield *et al.* 1994, Rodgers & Hore 2009). Denna process är ljusinducerad och sker via en elektrontransportkedja, i vilken specialiserade fotopigment spelar en viktig roll (Ritz *et al.* 2009).

Singel- eller trippeltillstånd

Radikaler, molekyler med ett ojämnt antal elektroner och med ett konstant spinn på den oparade elektronen, är mycket reaktiva. När de existerar som parade så kan de två radikalernas oparade elektroner antingen snurra antiparallellt med varandra ($\uparrow\downarrow$) i singeltillstånd, eller parallellt med varandra ($\uparrow\uparrow$) i trippeltillstånd. I vilket tillstånd de parade radikalererna befinner sig beror på det externa magnetfältet eftersom varje elektronspinn är associerad med ett eget magnetiskt moment. Det är omvandlingen mellan dessa tillstånd som spelar stor roll i hur fågeln uppfattar jordens magnetfält (Rodgers & Hore 2009). Denna korrelation i spinn är en effekt av fotokemiska reaktioner, elektronövergångar, som vid absorption av fotoner skapar dessa radikaler ur molekyler (Liedvogel *et al.* 2007).

Påverkan på navigeringen

Hur, och i vilken grad, dessa parade radikaler påverkar navigeringen beror på hur de är orienterade i förhållande till det externa magnetfältet (alltså jordens magnetfält) (Timmel *et al.* 1998). För att få information om det magnetiska fältets riktning jämförs omvandlingen mellan de parade radikalernas singel- och trippeltillstånd i olika rumsliga riktningar (Nießner *et al.* 2011). Detta kan ske eftersom fotoreceptorcellerna där magnetreceptorerna och därmed de parade radikalererna finns, är fast positionerade i ögats näthinna. När fåglarna rör på huvudet eller på själva ögonen, sker denna singel- och trippelomvandling eftersom de parade radikalernas positionering jämfört med magnetfältet då ändras och på så sätt får fåglarna den nödvändiga informationen för att kunna navigera. Detta eftersom vinklarna mellan de olika receptorernas position på näthinnan och jordens magnetfält alla är olika (Ritz *et al.* 2000, Ritz *et al.* 2009). Genom detta kan man då anta att fåglarna på något sätt ”ser”, eller känner av, magnetfältet när de rör sig genom detta.

Hyperfina kopplingar

Ett absolut krav för att de parade radikalererna ska fungera som magnetreceptor, förutom att det korrelerande spinnet existerar tillräckligt länge (minst $1 \mu\text{s}$ (Cintolesi *et al.* 2003)), är att de har minst en hyperfin koppling mellan sig. Det vill säga en koppling mellan det magnetiska momentet i den oparade elektronen och det magnetiska momentet i en atomkärna i molekylen. Detta är viktigt eftersom det är dessa kopplingar som driver omvandlingen mellan singel- trippeltillståndet och gör att det kan förändras av ett externt magnetfält, såsom jordens.

Styrkan hos de hyperfina kopplingarna bestämmer med vilken frekvens de parade radikaler växlar mellan sitt singel- och trippeltillstånd (Rodgers & Hore 2009).

Bekräftas med oscillerande fält

Genom att utföra experiment med oscillerande fält har teorin om parade radikalers effekt på fåglars magnetreception kunnat styrkas. Detta har bland annat skett genom tester av fåglarnas beteende när ett oscillerande magnetfälts riktning ändrades i förhållande till det fasta geomagnetiska fältet. När det var parallellt med det geomagnetiska fältets så var fåglarnas navigering i samstämmighet med deras normala riktning för säsongen. Flyttades däremot fältet i förhållande till det geomagnetiska kunde fåglarna inte längre hitta rätt riktning (Ritz *et al.* 2004).

Det finns starka beteendebeweis för att dessa parade radikaler är en viktig del i teorin om fåglars ljusberoende. För att teorin om parade radikaler ska fungera måste det dock finnas en receptor som kan ta emot denna typ av information och bilda dessa parade radikaler. Kryptokrom är idag den mest troliga kandidaten till magnetreceptor och alltså i vilken den parade radikaler-mekanismen i så fall sker (Ritz *et al.* 2000).

Kryptokrom - magnetreceptorn

Våglängdsberoende

Kryptokrom är ett blåljuskänsligt flavoprotein som föreslås vara den molekyl som formar de parade radikaler nämnda ovan. Molekylen innehåller flera ljusreceptorer, bland annat pterin som agerar som en kromofor (Ritz *et al.* 2000). Om denna kromofor fungerar på samma sätt som kromoforer gör hos fotolyas (enzym som genom ljusberoende redoxreaktioner reparerar DNA när det skadats av ultraviolett ljus (Sancar 1994, Giovani *et al.* 2003) så är det denna del av kryptokromet som ansvarar för dess ljusabsorption (Sancar 1994, Ritz *et al.* 2000). Ritz *et al.* (2000) menar att kryptokromet endast är verksamt i det spektrum kromoforen, pterinet, absorberar ljus och det alltså är dessa våglängder som påverkar fågelns orienteringsförmåga. Kryptokrom har flera egenskaper som är viktiga för magnetreception och däribland just förmågan att bilda parade radikaler (Giovani *et al.*, 2003).

