

Die Magnetorientierung der Vögel

Wolfgang Wiltschko und Roswitha Wiltschko

Magnetic orientation in birds. – The magnetic field of the earth provides animals with two kinds of navigational information: its vector is used as a compass; magnetic intensity can be used for position finding. The avian magnetic compass was first described and analyzed in a passerine migrant: it is an inclination compass that works spontaneously only in a narrow intensity window and requires short-wavelength light. Meanwhile, a magnetic compass has been demonstrated in more than 20 avian species, among them non-migrants like the domestic pigeon, the domestic chicken and the zebra finch. The underlying physical mechanism is based on spin-chemical processes involving radical pairs, with cryptochrome suggested as receptor molecule. Cryptochrome 1a was found in the outer segments of the UV/V cones in the retina.

First indications for a role of magnetic intensity came from the disoriented behavior of pigeons released within magnetic anomalies. As potential magnetoreceptors for intensity, tiny magnetite-containing structures in the skin of the upper beak of pigeons have been discussed. The effect of a brief, strong magnetic pulse supported magnetite-based receptors; local anesthesia of these receptors indicates their involvement in orientation processes.

For navigation, birds use the information provided by both receptors: magnetic intensity appear to be a component of the navigational map determining the course to the goal, and the magnetic compass is then used to locate this course. The similarity of the magnetic receptors in all birds studied so far suggests that the magnetoreception system evolved already in the ancestors of all modern birds.

Key words: Magnetoreception, magnetic inclination compass, radical pair processes, magnetite, magnetite-based receptors, navigational map

Wolfgang und Roswitha W i l t s c h k o , FB Biowissenschaften, J.W.Goethe-Universität Frankfurt am Main, Max von Laue-Straße 13, D-60438 Frankfurt am Main
E-Mail: wiltschko@bio.uni-frankfurt.de

1. Das Erdmagnetfeld

Das Magnetfeld der Erde stellt für alle Tiere, die es wahrnehmen können, eine zuverlässige, immer präsente Quelle von Orientierungsinformation dar. Der magnetische Vektor liefert einen Kompaß, der überall auf der Erde Richtungen angibt; Feldstärke und Inklination (Neigung der Feldlinien) weisen Gradienten von den magnetischen Polen zum magnetischen Äquator auf und können deshalb zur Ortsbestimmung beitragen. Vögel können diese Informationen nutzen: sie besitzen zwei Magnetrezeptoren, einen für die Richtung und einen für die Stärke des Magnetfelds. Dabei kommt besonders dem Magnetkompaß eine besondere Bedeutung zu, denn er stellt die Grundlage ihres Navigationssystems dar.

2. Der Magnetkompaß der Rotkehlchen

Orientierung mit Hilfe des Magnetfelds der Erde wurde erstmals vor etwa 50 Jahren bei einem kleinen Zugvogel, dem Rotkehlchen *Erithacus rubecula* (Turridae), nachgewiesen (W. WILTSCHKO 1968). Aufgrund ihres angeborenen Zugdrangs streben Zugvögel zur Zugzeit auch in Gefangenschaft in die Richtung, in die ihre freilebenden Artgenossen ziehen. Dies kann man experimentell nutzen: in einem runden Käfig bevorzugen Rotkehlchen im Frühjahr nördliche Richtungen; wenn man die Richtung des umgebenden Magnetfeld durch Helmholzspulen künstlich um 120° nach OSO dreht, ändern die Vögel ihre Richtungsbevorzugung entsprechend (Abb. 1).

2.1. Die Eigenschaften des Magnetkompaß

Mit Hilfe der Zugorientierung ließen sich auch die funktionellen Eigenschaften des Magnetkompaß der Vögel analysieren. Dabei zeigte sich, daß dieser Kompaß sich fundamental von unserem technischen Kompaß unterscheidet.

