

# Miksi linnut ovat niin värikkäitä?

■ Valto Peiponen

Lintukäsikirjoja selaillessa huomaa pian, että linnut ovat hyvin värikäs eläinryhmä ja niiden värit kattavat sateenkaaren violetista punaiseen eri yhdistelmin. Varsinkin koiraat loistavat väreissään ja niiden naaraat ovat värittömiä ”harmaita varpusia”. Lisäksi lintujen ulkoasuun liittyvät lähiultraviolettialueen värit, joita meidän silmämme eivät pysty näkemään, mutta lintujen silmät aistivat ne.

Lintujen höyhenten ja sulkien pintakerros on säikeistä tukivalkuaisainetta keratiinia, joka sisältää rikkipitoista kystiiniä. Ihon ja höyhenten yleisin väriaine on melaniini. Melaniinijyväsiä, jotka voivat olla hyvin pieniä 1–2 µm:n mittaisia, on kahdentyyppisiä: sauvamaisia eumelaniinia sisältäviä, jotka aiheuttavat mustan tai mustanruskean värin, ja pyöreäköjä feomelaniinijyväsiä, jotka synnyttävät vaaleita kellanruskeita sävyjä. Ne liittyvät lintujen suoja-väriytykseen. Melanosyyttisolujen eri asteet syntyvät jo alkionkehityksen varhaisessa vaiheessa. Melaniinipigmentti on peräisin tyrosiiniamiinohaposta, josta se muodostuu entsyymaattisten hapetusreaktioiden kautta.

## Ulkoasun värit

Lintujen ulospäin näkyvät värit syntyvät kahta eri tietä: joko väriaineista tai höyhenten sisärakenteesta syntyvistä niin sanotuista struktuuriväri- eli rakenneväreistä. Väriaineista tärkeimmät ovat peräisin eri *karotenoideista*, joiden lähtöaineena on kasvien lehtivihreän beta-karotenoidi (C<sub>40</sub>H<sub>56</sub>). Kemiallisesti tunnetaan noin 600 eri karotenoidia, joista lintujen höyhenistä ja ihosta on eristetty ainakin kaksikymmentä. Näistä johtuvat lintujen höyhenten ja paljaiden osien keltaiset, oranssit ja punaiset sävyt. Sinistä karotenoidipigmenttiä ei ole. Linnut saavat karotenoideja ensisijaisesti kasvisravinnosta, mutta

myös eläinkunnasta suoraan tai aineenvaihdunnan kautta. Tällaisia lintujen karotenoideja ovat luteiini, zeaksantiini, rodoksantiini ja astaksantiini. Hyvin voimakkaan punainen väriaine on kantaksantiini (C<sub>40</sub>H<sub>52</sub>O<sub>2</sub>), joka ”värjää” esimerkiksi tulitangara (*Piranga olivacea*) koiraan punaiseksi (kuva 1). Naaras on näiltä osin oliivinvihertävä.

Muita väriaineita ovat porfyriinit, joista tunnetuin on turakolintujen (*Musophagidae*) punaiset siipisulat värjäävä turakiini, jonka kemiallisena keskeisenä rakenneosana on neljä tyyppiä sisältävää pyrrolirengasta ja niitä yhdistävä kupariatomi. Papukaijat ovat lintumaailman värikkäimpiä ryhmiä. Niiden höyhenistä on eristetty psittacofulvin-nimisiä väriaineita, jotka eivät kuulu karotenoideihin.

Suurin väriiloisto lintujen ryhmässä syntyy *struktuuriväreistä*. Höyhenten hienorakenteen vaihtelevuus yhdessä melaniinin ja muiden väripigmenttien kanssa saa spektrin värit syttymään intensiiviseen loistoon, kun valo kohdistuu niihin. Päävastuussa ovat höytyliistakkeiden ja -säteiden rakenteet. Siipisulissa rakennevärit ovat kuitenkin harvinaisia.