Styrkande studier

Som ovan nämnts så styrktes teorin om parade radikaler genom ett försök av Möller *et al.* (2004). Deras upptäckt av tre olika former av kryptokrom, varav två, Cry1a och Cry1b, är tänkbart involverade i magnetreceptionen, i näthinnan hos rödhakar banade väg för teorin om parade radikaler. Detta gjorde det rimligt att utföra studier på dess potentiella funktion som förmedlare av magnetfältsinformation. Även hos trädgårdssångare (*Sylvia borin*) har kryptokrom hittats i näthinnan (Mouritsen *et al.* 2004). Kryptokromet hos dessa fåglar verkade finnas till största del, kanske till och med enbart, i cellernas cytosol. Dessutom upptäckte man att stora ansamlingar av någon form av kryptokrom fanns i ganglioceller i näthinnan. Kopplar man ihop fyndet av kryptokrom i näthinnan med det faktum att både trädgårdssångare och rödhakar migrerar på natten är detta både logiska och troliga upptäckter. Vid ett försök av Liedvogel *et al.* (2007) fick de forskare som anser att kryptokrom är den primära magnetreceptorn ännu mer kött på benen. Under försöket observerades långlivade, fotoinducerade parade radikaler i kryptokrom hos en flyttfågel. Det var när kryptokromet absorberade ljus som dessa radikaler bildades och de existerade som parade flera gånger längre än den nödvändiga mikrosekunden.

Potentiell positionering

För att fåglarna ska kunna använda och jämföra informationen de får av kryptokromet så måste det finnas på fixerade platser i näthinnan. Mouritsen *et al.* (2004) föreslog att de skulle kunna vara fixerade på näthinnan men i så fall hur kunde de inte svara på. Det faktum att huvudplatsen för kryptokrom verkade vara i enkeltapparnas cytosol gjorde dock att de föreslog en möjlighet att kryptokromet är fixerat i cytoskelettet, men detta var ännu inte tillräckligt utrett.

Enbart funnen i UV-tapparna

En nyligen publicerad studie gjordes försök genom immunomikroskopi (identifiering av biomolekyler *in situ* med hjälp av specifika antikroppar) med näthinneprover från rödhakar och hönor (*Gallus gallus*). Dessa visade att Cry1a enbart finns i en typ av enkeltapparna, nämligen UV-tappen. Kryptokrom kunde inte återfinnas i långvågstappen LWS eller i de andra kortvågstapparna SWS och MWS. Mer specifikt hittades Cry1a endast i tapparnas yttre segment, som är tydligt skild från det inre segmentet med den oljedroppe som togs upp tidigare i denna uppsats. De var dessutom jämt utspridda i hela näthinnan, ingen densitetsskillnad fanns. Utöver detta var Cry1a-molekylerna dessutom jämt fördelade och uppradade i UV-tappen, vilket är en indikation på att de skulle kunna vara fästa i den struktur av skivmembran som tappens yttre segment är uppbyggd av (Nießner *et al.* 2011). Nießner *et al.* (2011) föreslår också att det kryptokrom som Mouritsen *et al.* (2004) hittade i gangliacellerna är Cry1b och inte Cry1a. Detta eftersom Mouritsen *et al.* (2004) vid sina försök använde sig av en markör som märker Cry1a och Cry1b lika. Eftersom Nießner *et al.* (2011) inte fann Cry1a någon annanstans än i UV-tappens yttre segment anser de denna slutsats trolig.

UV-tappens känslighet – eventuellt oviktig

Frågan som uppstår i dessa diskussioner är huruvida det är UV-tappens ljuskänslighet eller ljuskänsligheten i kryptokromet självt som spelar roll. I flertalet försök som utförts (ex Wiltschko & Wiltschko 1995, 1999, 2001; Wiltschko *et al.* 2000) har samstämmiga resultat uppvisats. Fåglarna verkar väl orienterade i de kortare våglängderna (från cirka 372 nm UV-ljus till ungefär 565 nm grönt ljus). I studierna har diodlampor i olika våglängder använts. Vid dessa försök har den spektrala emissionen hos de gröna lysdioderna inte nått ner till de våglängder där UV-tappen, det vill säga UV-tappens pigment, skulle kunna absorbera ljus. Trots detta så kunde alltså fåglarna fortfarande navigera. Detta är en stark indikator på att information om riktning kan förmedlas till kryptokromet oavsett om UV-tappen är aktiverad eller inte, det vill säga oavsett som det ljus som når ögat är i UV-tappens känslighetsområde eller inte. Som det ser ut nu verkar alltså magnetreceptionen inte vara beroende av fåglarnas UV-syn (Nießner *et al.* 2011). Detta stämmer väl överrens med teorierna i artikeln av Ritz *et al.* (2000) nämnda ovan, där författarna menade att det skulle kunna vara ljuskänsligheten hos pterinet i kryptokromet som avgör i vilka våglängder det senare är verksamt.