Der Inklinationskompaß. Für Vögel spielt nämlich die Polarität des Magnetfelds keine Rolle; sie orientieren sich nach dem (axialen) Verlauf der Feldlinien und deren Neigung. Das zeigte sich, als man Rotkehlchen in einem Magnetfeld testete, dessen Vertikal-

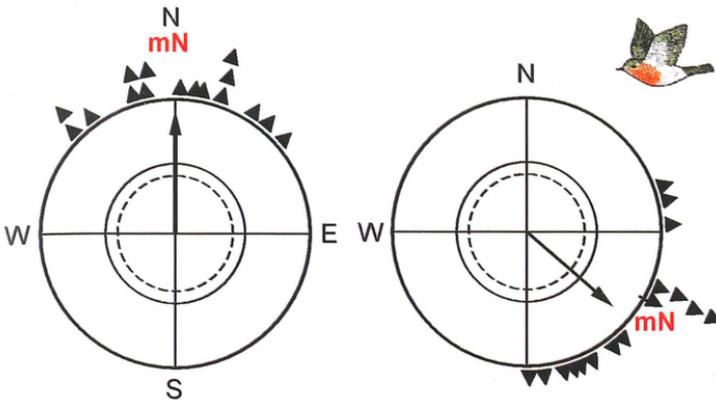


Abb. 1. Nachweis des Magnetkompaß beim Rotkehlchen: mN, magnetisch Nord, in der rechten Abbildung nach 120° OSO gedreht. Die Dreiecke an der Peripherie des Kreises stellen die mittlere Richtungswahl einzelner Vögel dar, der Pfeil den daraus berechneten Mittelvektor. Die inneren Kreise geben die 5% (gestrichelt) und 1%-Signifikanzgrenze an – in beiden Fällen ist die Richtungsbevorzugung signifikant, und die Orientierung in beiden unterscheidet sich signifikant.

Fig. 1. Demonstrating of magnetic compass orientation in European Robins: mN, magnetic North, shifted to 120° ESE in the right diagram. The triangles at the periphery of the circle mark the mean headings of individual birds; the arrow give the mean vector based on these headings. The inner circles indicate the 5% (dotted) and the 1% significance border – a directional preference is significant in both cases, and the orientation is significantly different.

komponente nach oben statt nach unten gerichtet war, was einem Magnetfeld der Südhalbkugel entspricht (Abb. 2): die Vögel kehrten ihre Richtung um, obgleich die Polarität des Felds weiterhin nach Norden wies. Damit unterscheiden die Vögel nicht, wie wir, zwischen magnetisch Nord und Süd, sondern zwischen „polwärts“, der Seite, wo die Feldlinien nach unten weisen, und „äquatorwärts“, wo sie nach oben gerichtet sind (»p« und »ä« in Abb. 2) - ihr Magnetkompaß ist ein so genannter *Inklinationskompaß* (s. R. WILTSCHKO & WILTSCHKO 1999).

Biologisches Fenster. Der Magnetkompaß der Vögel funktioniert spontan nur in einem engen biologischen Fenster um die Feldstärke des lokalen Felds. Bei Rotkehlchen, die in Frankfurt bei einer Feldstärke von 46 μT (microTesla = 10^{-6} Tesla) gefangen und gehalten wurden, liegt die Grenze nach unten zwischen 43 und 34 μT und nach oben