Monien lintulajien höyhenpuvun valkoinen ”väri” syntyy, kun höytysäteiden ulkopinnasta tapahtuu valon heijastuminen ja taittuminen. Sisärakenteella on vähäisempi merkitys valkoisen värin tuottamisessa.

Sitä vastoin sinisen värin syntyminen vaatii jo höyhenten sisärakennetta. Vuonna 1939 saksalainen tutkija Fritz Frank kuvasi 13 eri lintulajin sinisten höyhenten rakenteen. Niiden höytyliistakkeiden poikkileikkauksessa näkyy lipassoluja (*Käschenzellen*, *box cells*), joiden lukumäärä vaihtelee suuresti välillä 1–30. Ne muodostavat yhden kuorikerroksen pigmenttitytteisten ydinsolujen ympärille. Tämä sienimäinen

rakenne heijastaa sinistä valoa ja perustuu Tyndallin ilmiöön. Tutkimani sinirintakoiraan (*Luscinia svecica*) koboltinväriset kurkkuhöyhenet kuuluvat juuri rakennevärien ryhmään (kuva 2). Monien lajien violetti väri syntyy lipassolujen siniheijastuksen ja punaisen karotenoidin yhteisvaikutuksesta.

Höyhenten vihreä väri voi joissakin tapauksissa syntyä pigmentistä, kuten haahkakoiraan (*Somateria mollissima*) pään vihreät alueet, mutta useimmiten vihreä syntyy sinisen rakennevärin ja keltaisen karotenoidin yhteisvaikutuksesta. Höytyliistakkeiden pinnan keratiinikuoreessa voi olla diffuusina keltaista väriainetta.

*Hohde- eli loisteväriä (iridescent colours)* esiintyy monissa linturyhmissä, mutta loistokaimmin ne ilmenevät kolibrin (325 eri lajia) ryhmässä. Aluksi luultiin, että valon interferenssi-ilmiön johdosta höyhenten keratiini synnyttää värin. Vuonna 1951 ranskalainen J. Dorst osoitti kolibrin höyhenissä olevan melaniinijyväsä, jotka toimivat interferenssin synnyttämänä levyinä (lamelleina). Vuonna 1960 yhdysvaltalainen Crawford H. Greenewaltin (1902–93) tutkijaryhmä julkaisi kuuluisan tutkimuksen kolibrin loisteväreistä. Työryhmä totesi noin 50 kolibrilajin höytysäteiden keratiinipinnan alla pieniä, mosaikkimaisia melaniinijyväsä (*platelets*), jotka muodostavat 7–15 kerrosta ja näkyvät elektronimikroskoopissa noin 30 000 x suurennoksessa. Yksittäiset jyväsä näkyvät 45 000 x suurennoksessa. Jyväsästen melaniinikuoren taitekerroin on kaksi ja niiden sisältämän ilman yksi. Punaisten höyhenten taitekerroin on 1.85, sinisten 1.5 ja vihreiden näiden väliltä. Tutkijat myös laskivat höyhenten heijastamien spektrien avulla, että hohdevärit ovat kerroksellisten melaniinijyväsästen ylä- ja alapinnasta taittuvien ja heijastuvien säteiden interferenssivärejä.

Hohdeväri ”syttyy”, kun siihen tulee valo suoraan edestäpäin, muulloin väri on tumma tai musta (kuva 3). Siksi kolibrin asetuvat soidintanssien pariutumisvaiheessa siten, että koiras on aurinkoon (valoon) päin ja naaras vastapäätä, jotta naaras näkisi syttyvät värit.

## Värien näkemisen perustana silmän verkkokalvo

Linnuille on kehittynyt evoluution kuluessa täydellisin selkärankaisten kamerasilmä. Linnut ovat ”silmaeläimiä.” Niiden silmät ovat suuret, esimerkiksi strutsin silmän läpimitta on 50 mm, ja se on 2,5 kertaa ihmisen silmää suurempi. Pään tilavuudesta lintujen silmät vievät 50 %, kun ihmisen vastaava luku on 5 %.