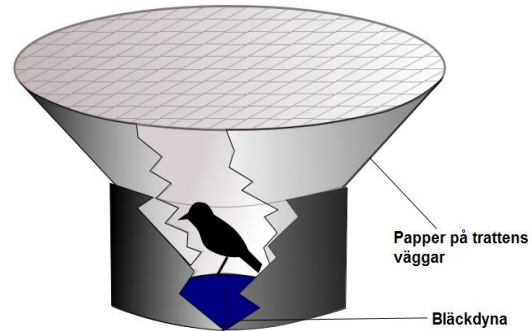
Våglängsberoendet

Parade radikalers trippeltillstånd beroende av ljusets våglängd

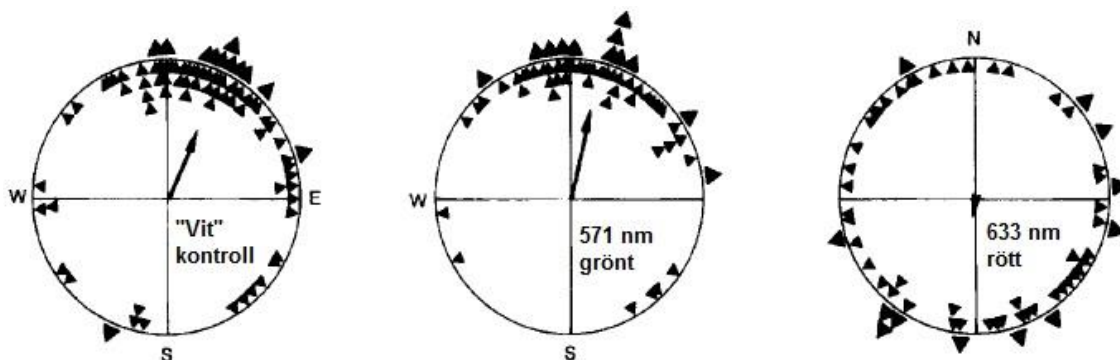
Kryptokrom är den potentiella molekylen som kan forma parade radikaler (Ritz *et al.* 2000). Som jag påpekar ovan är den initiala processen vid skapande av parade radikaler, absorptionen av fotoner, beroende av ljus. Kryptokromets placering i UV-tapparnas yttre segment kan förklara varför navigering utefter jordens magnetfält verkar vara beroende av specifika våglängder – bildandet av de parade radikalerna sker enbart om kryptokromet träffas av ljus av rätt våglängder.

Studie med "vitt" ljus och gröna och röda våglängder

När fåglars orienteringsförmåga testats i magnetfält med ljus av olika våglängder har samstämmiga resultat dykt upp i flera olika experiment. Vid ett försök av Wiltschko & Wiltschko (1995) undersöktes tolv infångade rödhakars förmåga att orientera sig efter att ha utsatts av ljus av olika våglängder. Fåglarnas foterperiodiska klocka manipulerades under en tid så att försöket skulle simuleras att hållas under deras migration tillbaka till de norra breddgraderna under våren. Den lokala geomagnetismen hölls oförändrad (Frankfurt: 46 μ T), fåglarna testades nattetid (eftersom rödhakar är nattligt migrerande) och testerna utfördes på en fågel i taget. Fåglarna placerades i en stängd Emlentratt (figur 4) med pappersbeklädd insida, med en tungstenglödlampa (vid vitt ljus) eller en LED-lampa (vid grönt eller rött ljus) i toppen. Det gröna ljuset hade ett våglängdsmaximum vid 571 nm, men lysdiodens våglängder sträckte sig på så sätt att $\lambda/2_{\text{läg}}$ var 555 nm och $\lambda/2_{\text{hög}}$ var 588 nm. Det röda ljusets motsvarande maximum var på 633 och $\lambda/2_{\text{läg}}$ var 616 nm och $\lambda/2_{\text{hög}}$ var 656 nm. $\lambda/2$ betyder den våglängd då hälften av ljuset under maxvåglängden har avtagit, alltså då hälften av ljuset har avtagit åt båda hållen. Vid varje individuellt försök lämnade fåglarna skrapmärken på pappret på trattens väggar när de försökte ta sig ur tratten. Av dessa skrapmärken räknade man sedan ut ett riktningsmedelvärde för varje fågel och försök. Vid försöken uppvisade fåglarna för säsongen normalt migrationsbeteende, det vill säga med en nordlig riktning, vid "vitt" ljus och grönt ljus. När fåglarna testades under rött ljus uppvisades ett helt annat beteende. Ingen speciell riktning föredrogs, utan fåglarna verkar ha varit geomagnetiskt desorienterade (figur 5).



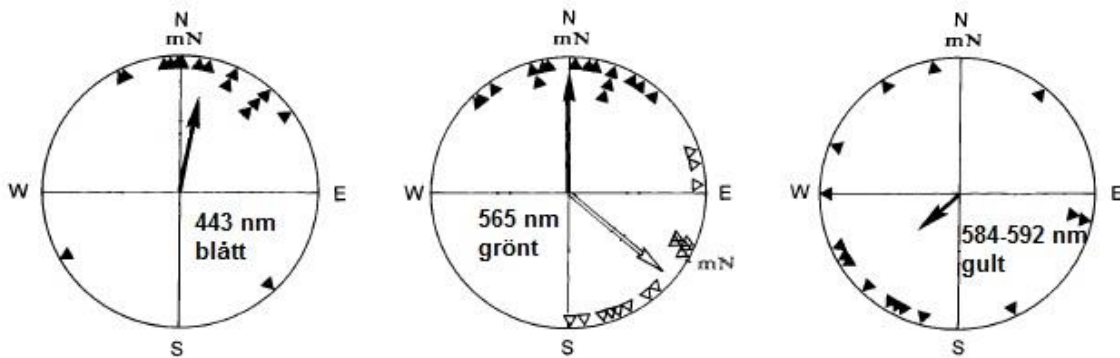
Figur 4. Emlentratt. Fåglarna stängs in i den trattliknande buren. I botten av buren finns en bläckdyna och när fågeln trampar i detta och sedan på den pappersbeklädda väggen lämnas märken. Med tillstånd från Shyamal (2007).