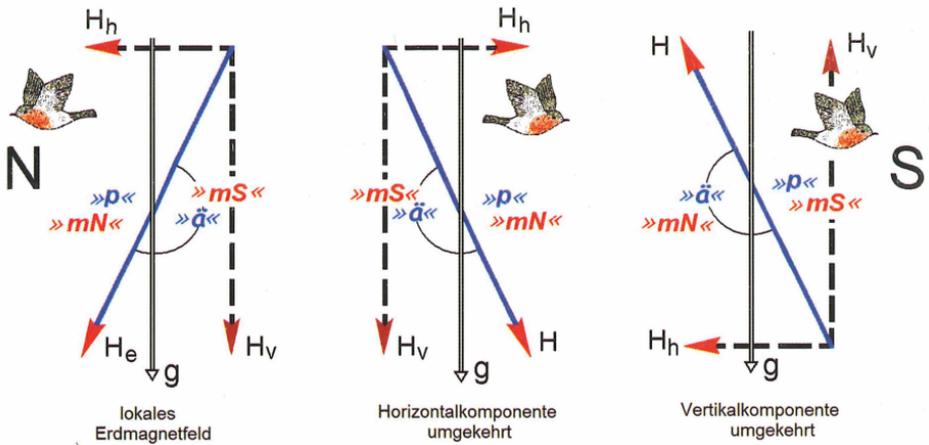


Abb. 2. Der Magnetkompaß der Vögel ist ein Inklinationskompaß. Blick auf das Magnetfeld von Westen: N, S, geographisch Nord bzw. Süd; H, magnetischer Vektor; H_e , Vektor des Erdmagnetfelds, H_h , H_v , Horizontal- und Vertikalkomponente des Magnetfelds; g, Schwerkraft. Die roten Pfeilspitzen geben die Polarität des Magnetfelds an; »mN«, »mS«, darauf beruhend, magnetisch Nord und Süd. Die blauen Linien geben den (axialen) Verlauf der Feldlinien an; »p«, »ä«, „polwärts“ und „äquatorwärts“, die Angaben des Magnetkompaß der Vögel. Der Flugrichtung des abgebildeten Vogels gibt an, in welcher Richtung die Rotkehlchen jeweils ihre Frühjahrszugrichtung suchen.

Fig. 2. The avian magnetic compass is an inclination compass. View to the magnetic field from the West: N, S, geographic North respectively South; H, magnetic vector, H_e , vector of the geomagnetic field, H_h , H_v , horizontal and vertical component of the magnetic field; g, gravity. The red arrowheads give the polarity of the magnetic field, with »mN«, »mS«, indicating the resulting magnetic North and South. The blue lines show the (axial) course of the field lines; »p«, »ä«, „poleward“ and „equatorward“, the readings of the avian magnetic compass. The direction of flight of the pictured bird indicates which direction robins take to be their spring migratory direction.

zwischen 54 und 60 μT . Dieser Bereich ist aber nicht fest, sondern die Vögel können sich auch bei Feldstärken außerhalb dieses Fensters orientieren, wenn sie sich vorher eine Weile bei diesen anderen Feldstärken aufgehalten haben. So waren Rotkehlchen nach einer Stunde Vorgewöhnung bei 92 μT in der Lage, sich auch bei dieser Feldstärke – dem Doppelten der lokalen Feldstärke von 46 μT – zu orientieren. Auch an schwächere Feldstärken ließen sich die Rotkehlchen gewöhnen (Abb. 3). Dabei bleibt aber in jeden Fall die Orientierung im lokalen Erdmagnetfeld von 46 μT weiterhin erhalten. Interessanterweise konnten sich Vögel, die an 150 μT gewöhnt waren, bei 150 μT und bei 46 μT orientieren, nicht aber bei der dazwischen liegenden Feldstärke von 81 μT (Abb. 3). Der Aufenthalt bei Feldstärken außerhalb des biologischen Fensters verschiebt oder erweitert das Fenster also offensichtlich nicht, sondern es sieht eher so aus, als