Väriennäkemisen kannalta silmän verkkokalvon rakenne on keskeisin. Siinä on kymmenen eri kerrosta, kuten ihmisen silmässä, mutta lintujen verkkokalvo on selvästi paksumpi kuin ihmisen. Myös valoa aistivia näkösoluja on kahdenlaisia eli sauvoja ja tappeja. Sauvojen ulkojäsenissä on valoherkkää rodopsiinia eli näköpurppuraa, mikä mahdollistaa hämärässä näkemisen. Tappisoluja on ihmisellä kolmentyyppisiä, ja niiden ulkojäsenissä on eri näköpigmenttejä, joten tapit ovat joko punaherkkiä, viherherkkiä tai siniherkkiä. Lintujen tappisoluja on rakenteeltaan kahdenlaisia joko yksittäistappeja tai kaksoistappeja. Lisäksi erona lintujen tappisolussa on erivärisiä öljypisaroita, yksi kussakin. Siten linnun verkkokalvon tappisolut ovat ominaisuuksiltaan erilaisia kuin ihmisen.

Öljypisaroita on väreiltään kuudenlaisia: punaisia, oransseja, keltaisia, vihertäviä, värittömiä ja läpikuultavia. Ne toimivat suodattimina eli filttereinä, joten linnut eivät sokaistu aurinгон paisteessa. Niillä on sisäiset aurinkolasit aina päällä. Öljypisarot vaikuttavat terävöittävästi lintujen väriennäkemiseen.

## Lintujen värinäkö

Tuskin kukaan tutkija on epäillyt, etteivätkö linnut näkisi värejä. 1900-luvun alkupuolella tutkittiin kanan (*Gallus domesticus*) värinäköä koeolosuhteissa heijastamalla häkin pohjalle valkoisten riisinjyvien päälle spektri. Kana aloitti jyvien syömisen aina spektrin punaisesta ja oranssista päästä ja jatkoi sinisiin jyyiin asti, mutta niitä kana ei syönyt. Monet tutkijat saivat samanlaisia tuloksia. Saksalainen professori, arvostettu silmien tutkija Carl von Hess (1922) päätteli tästä, että kana on sinisokea. Selitys sinisokeudelle löytyi tappisolujen punaisista

öljypisarosta, jotka estivät lyhytaaltoisten säteiden pääsyn tappisolujen näköpigmenttiin. Kun päiväaktiivisilla linnuilla on yleensä näyttävästi punaisia öljypisaroita, ovat ne kanan tapaan ”suhteellisen sinisokeita”, selitti Carl von Hess.

1930-luvulla amerikkalaiset tutkivat kesykyyhkyn (*Columba livia*) värinäköä spektrivaloilla. Heidän tuloksenaan oli, että kesykyyhkyn väriaisti on 460–700 nm:n alueella hyvin samanlainen kuin ihmisen trikromaattinen värinäkö, mutta tällä spektrin alueella kyyhky erotti vain noin parikymmentä värisävyä, mikä on huomattavasti vähemmän kuin mitä ihminen pystyy erottamaan.

Nykyisin tiedämme, että ihmisen aallonpituuksien erotuskynnys spektrissä on 1–6 nm, kun se kyyhkyllä on 5–30 nm. Toisaalta kesykyyhky erottaa sävyjä myös lähi-UV:n alueella, mutta ihminen ei, joten näköalueet ovat erilaisia.

Vuonna 1935 Martin Plath julkaisi tutkimuksen suosituksen häkkilinnun undulaatin (*Melopsittacus undulatus*) värien erottelukyvystä saksalaisen Ostwaldin 24 värin järjestelmässä. Kokeita tehtiin 17 koiraalla ja yhtä monella naaraalla. Tuloksena oli, että undulaatti erottaa värit paljolti aallonpituuden perusteella samoin kuin ihminenkin. Punaisella 680 nm ja sinisellä 470–475 nm oli suuri ärsyttävä vaikutus. Vaikka Plathin tulkinta öljypisaroiden avulla ei kaikin osin sattunut kohdalleen, monet muut tutkijat ovat yhdistäneet tulokset undulaatin lajinvärytyksen näkemisen tärkeyteen: koiraalla on nokan tyvellä sininen vahanahka, mikä on koiraiden aggressiivisuutta ja tappeluja aiheuttava signaali, ja sen perustella koiras tunnistaa kilpailijansa. Naaraan vahanahka on ruskea, mutta jos se värjätään siniseksi, koiras pitää naarasta koiraana. Päinvastoin, jos koiraan vahanahka värjätään ruskeaksi, koiraat esittävät sille soidinta.