Figur 5. Vald migrationsriktning hos rödhakar under den simulerade vårmigrationen under olika ljusförhållanden. Symbolerna inuti cirkeln visar de individuella riktningsvalen för varje separat försök. Symbolerna utanför cirkeln visar ett medelvärde av varje fågels individuella riktningsval. Pilen i mitten visar medelriktningen efter att samtliga fåglars tester lagts ihop. Omarbetad efter Wiltschko & Wiltschko (1995)

Studie med blåa, gröna och gula våglängder

I ett annat försök (Wiltschko och Wiltschko, 1999) utfördes ett liknande experiment med samma förutsättningar, men denna gång med blått ljus med ett våglängdsmaximum på 443 nm – $\lambda/2_{\text{läg}}$ var 402 nm och $\lambda/2_{\text{hög}}$ var 472 nm – och gult ljus med ett våglängdsmaximum på 584-592 nm, samt med en kontroll med grönt ljus med samma förutsättningar som tidigare försök, dock med ett maximum på 565 nm. Dessutom utfördes ett test under det gröna ljuset då man



Figur 6. Vald migrationsriktning hos rödhakar under den simulerade vårmigrationen under olika ljusförhållanden och med en förflyttning av nordpolen med 120° (mittenbilden med ej ifyllda symbolerna). Symbolerna i cirkeln visar ett medelvärde av varje fågels individuella riktningval. Pilen i mitten visar medelriktningen efter att samtliga fåglars tester lagts ihop. De icke ifyllda symbolerna i mittenbilden visar resultatet för när den norra polen flyttades 120° medsols. *Omarbetad efter Wiltschko & Wiltschko (1999)*

flyttade nordriktningen 120° medsols, detta för att kunna styrka att magnetfältet faktiskt styrde navigeringen. Resultaten i denna undersökning var väl samstämmiga med den Wiltschko och Wiltschko utförd fyra år tidigare. Återigen visade de att fåglarna var väl orienterade under det gröna ljuset och detsamma gällde även under blått ljus. Däremot uppvisade de en ganska plötslig oförmåga att välja en gemensam riktning när de utsattes för det gula ljuset. Plötslig, eftersom skillnaden ner till det gröna ljusets våglängd inte är så stor i jämförelse med storleken på riktningförändringen. Resultaten presenteras grafiskt i figur 6. Försöken med grönt ljus då den nordliga riktningen flyttades 120° medsols resulterade i att fåglarna ändrade sin flygriktning ungefär lika mycket, vilket ger ytterligare stöd för teorin om magnetreception.

Studie med blåa, gröna, turkosa och gula våglängder

En ytterligare studie under samma förhållanden, och återigen med rödhakar, bekräftar ännu en gång att fåglar är väl orienterade under blått och grönt ljus och, enligt detta försök, även i

Tabell 1. Förmåga eller oförmåga för rödhakar att navigera i specifika våglängder. *Efter data från Wiltschko och Wiltschko (1995, 1999, 2001)*

Våglängd	Orienterad	Desorienterad
443 nm (blått)	x	
510 nm (turkost)	x	
565 nm (grönt)	x	
ca 590 nm (gult)		x
633 nm (rött)		x

turkost ljus med en våglängd på 510 nm. Återigen uppvisade dock fåglarna ett desorienterat beteende vid våglängder med gult ljus, 590 nm (Wiltschko och Wiltschko, 2001). En jämförelse mellan resultaten i dessa försök visar alltså att våglängderna på det ljus som används i försöken spelar stor roll för fåglars förmåga att orientera sig (tabell 1). Den plötsliga försämringen av orienteringsförmåga vid ca 590 nm gult ljus indikerar att fåglarna får för lite information med denna våglängd, blir förvirrade och därför väljer en slumpmässig riktning (Wiltschko och Wiltschko, 1999).

Ljusintensiteternas inverkan

I försöket av Wiltschko och Wiltschko (2001) testades även fåglarna under olika ljusintensiteter, dels under relativt låga intensiteter (6×10^{15} till 9×10^{15} quanta $s^{-1}m^{-2}$) och dels under höga intensiteter (43×10^{15} quanta $s^{-1}m^{-2}$). I dessa försök diskuteras att en desorientering i de gula våglängderna, som ändå är så pass nära de gröna, borde övervinnas om intensiteten i ljuset höjs eftersom fågeln då borde få tillräckligt med ljus av rätt våglängd för att få tillräcklig information. Så var dock inte fallet, vilket indikerar att flera olika receptorer skulle kunna vara inblandade i dessa processer (Wiltschko och Wiltschko, 2001). Den starkare ljusintensiteten förändrade dock beteendet hos fåglarna när de testades under blått, turkost och grönt ljus. I samtliga våglängder föredrog fåglarna nu en nordväst- eller nordöstlig riktning,

de flesta med en dragning mot väst. Dessa riktningsskillnader var lika mellan de olika våglängderna och även signifikant olika jämfört med riktningssvalen under normalt blått, turkost och grönt ljus. Detta antyder att en ökad ljusintensitet ökar kvalitén på signalerna som de involverade receptorerna får. Det kan antas att det under normala intensitetsförhållanden räcker med en typ av receptorer för att tillgodose behovet av information vid våglängder från blått till grönt ljus. Överstiger intensitetsnivåerna ett visst tröskelvärde blir andra receptorer aktiva och kan på så sätt modifiera responsen från dessa första receptorer (Wiltschko och Wiltschko, 2001).