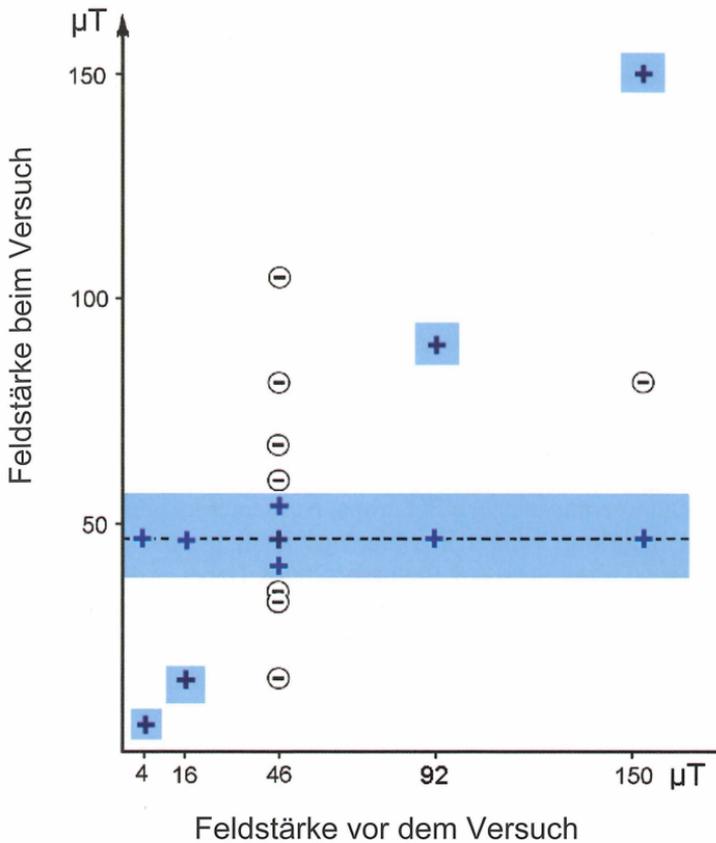


Abb. 3. Das biologische Fenster bei Rotkehlchen in Frankfurt am Main. Die waagrechte, strichelte Linie gibt die lokale Feldstärke von 46 μT , bei der die Rotkehlchen gefangen und zunächst gehalten wurden; die vermutete Ausdehnung des Bereichs, bei dem sich die Rotkehlchen jeweils orientieren können, ist blau markiert; grau gekennzeichnet ist der Bereich der Feldstärken, die zur Zeit auf der Erde zu finden sind. + zeigt an, dass die Vögel in der Lage sind, sich zu orientieren. \ominus gibt an, dass die Vögel desorientiert sind.

Fig. 3. The biological window of robins in Frankfurt am Main. Abscissa: intensity in which the robins were kept; ordinate: intensity in which the robins were tested. The horizontal dotted line indicates the local magnetic intensity of 46 μT at which the robins were caught and initially kept; the assumed size of the range where robins can orient spontaneously is given in blue; grey marks the range of magnetic intensities found on earth today. + indicates orientation, \ominus indicates disorientation of the birds tested.

würde ein neues Fenster bei der entsprechenden Feldstärke entstehen, wobei das ursprüngliche erhalten bleibt. – Insgesamt erweist sich der Magnetkompaß der Vögel als sehr flexibel und anpassungsfähig (R. WILTSCHKO & WILTSCHKO 1999).

Wellenlängen-Abhängigkeit. Der Magnetkompaß der Vögel ist licht-abhängig: in völliger Finsternis konnten Rotkehlchen ihre Zugrichtung nicht mehr einhalten. Versuche unter einfarbigen Lichtern zeigten, daß der kurzwellige Teil des Spektrums dabei von entscheidender Bedeutung ist. Rotkehlchen waren unter farbigen Lichtern von 373 nm Ultraviolett bis 565 nm Grün gut in Zugrichtung orientiert; bei 683 nm Gelb und bei rotem Licht zeigten sie dagegen kein orientiertes Verhalten (W. WILTSCHKO & WILTSCHKO 2002).