Toimin tutkimusapulaisena Kilpisjärvellä kesäisin 1950- ja 1960-luvulla, ja silloin minulla oli mahdollisuus tehdä myös omaa tutkimusta. Kohteenani oli seudun yleinen laji sinirinta (*Luscinia svecica*), jonka soidinkäyttäytymistä ja pesimisbiologiaa ensin tutkin. Jatkotutkimuksissa keskityin väitöskirjaani (1963) varten väritutkimuksiin tehden erilaisia atrappikokeita lajin

asuttamalla reviiereillä maastossa. Sisätiloissa häkkiolosuhteissa tein värinvalintakokeita yhdysvaltalaisen Munsellin värijärjestelmässä dresyyrimenetelmällä.

Luonnossa suoritetuissa kokeissa sinirintakoiras reagoi erittäin voimakkaasti siniseen väriin ja oli suorastaan sinivauhko. Sinirinnan käyttäytymisestä julkaisin artikkelin (1960), missä sinivauhko sana sai saksankielisessä käännöksessä voimakkaamman asun ”blau besessen”, sinisen riivaama. Munsellin 40 perusvärin järjestelmässä sinirintakoiras erotti parhaiten värejä sinisen (PB) ja oranssin (YR) perheissä. Tutkimusten yhteydessä heräsi ajatus, saattaako sinirinta nähdä lähiultraviolettialuetta. Sitä varten tein kahden muun lajin ja sinirinnan höyhenistä preparaatteja spektrimittauksia varten. Teknillisen korkeakoulun diplomi-insinööri suoritti mittaukset laitoksensa Beckmanin DU-spektrofotometrillä, ja höyhenen heijastukset pyysin mittaamaan 300–700 nm:n väliseltä alueelta. Hämmästykseni oli suuri, kun sinirintakoiraan kurkkuhöyhenen korkein heijastushuippu, 42 %, oli 345 nm:ssä, ja sinisessä 470 nm:ssä se oli vain 18 %. Tästä arvelin sinirinnan näkevän myös lähi-UV-alueen. Lisäksi tutkin mikroskooppisesti sinirinnan verkkokalvon tappisolujen öljypisaroiden lukumääräsuhteita, ja totesin sillä olevan eniten vihertäviä ja värittömiä öljypisaroita, josta päättelin sinikerkkyyden johtuvan. Tuolloin lintujen ja ihmisen näkemä spektri oli vankasti sijoitettu 400–700 nm:iin eli linnut eivät näe UVA:ta. Loppuarviointi työstäni oli, että koetuloksilla on tekijän tulkinnoista riippumaton oma arvonsa.

Seuraavana vuonna (1964) julkaisin 44 eri lintulajin verkkokalvon värillisten öljypisaroiden lukumääräsuhteet. Myöhemmin palasin vielä tutkimaan sinirinnan värienerottelukykyä Munsellin järjestelmässä (1992). Koska värillä on kolme ominaisuutta, tutkin vielä aallonpituuden lisäksi värin kirkkausasteen ja kyllästysasteen eli saturaation erottelukykyä dresyyrimenetelmällä. Tällöin ilmeni, että sinirinta erottaa paremmin saman värin tummempia asteita kuin vaaleampia asteita. Samoin laji erottaa paremmin saman värin vähemmän kylläisiä asteita kuin kylläisiä asteita, ja parhaiten se erotti sinisen kylläisyysasteita.