Dessa fynd indikerar att magnetreceptionen hos fåglar endast fungerar i närvaro av ljus med kort våglängd, såsom blått och grönt (Wiltschko *et al.* 2000).

Omfattande intensitetsförsök

Försök enbart på ljusintensitetens inverkan på förmåga till orientering gjordes av Wiltschko *et al.* (2000). Fåglarna, gråryggade glasögonfåglar (*Zosterops lateralis*) testades under ljus som de tidigare visat utmärkt orienteringsförmåga i, grönt ljus med en maximum-våglängd på 565 nm. Det gröna ljuset som träffade fåglarna hade en $\lambda/2_{\text{läg}}$ på 550 nm och $\lambda/2_{\text{hög}}$ på 592 nm. Fyra intensiteter testades tre gånger per fågel: 1) $0,0002 \text{ W m}^{-2}$, 2) $0,0021 \text{ W m}^{-2}$, 3) $0,0075 \text{ W m}^{-2}$ och 4) $0,0150 \text{ W m}^{-2}$. Nivå 2 fungerade som kontrollgrupp eftersom det var i princip samma intensitet som använts i tidigare studier (Wiltschko & Wiltschko 1995, Wiltschko & Wiltschko 1999). Fåglarnas aktivitetsnivå och navigeringsförmåga fungerade utan anmärkning i både intensitet 2 och 3. Aktiviteten hos fåglarna var däremot lägre i den lägre intensiteten 1. Fåglar uppvisar normalt inget migrationsbeteende i totalt mörker (Gwinner 1974), vilket innebär att $0,0002 \text{ W m}^{-2}$ förmodligen är för lite ljus för att de ska migrera. I de två första försöken i denna intensitet uppvisades dålig navigationsförmåga, medan fåglarna navigerade normalt i det tredje försöket. Detta tyder på att fåglarnas receptorer förmodligen kan anpassa sig till denna lägre intensitet (Wiltschko *et al.* 2000). Under den högsta ljusintensiteten 4 uppvisade fåglarna en större aktivitet, men här var de sämre orienterade. Efter det första försöket i denna intensitet verkade fåglarna dock kunna anpassa sig till det starkare ljuset, men en skiftning i riktning mot västnordväst förblev. Varför denna riktningsförändring skedde kunde Wiltschko *et al.* (2000) inte förklara, men de trodde inte att detta var en slump då samtliga fåglar valde denna riktning.

Vanligt ”vitt” dagsljus är dock mycket starkare än $0,0150 \text{ W m}^{-2}$ och enligt en icke-publicerad artikel av W. Wiltschko kan till och med nattligt migrerande fåglar navigera i ”vitt” ljus över $0,0150 \text{ W m}^{-2}$. Det verkar alltså inte vara ljusintensiteten i sig, utan det faktum att fåglarna utsattes för ett onaturligt smalt intervall av våglängder (runt 565 nm), som gjorde dem desorienterade vid den högre ljusintensiteten (Wiltschko *et al.* 2000).

Diskussion

Kort sammanfattning

Inför vidare diskussioner följer nedan en kort sammandrag av magnetreceptionen hos fåglar eftersom denna process kan vara svåröverskådlig. Jämt utspritt i fåglarnas näthinna har fåglarna UV-tappar i vilka flavoproteinet kryptokrom finns (Ritz *et al.* 2000, Nießner *et al.* 2011). Kryptokrom har förmågan att bilda så kallade parade radikaler vilka kan växla mellan ett singel- och trippeltillstånd beroende på signaler från jordens magnetiska fält (Rodgers & Hore 2009). Genom att jämföra frekvensen av omvandlingen mellan singel- och trippeltillstånd hos de parade radikalerna i förhållande till deras orientering till jordens magnetfält kan fåglarna få information om sin positionering i och riktningen på magnetfältet (Ritz *et al.* 2000, Nießner *et al.* 2011).

Sannolikhet för ett ljusberoende

Med tanke på de teorier som framförts kring hur ett ljusberoende skulle kunna fungera och de bevis som kommit fram i flertalet försök (ex Chen *et al.* 1984, Maier & Bowmaker 1993, Wiltschko & Wiltschko 1999, Ritz *et al.* 2000, Nießner *et al.* 2011) är det troligt att ett sådant finns.