2.2. Der Magnetkompaß anderer Vögel

Keine Vogelart ist im Hinblick auf ihren Magnetkompaß so gut untersucht wie das Rotkehlchen. Doch ist eine Kompaßorientierung nach dem Magnetfeld inzwischen bei mehr als 20 Vogelarten nachgewiesen (s. W. WILTSCHKO & WILTSCHKO 2007); Tabelle 1 gibt eine Auswahl. Die meisten davon sind ziehende Singvögel: es sind Kurzstreckenzieher, Langstreckenzieher und Transäquatorialzieher darunter, sowie Tag-, Nacht- und Dämmerungzieher aus Europa, Nordamerika und Australien. Auch ein Watvogel, der Sanderling *Calidris alba* (Scolopacidae), hat nachgewiesenermaßen einen Magnetkompaß (GUDMUNDSSON & SANDBERG 2000). Dabei ist der Magnetkompaß keineswegs auf Zugvögel beschränkt – das Übergewicht der Zugvögel beim Nachweis kommt vor allem daher, daß ihre spontane Tendenz, sich zur Zugzeit in Zugrichtung zu orientieren, eine zuverlässige Motivation darstellt und sich in entsprechenden Orientierungsversuchen leicht nutzen läßt. Der Nachweis bei Brieftauben *Columba livia domestica*, die man frei fliegen lassen muß, war ungleich schwieriger; hier wurde das Magnetfeld um den Kopf der Tauben durch batterie-betriebene Spulen verändert (WALCOTT & GREEN 1974). Auch Richtungsdressuren erwiesen sich als schwierig, denn das Magnetfeld ist ein Faktor, der sich in der Natur niemals plötzlich ändert, und die Vögel sind daher nicht daran angepaßt, auf plötzliche Änderungen der Magnetfeldrichtung zu reagieren. Erst in den letzten Jahren, als man die Richtungsdressur mit einer Ortsaufgabe verband, wurde der Magnetkompaß bei zwei weiteren Nicht-Ziehern nachgewiesen, nämlich beim Haushuhn, *Gallus gallus domesticus* (FREIRE et al. 2005), und beim australischen Zebrafinken, *Taeniopygia guttata* (Estrildidae) (Voss et al. 2007).

Eigenschaften des Magnetkompaß. Bei allen bisher daraufhin untersuchten Vogelarten erwies sich der Magnetkompaß als Inklinationskompaß, der nicht auf der Polarität des Magnetfelds beruht, sondern auf der Neigung der Feldlinien. Ein biologisches Fenster wurde außer bei Rotkehlchen bisher nur bei Haushühnern nachgewiesen (s. Abb. 3; W. WILTSCHKO et al. 2007); bei Garten- und Mönchsgrasmücken, *Sylvia borin* und *S.*

Tab. 1. Auswahl von Vogelarten, bei denen ein Magnetkompaß nachgewiesen wurde

Art (Familie)	Verbreitung	Entfernung	Tageszeit
Hühnervögel (Galliformes):			
Haushuhn (Phasianidae) ^{inkl, biol.f, well, rad}	Asien +	(lokal)	tags
Tauben (Columbiformes):			
Brieftaube (Columbidae) ^{inkl, well}	Europa +	(lokal – kurz)	tags
Limikolen (Charadriiformes):			
Sanderling (Scolopacidae)	Arktis	mittel - lang	tags+ nachts
Singvögel (Passeriformes):			
Rauchschwalbe (Hirundinidae)	Holarktisch	lang	tags
Rotkehlchen (Turdidae) ^{inkl, biol.f, well, rad}	Europa	mittel	nachts
Trauerschnäpper (Muscicapidae) ^{inkl}	Europa	lang	nachts
Gartengrasmücke (Sylviidae) ^{inkl, well}	Europa	lang	nachts
Mönchsgrasmücke (Sylviidae) ^{inkl}	Europa	mittel - lang	nachts
Wintergoldhähnchen (Sylviidae) ^{inkl}	Europa	mittel – kurz	nachts
Buchfink (Fringillidae)	Europa	kurz	tags
Schneeammer (Emberizidae)	Arktis	kurz	tags + nachts
Indigofink (Emberizidae)	Nordamerika	lang	nachts
Reisstärling (Icteridae) ^{inkl}	Nordamerika	lang	nachts
Austral. Brillenvogel (Zosteropidae) ^{inkl, well}	Australien	mittel	Dämmerung
Gelbgesichtshonigfresser (Meliphagidae) ^{inkl}	Australien	mittel	tags
Zebrafink (Estrildidae) ^{rad}	Australien	(lokal - kurz)	tags

+ hinter Asien und Europa bedeutet, daß diese Arten von dort aus von Menschen weltweit verbreitet worden sind. Bei Arten, die keine Zugvögel sind, ist die Entfernung in Klammern gesetzt.

^{inkl} markiert Arten, bei denen ein Inklinationskompaß nachgewiesen worden ist;

^{biol.f.} markiert Arten, bei denen ein biologisches Fenster nachgewiesen worden ist;

^{well} markiert Arten, bei denen eine Wellenlängenabhängigkeit nachgewiesen worden ist;

^{rad} markiert Arten, bei denen ein zugrundeliegender Radikalpaar-Mechanismus nachgewiesen worden ist

+ behind Asia and Europe indicates that these species, starting from there, are now world-wide distributed. For non-migrant species, the distance is given in parentheses.