Kuva 1. Tulitangarakoiraan (*Piranga olivacea*) lisääntymis-aikainen hehkuvan punainen höyhenpuku sisältää kantaksantiinia. Naaras ja syksyllä koiras ovat oliivinruskeita ja molempien höyhenpuku sisältää isozeaksantiinia. Kuva: Las-se J. Laine, Costa Rica.

## Linnut aistivat lähi-UV-valon

Hyönteisten ultraviolettinäkö on ollut tunnettu ilmiö jo yli sata vuotta, ja esimerkiksi mehiläinen hyödyntää sitä monipuolisesti etsiessään kukista ravinnokseen mettä ja siitepölyä. Monien kukkien terälehdet heijastavat ultraviolettia valoa.

Ensimmäisenä lintujen ultraviolettinäön osoittivat saksalainen professori Dietrich Burkhardt (1927–2010) ja hänen oppilaansa H. Huth tutkimalla valko-orvokkikolibrin (*Colibri serrirostris*) spektraalista näköaluetta vuonna 1972. Tämä laji erotti 382 nm:in värin muista väreistä, vaikka ihmissilmä ei sitä nähnyt.

Kymmenen vuotta myöhemmin (1980) yhdysvaltalainen T. H. Goldsmith osoitti, että kolme eri kolibrilajia näki ultraviolettivaloa. Neljä vuotta myöhemmin Goldsmithin tutkijaryhmä totesi, että 15 lintulajin silmien verkkokalvossa on tappisoluja, joiden suurin herkkyys on 370 nm:n aallonpituudessa ja nämä tappisolut sisältävät väritömän eli läpikuultavan öljypisaran. Kolibreilla tällaisia pisaroita oli 10–15 % eri pisaratyypeistä. Mainittakoon vielä, että Burkhardt ja Goldsmith olivat alkujaan hyönteistutkijoita!

1980-luvun lopulla ja 1990-luvun alkupuolella varmistui kymmenen lintulajien tutkimuksissa, että päiväaktiivisilla linnuilla on eri tappisoluisia neljänlaista näköpigmenttiä, joiden absorptiohuiput osuvat 570 nm:iin (punaherkkä), 505 nm:iin



Kuva 2. Vanha sinirintakoiras (*Luscinia svecica*) kevätasussa. Kurkun alue näyttää ihmissilmälle kirkkaan siniseltä, mutta se heijastaa enemmän ultraviolettivaloa, jonka lintu aistii ja jota me emme näe. Kuva: Valto A. Peiponen, Kilpisjärvi, kesäkuun alku 1958.

(viherherkkä), 440/420 nm:iin (sini/violettiherkkä) ja 365 nm:iin (UV-herkkä). Lintujen värinäkö toimii tetrakromaattisella pohjalla ja tutkimusten mukaan esimerkiksi undulaatti erottaa väreinä eri ultraviolettin aallonpituuksia. Ihmisen värinäkö on trikromaattinen ja sen perustana on verkkokalvon puna-, viher- ja siniherkät tappisolut. Myös ihmisen kehittämä väritelevisio toimii trikromaattisella pohjalla.

Lintujen ryhmässä on tutkittu jo 125 lintulajia, jotka aistivat ja näkevät lähiultraviolettia aluetta.

Nykyisin on olemassa mittareita, joilla voidaan tutkia lintujen ulkoasussa olevien värien heijastusspektrejä sekä täytetyistä että elävistä linnuista. Dietrich Burkhardt julkaisi vuonna 1989 ansiokkaan tutkimuksen, jonka otsikkona oli ”UV-näkö: linnun silmä katsoo höyhenpukuun” (engl.). Tutkittavana oli 43 lajia, ja jatkotutkimus viittaa siihen, että lintujen värinäön yksi päämerkitys on lajiominaisten värien tunnistaminen. Vuonna 1992 professori Burkhardt kirjoitti minulle kirjeen, josta on seuraava suomennettu lainaus:

”Minun olisi pitänyt jo kauan sitten pyytää Teiltä anteeksi, koska en ole Teidän työtänne vuodelta 1963 siteerannut omassa työssäni koskien lintujen höyhenten heijastusta. Se olisi täytynyt ehdottomasti mainita, koska se minun nykyisen tuntemukseni mukaan on ainut työ, jossa on aikaisemmin mitattu lintujen höyhenten heijastus UV-alueella 300–400 nm:n välillä. Selitykseksi voin vain esittää, että



Kuva 3. Säiläkolibrikoiraan (*Heliomaster longirostris*) kurkun (purppura) ja päälään (sininen) värivalot syttyvät kuin lamput, kun valonsäteet osuvat kurkun ja päälään höyheniin tietyistä suunnista. Kuva: Lasse J. Laine, Venezuela.

minun päätyöskentelyni alue on hyönteisten näkö ja että olen huomionut ornitologista kirjallisuutta vain muutamia vuosia. Niinpä kohtasin vasta 1990 Teidän työnne, kun minun aikaisempi opettajani herra Autrum, kiinnitti siihen huomioni. Toivon suopeutta.”

Ruotsalaiset ja norjalaiset tutkijat (Anderson & Amundsen 1997) ovat yhdessä tehneet kokeita sinirinnan UV-käyttäjyisestä pesintäalueella häkkiolosuhteissa (Jonsen ym. 1998). Kokeiltavana oli kolmekymmentä koirasta ja kaksikymmentäyksi naarasta. Osalta koiraista (11) höyhenten UV-heijastus poistettiin aurinkovoiteella, joten ne eivät heijastaneet UVA:ta. Osa koiraista käsiteltiin samoilla laimennetuilla aineilla, jolloin UVA-heijastus säilyi. Ihmissilmälle ne näyttivät sinivärin suhteen samanlaisilta. Naaraat suosivat häkikokeissa koiraita, joiden UV-heijastus oli säilynyt, mikä osoittaa, että naaraat käyttävät puolison valinnassa UV-värinäköä. Vanhojen koiraiden UV-heijastus iän myötä vielä voimistuu.

Myös sinitiaisen (*Parus caeruleus*) pääläki on sininen, koiraan kirkkaampi kuin naaraan. Koiraan pääläkihöyhenet heijastavat enemmän ultraviolettia ja sinistä kuin naaraan. Koiraan huipuheijastus on 352 nm:ssä ja naaraat suosivat koiraita, joilla on kirkkain pääläki. Tutkimusten mukaan myös koiraat suosivat ultraviolettia heijastavia naaraita, joten molemmat sukupuolet suosivat tätä väriä. Sinitiaisen verkkokalvolla on UV-herkkiä yksittäistappisoluja keskimäärin

7 %. Englantilaiset tutkijat sanovatkin, että ”sinitäinen on ultraviolettiäinen”.

## Värien merkitys ja evoluutio

Lintujen elinpiiriä hallitsevat akustiset ja optiset signaalit. Ääni on kaukosignaali, mutta väri enemmän lähisignaali. Lintujen ulkoasun värikäs ornamenttiikka ja väriaisti ovat ilmeisesti yhteisen ja samansuuntaisen adaptiivisen evoluution tulos lajien eriytymisen ja käyttäytymistapojen syntyvaiheessa. Silmän verkkokalvo on mukana tässä sopeutumisessa.

Monipuolisesta värinäöstä huolimatta lintujen värien erottelukyky spektrissä näyttää olevan huonompi kuin ihmisen. Niinpä esimerkiksi sinirinta ja keltävästäräkki erottavat Munsellin systeemissä perusvärisarjasta (40) varmasti vain parikymmentä värisävyä ja samoin undulaatti Ostwaldin värikehästä (24), kun ihmissilmä erottaa vaivatta kummassakin järjestelmässä mainitut kaikki perusvärisävyt.