Kryptokromets plats i ögat

Ritz *et al.* (2000) föreslog att ögat, med sin sfäriska form skulle vara en perfekt plats för magnetreceptionen att ske. År 2004 lyckades Möller *et al.* finna tre former av kryptokrom i näthinnan på rödhakar. Samma år hittades kryptokrom även i näthinnan på trädgårdssångare (Mouritsen *et al.* 2004). Nießner *et al.* (2011) lyckades lokalisera en av dessa typer av kryptokrom, Cry1a, till en specifik position på hörons och rödhakars UV-tappar och UV-tappar enbart. De fann även att de dessutom är mycket likformigt uppradade på de aktuella tapparna vilket borde medföra jämt fördelade signaler från det omgivande ljuset och därmed ge fåglarna en sann bild av omvärlden. Eftersom höron och rödhakar har tillhört olika släktlinjer i ungefär 95 miljoner år (Ericson *et al.* 2006) är fyndet av kryptokrom på UV-tapparna i båda dessa arter en indikation på att det är troligt att magnetreceptionen fungerar på detta sätt även i andra fågelarter. Dessutom visar det att evolutionen tidigt utvecklade deras navigeringsförmåga.

Förmågan att forma parade radikaler

Kryptokrom äger också den viktiga förmågan att kunna bilda parade radikaler, vilket är absolut nödvändigt för att kunna fungera som magnetreceptor (Giovani *et al.* 2003). Spinnet som uppstår när de formas existerar dessutom tillräckligt länge för att tillräckligt med information ska kunna inhämtas (Cintolesi *et al.* 2003). Genom att utföra experiment med oscillerande fält har de parade radikalernas inverkan på fåglarnas orienteringsförmåga kunnat styrkas (Ritz *et al.* 2004).

Ser man till båda dessa faktorer har alltså kryptokrom de viktiga egenskaper som behövs för att vara en magnetreceptor, både när det gäller positionering i ögat samt bildandet av parade radikaler.

Avsaknad av isolerade våglängder

I flera av försöken med monokromt ljus av olika våglängder beskrivna ovan används LED-lampor med olika våglängder för att se skillnaden på navigeringsförmågan. Problemet med dessa LED-lampor är att bredden på de våglängder de utstrålar inte är tillräckligt smalt för att bestämt kunna säga om en viss våglängd spelar roll eller inte. Exempelvis så hade den gröna LED:en som användes ett våglängdsmaximum på 571 nm men lysdioden sträckte sig över ett bredare spektrum med en $\lambda/2_{\text{läg}}$ på 555 nm och $\lambda/2_{\text{hög}}$ var 588 nm. Detta betyder att svansarna längs emissionskurvan fortsätter även efter dessa $\lambda/2$ -värden. Den gröna LED-lampan lyser alltså i ett våglängdsspann om mer än 555-588 nm. Det gör det ju svårt att exakt säga vilka våglängder som aktiverar magnetreceptorn, emissionssvansarna hos den gröna LED-lampan kanske sträcker sig in i det exempelvis blå våglängdsspann som eventuellt skulle kunna vara det som aktiverar receptorn.

Enkeltapparna eller kryptokromets känslighet

En viktig del i att bestämma vilken betydelse olika våglängder har för navigeringsförmågan hos fåglar är därför att ta reda på vilka våglängder som faktiskt aktiverar magnetreceptorn, kryptokromet. Är det enkeltapparnas ljuskänslighet, eller känsligheten hos kryptokromet själv som spelar roll? Fyndet av Nießner *et al.* (2011), att kryptokrom enbart sitter på UV-tapparna,

utesluter de övriga enkeltapparnas (och förstås dubbeltapparnas och stavarnas roll) roll. Då återstår sedan att ta reda på om det är UV-tappens eller kryptokromets känslighet som har betydelse. De försök som diskuterats tidigare i denna uppsats (Wiltschko och Wiltschko 1995, 1999, 2001) har undersökt bland annat rödhakars beteende vid monokromt ljus av olika våglängder. De visade sig vara välorienterade i ljus från den kortvågiga delen av spektrum, medan de var desorienterade i de längre våglängderna. Detta indikerar att det finns en våglängdsbegränsning; orientering utefter jordens magnetfält fungerar inte i allt monokromt ljus. Kryptokrom innehåller fotoreceptorerna flavin, FADH och kromoforen pterin (Ritz *et al.* 2000). Ritz *et al.* diskuterade redan år 2000 möjligheten att pterin är den primära ljusabsorberaren i kryptokrom, vilket då skulle innebära att det är pterinet i kryptokrom som bestämmer i vilka våglängder magnetreceptionen fungerar. Om pterin är den ljusabsorberande delen i kryptokrom som spelar roll så skulle det innebära att magnetreceptorn stänger av vid monokromatiskt ljus med våglängder som överstiger ett visst tröskelvärde, detta eftersom att pterin enbart absorberar i den blågröna, kortvågiga delen av spektrum. Nießner *et al.* (2011) kom fram till samma slutsats och menar att magnetreceptorn kan ta emot riktningssinformation även om UV-tappen inte är aktiverad. Det verkar alltså vara kryptokromets egen känslighet som är nyckeln.

Kryptokromets känslighet

Om det är som Ritz *et al.* (2000) menar, att det är pterin som är den ljusabsorberande delen i kryptokrom, innebär det att magnetreceptionen är beroende av ljus i den blå delen av spektrum. Detta kan förklara varför ljus av turkosa och gröna våglängder också verkade aktivera receptorn; den LED-lampa som användes för att testa navigeringsförmågan under grönt och turkost ljus har emissionssvansar som sträcker sig in i den blå delen. Det vill säga den del där pterinet och därmed kryptokromet, är verksamt.

Intensitetskillnader

När intensiteten på ljuset som fåglarna utsattes för ökade började fåglarna uppvisa ett desorienterat beteende. Under blått, turkost och grönt ljus ändrade fåglarna riktningen något mot nordöst eller nordväst, istället för en enbart nordlig riktning. Wiltschko & Wiltschko (2001) diskuterar huruvida det kan bero på att när intensitetsnivåerna överstiger ett visst tröskelvärde aktiveras andra receptorer som modifierar responsen från den första receptorn. Några år senare diskuterade dock Wiltschko *et al.* (2007) att det desorienterade beteendet nog snarare berodde på det onaturligt smala bandet av våglängder under dessa starkare intensiteter, detta med tanke på att intensiteten hos vanligt dagsljus fortfarande är många gånger högre än vad det starkare ljuset i försöken var. En slutsats man kan dra från detta är att fåglar behöver den bredd på ljus som finns i vitt ljus för att klara av högre intensiteter. Hur detta skulle fungera i praktiken är ännu inte känt. Något man kan fundera över är den möjligheten att många fåglar är nattligt migrerande eftersom ljusintensiteterna då är mycket lägre. Kanske fungerar magnetreceptorsystemet bättre i lägre intensiteter eftersom höga intensiteter "vitt" ljus verkar överrösta signalen från kryptokromet.

Många hålrum

Det finns mycket kvar att utforska i detta område. Framför allt behöver kryptokromets funktion som magnetreceptor utredas för att bland annat förstå vilken roll pterin har som ljusabsorberande del. Detta är viktigt för att kunna reda ut vilka våglängder som spelar roll för fåglarnas navigering. För att kunna göra fler våglängdsförsök krävs att man använder lampor med mer precisa våglängder; de som använts hittills ger ett för brett spektrum. Man skulle till exempel kunna använda sig av monokromatorer istället för LED-lampor. Detta skulle ge ett mycket smalare våglängdsband. Det skulle också svara en god idé att jämföra

magnetreceptionen vid ett smalt band av UV-ljus med ett smalt band av blått ljus. Detta skulle hjälpa till att separera effekterna av UV-tappens absorption från kryptokromets. Mycket av det som forskarna har kommit fram till hittills är gissningar och logiskt dragna slutsatser. Om man ska kunna presentera teorin om en ljusberoende magnetreceptor som det faktiska sättet för fåglar att navigera på så måste det finnas mer vetenskapliga hårddata på detta.

Tack

Tack till min handledare Anders Ödeen för tålmodig och hjälpsam handledning. Tack till min opponeringsgrupp, Viveka Törnqvist, Axel Spaxes, Robin Löfgren och Sofie Svanholm, för värdefulla kommentarer och hjälp.

Referenser

- Bowmaker, J.K., 1980. Colour vision in birds and the role of oil droplets. *Trends Neurosci.* 3, 196–199.
- Bowmaker, J.K., Heath, L.A., Wilkie, S.E., Hunt, D.M., 1997. Visual pigments and oil droplets from six classes of photoreceptor in the retinas of birds. *Vision Res.* 37, 2183–2194.
- Canfield, J.M., Belford, R.L., Debrunner, P.G., Schulten, K.J., 1994. A perturbation theory treatment of oscillating magnetic fields in the radical pair mechanism. *Chem. Phys.* 182, 1–18.
- Chen, D.-M., Collins, J.S., Goldsmith, T.H., 1984. The Ultraviolet Receptor of Bird Retinas. *Science* 225, 337–340.
- Cintolesi, F., Ritz, T., Kay, C.W.M., Timmel, C.R., Hore, P.J., 2003. Anisotropic recombination of an immobilized photoinduced radical pair in a 50- μ T magnetic field: a model avian photomagnetoceptor. *Chem. Phys.* 294, 385–399.
- Ebrey, T., Koutalos, Y., 2001. Vertebrate Photoreceptors. *Prog. Retin. Eye Res.* 20, 49–94.
- Ericson, P.G.P., Anderson, C.L., Britton, T., Elzanowski, A., Johansson, U.S., Källersjö, M., Ohlson, J.I., Parsons, T.J., Zuccon, D., Mayr, G., 2006. Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. *Biol. Lett.* 2, 543–547.
- Giovani, B., Byrdin, M., Ahmad, M., Brettel, K., 2003. Light-induced electron transfer in a cryptochrome blue-light photoreceptor. *Nat. Struct. Mol. Biol.* 10, 489–490.
- Goldsmith, T.H., Collins, J.S., Licht, S., 1984. The cone oil droplets of avian retinas. *Vision Res.* 24, 1661–1671.
- Gwinner, E., 1974. Endogenous temporal control of migratory restlessness in warblers. *Naturwissenschaften* 61, 405–405.
- Hart, N.S., Hunt, D.M., 2007. Avian Visual Pigments: Characteristics, Spectral Tuning, and Evolution. *Am. Nat.* 169, S7–S26.
- Jane, S.D., Bowmaker, J.K., 1988. Tetrachromatic colour vision in the duck (*Anas platyrhynchos* L.): microspectrophotometry of visual pigments and oil droplets. *J. Comp. Physiol. A* 162, 225–235.
- Kalmijn, A.J., 1966. Electro-perception in Sharks and Rays. *Nature* 212, 1232–1233.
- Kirschvink, J.L., Gould, J.L., 1981. Biogenic magnetite as a basis for magnetic field detection in animals. *Biosystems* 13, 181–201.
- Lack, D., 1968. Bird Migration and Natural Selection. *Oikos* 19, 1–9.
- Liedvogel, M., Maeda, K., Henbest, K., Schleicher, E., Simon, T., Timmel, C.R., Hore, P.J., Mouritsen, H., 2007. Chemical Magnetoreception: Bird Cryptochrome 1a Is Excited by Blue Light and Forms Long-Lived Radical-Pairs. *PLoS ONE* 2, e1106.
- Maier, E.J., Bowmaker, J.K., 1993. Colour vision in the passeriform bird, *Leiothrix lutea*: correlation of visual pigment absorbance and oil droplet transmission with spectral sensitivity. *J. Comp. Physiol. A* 172, 295–301.
- Meina, Ł., Ginter, M., Rosińska, K., 2007. Stopover of Robins (*Erithacus rubecula*) On Autumn Migration Through the Polish Baltic Coast. *Ring* 29, 41–65.
- Möller, A., Sagasser, S., Wiltschko, W., Schierwater, B., 2004. Retinal cryptochrome in a migratory passerine bird: a possible transducer for the avian magnetic compass. *Naturwissenschaften* 91, 585–588.
- Mouritsen, H., Janssen-Bienhold, U., Liedvogel, M., Feenders, G., Stalleicken, J., Dirks, P., Weiler, R., 2004. Cryptochromes and neuronal-activity markers colocalize in the retina of migratory birds during magnetic orientation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 101, 14294–14299.