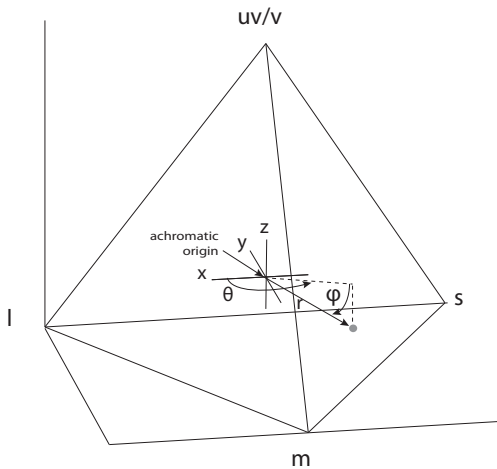
Kuitenkin lintujen väriaisti on yhdessä suhteessa parempi kuin ihmisen, sillä ne pystyvät näkemään lähi-UV:n alueen 300–400 nm, mikä ihmiselle on ”pimeä” näkymätön alue. Siten lintujen spektraalialue 300–700 nm:iin on laajempi kuin ihmisen 400–700 nm:iin.

On esitetty 30 eri hypoteesia selittämään lintujen värien ja kuvioiden erilaisuutta. Vakuuttavimpia näistä malleista ovat suojaväriäisyys, signaalien asema ja sukupuolivalinta, jotka parhaiten selittävät lintujen värien merkityksen niiden elämässä.

Darwin esitti sukupuolivalintateorian vuonna 1871 kirjassaan *The descent of man, and selection in relation to sex*. Lintujen sukupuolivalinnasta hän kirjoittaa mm. näin:

”Monien lajien koiraat saavat ornamenttipukunsa vasta saatuttuaan sukukypsyysyden ja käyttävät sitä vain pesimäaikana, jolloin sen sävyt tulevat heleämmiksi. Kirkasväriset ornamenttialueet tulevat esille juuri kosiskeluaktissa, kun naaraat ovat läsnä. Jos hyväksytään, että naaraat suosivat tai tiedottomasti kiihtyvät kauneimmista koiraista, silloin koiraat muuttuvat hitaasti mutta varmasti sukupuolivalinnan kautta yhä enemmän puoleensa vetävämmiksi. Monenlaiset ornamentit ja värit ovat syntyneet koiraiden muuntelun ja sukupuolivalinnan kautta ja ovat siirtyneet eri tavoin muuttamien periytymislakien mukaan – naaraiden ja nuorten jäädessä suhteellisen vähän muuntelevaisiksi.”





Kuva 4. Lintujen nelitahoinen värikulmio. Linnusta heijastuvan värin väripisteen paikka määräytyy kulmiossa ultravioletti tai violetti tappisolujen suhteellisen herkkyyden ( $uv/v$  ultravioletti/violettiherkkyys;  $s$  siniherkkyyden;  $m$  viherherkkyyden;  $l$  punaherkkyys) mukaan. Nelikulmion keskellä on valkoinen alue (achromatic origin). Jokaisen linnusta mitatun värin piste määräytyy kulmiossa kreikkalaisilla kirjaimilla merkityillä koordinaateilla theeta ( $\theta$ ), fi ( $\phi$ ) ja tavallisella r-kirjaimella. Kulmista theeta ja fi määräytyy värisävy (aallonpituus) ja etäisyys  $r$  ilmoittaa värin voimakkuuden eli kylästyksasteen (Stoddard ja Prum 2011, kuvio 2).

Tähän on vielä lisättävä, että lintujen ryhmässä sukupuolen määrää hedelmöityksessä naaras, joka on sukupuolikromosomeiltaan ZW-tyyppiä ja koiras ZZ-tyyppiä.

Kirjassani *Linnun silmin* on esimerkkejä sukupuolivalintaan liittyvistä tutkimuksista (s.186–208) seuraavista lajeista: punaviidakokana, riikinkukko, teeri, sinirinta ja satiilivas-taja.