- Nießner, C., Denzau, S., Gross, J.C., Peichl, L., Bischof, H.-J., Fleissner, G., Wiltschko, W., Wiltschko, R., 2011. Avian Ultraviolet/Violet Cones Identified as Probable Magnetoreceptors. *PLoS ONE* 6, e20091.
- Ödeen, A., Håstad, O., 2013. The phylogenetic distribution of ultraviolet sensitivity in birds. *BMC Evol. Biol.* 13, 36.
- Ödeen, A., Håstad, O., Alström, P., 2011. Evolution of ultraviolet vision in the largest avian radiation - the passerines. *BMC Evol. Biol.* 11, 313.
- Odum, E.P., Connell, C.E., Stoddard, H.L., 1961. Flight Energy and Estimated Flight Ranges of Some Migratory Birds. *The Auk* 78, 515–527.
- Ritz, T., Adem, S., Schulten, K., 2000. A Model for Photoreceptor-Based Magnetoreception in Birds. *Biophys. J.* 78, 707–718.
- Ritz, T., Thalau, P., Phillips, J.B., Wiltschko, R., Wiltschko, W., 2004. Resonance effects indicate a radical-pair mechanism for avian magnetic compass. *Nature* 429, 177–180.
- Ritz, T., Wiltschko, R., Hore, P.J., Rodgers, C.T., Stapput, K., Thalau, P., Timmel, C.R., Wiltschko, W., 2009. Magnetic Compass of Birds Is Based on a Molecule with Optimal Directional Sensitivity. *Biophys. J.* 96, 3451–3457.
- Rodgers, C.T., Hore, P.J., 2009. Chemical magnetoreception in birds: The radical pair mechanism. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 353–360.
- Sancar, A., 1994. Structure and function of DNA photolyase. *Biochemistry (Mosc.)* 33, 2–9.
- Timmel, C.R., Till, U., Brocklehurst, B., Mclauchlan, K.A., Hore, P.J., 1998. Effects of weak magnetic fields on free radical recombination reactions. *Mol. Phys.* 95, 71–89.
- Wiltschko, R., Stapput, K., Bischof, H.-J., Wiltschko, W., 2007. Light-dependent magnetoreception in birds: increasing intensity of monochromatic light changes the nature of the response. *Front. Zool.* 4, 5.
- Wiltschko, W., Wiltschko, R., 1972. Magnetic Compass of European Robins. *Science* 176, 62–64.
- Wiltschko, W., Wiltschko, R., 1995. Migratory orientation of European Robins is affected by the wavelength of light as well as by a magnetic pulse. *J. Comp. Physiol. A* 177, 363–369.
- Wiltschko, W., Wiltschko, R., 1999. The effect of yellow and blue light on magnetic compass orientation in European robins, *Erithacus rubecula*. *J. Comp. Physiol. A* 184, 295–299.
- Wiltschko, W., Wiltschko, R., 2001. Light-dependent magnetoreception in birds: the behaviour of European robins, *Erithacus rubecula*, under monochromatic light of various wavelengths and intensities. *J. Exp. Biol.* 204, 3295–3302.
- Wiltschko, W., Wiltschko, R., Munro, U., 2000. Light-Dependent Magnetoreception in Birds: Does Directional Information Change with Light Intensity? *Naturwissenschaften* 87, 36–40.

Omslagsbilden tagen från Free Wallpapers.