Kun lintujen verkkokalvossa on neljänlaisia tappisoluja, jotka ovat herkkiä ultravioletille, siniselle, vihreälle ja punaiselle, näiden yhdistelmistä syntyy hyvin monenlaisia sävyjä, jotka ihmisen silmälle ovat osaksi näkymättömiä. Lintujen värinäkö komplisoituu vielä tappisolujen sisältämien moniväristen öljypisaroiden vaikutuksesta, jotka terävöittävät värinäköä. Linnut ovat perineet öljypisarot dinosauurksilta, mutta eniten ne ovat kehittyneet ja erilaistuneet juuri lintujen ryhmässä.

Lintujen värinäköä voidaan havainnollisesti kuvata nelitahoisella väritilakulmiolla, jossa nelikulmion huippuina ovat mainitut neljä

tappisolutyyppejä (ks. kuva 4, Stoddard ja Prum 2011). Tämän tetrakromaattisen värikulmion sisälle sopivat kaikki eri lintulajeista mitatut ja heijastuvat värit ja me ymmärrämme, miksi linnut ovat niin värikkäitä tähänastisten tutkimusten mukaan.

## Kirjallisuus

- Anderson, S. ja Amundsen, T. 1997: Ultraviolet colour vision and ornamentation in bluethroats. *Proc. R. Soc. London B* 264: 1587–1589.
- Burkhardt, D. 1989: UV vision: a bird's eye view of feathers. *J. Comp. Physiol. A* 164: 787–796.
- Darwin, Ch. 1871: *The descent of man, and selection in relation to sex*. London, John Murray.
- Dorst, J. 1951: Recherches sur la structure des plumes Trochilides. *Mem. Mus. Natur. Zool. Ser. A. Paris.* 1: 125–260.
- Frank, F. 1939: Die Färbung der Vogelfeder durch Pigment und Struktur. *J. f. Ornitholog.* 87: 426–523.
- Goldsmith, T.H. 1980: Hummingbirds see near ultraviolet light. *Science* 207: 786–788.
- Greenewalt, C.H., W. Brandt & D. Friel 1960: Iridescent colors of Hummingbird feathers. *J. Opt. Soc. America.* 50: 1005–1013.
- Greenewalt, C.H. 1963: Photographing Hummingbirds in Brazil. *National Geographic* Vol. 123/No.1: 100–115.
- Hess, C. von 1922: Farbenlehre. *Ergebnisse der Physiol.* 20: 1–107.
- Huth, H.H. & Burkhardt D. 1972: Der spektrale Sehbereich eines Violettöhr-Kolibris. *Naturwissenschaften* 59: 60.
- Johnsen, A., S. Anderson, J. Örnborg & Lifjeld, J.T. 1998: Ultraviolet plumage ornamentation affects social mate choice and sperm competition in bluethroats (Aves: Luscina s. svecica): a field experiment. *Proc. R. Soc. London* 265: 1313–1318.
- Peiponen, V.A. 1960: Verhaltensstudien am Blaukehlchen (Luscina s. svecica). *Ornis Fennica* 37: 69–83.
- Peiponen, V.A. 1963: Experimentelle Untersuchungen über das Farbensehen beim Blaukehlchen, Luscina svecica (L.) und Rotkehlchen, Erithacus rubecula (L.) I. *Ann. Zool. Soc. Vanamo* 24: 1–49.
- Peiponen, V.A. 1964: Zur Bedeutung der Ölkugeln im Farbensehen der Sauropsiden. *Ann. Zool. Fennici* 1: 281–302.
- Peiponen, V.A. 1992: Colour discrimination of two passerine bird species in the Munsell system. *Ornis Scand.* 23: 143–151.
- Peiponen, V.A. 2000: *Linnun silmin. Lintujen näköaisti, ulkonäkö ja sukupuolivalinta*. Yliopistopaino. Helsinki University Press.
- Plath, M. 1935: Über das Farbenunterscheidungsvermögen des Wellensittichs. *Zeitschr. vergl. Physiol.* 22: 691–709.
- Stoddard, M.C. ja Prum, R. O. 2011: How colorful are birds? Evolution of the avian plumage color gamut. *Behav. Ecol.* 22: 1042–1052.

**Kirjoittaja on Helsingin yliopiston eläintieteen dosentti.**