^{inkl} marks species where an inclination compass has been demonstrated;

^{biol.f.} marks species where a biological window has been demonstrated;

^{well} marks species, where a wavelength dependency has been demonstrated

^{rad} marks species where an underlying radical pair-mechanism has been demonstrated

atricapilla, gibt es jedoch Hinweise auf eine untere Grenze, die der bei Rotkehlchen gefundenen entspricht. Die Wellenlängen-Abhängigkeit ist bisher bei drei Singvogelarten – dem Rotkehlchen, der Gartengrasmücke und dem australischen

Brillenvogel gut belegt; bei Brieftauben und Haushühnern gibt es jedoch starke Hinweise auf eine ähnliche Abhängigkeit von kurzwelligem Licht (Abb. 4). - Insgesamt sprechen die bisher vorliegenden Befunde für einen einheitlichen Magnetkompaß bei allen Vögeln.

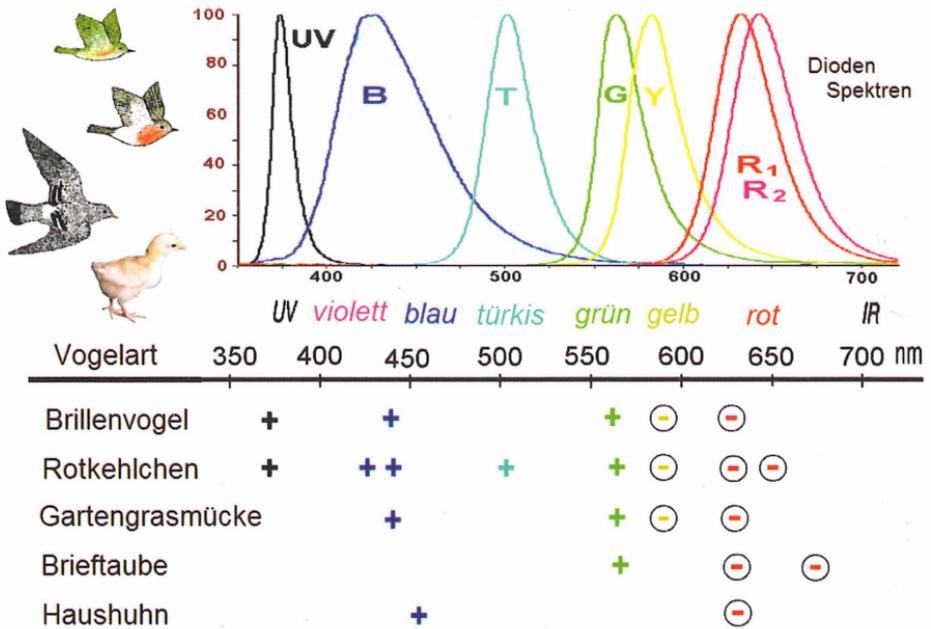


Abb. 4. Versuche mit verschiedenen Vogelarten unter einfarbigem Licht. Im oberen Teil der Abbildung ist die spektrale Zusammensetzung der Testlichter dargestellt; im unteren Teil zeigen + an, daß der Vogel sich bei der gegebenen Wellenlänge orientieren kann, ⊖ gibt an, daß die Vögel desorientiert waren.

Fig. 4. Orientation tests with various bird species under monochromatic light. The upper part of the figure gives the spectra of the test lights; the lower part indicates the behavior of Australian Silvereyes, European Robins, Garden Warblers, Homing Pigeons and Domestic Chickens in the respective lights, with + indicating orientation and ⊖ disorientation.

Der Inklinationskompaß der Transäquatorialzieher. Die Funktionsweise des Magnetkompaß als Inklinationskompaß hat für Zugvögel gewisse Konsequenzen. Dies betrifft weniger das biologische Fenster – hier sorgt die große Anpassungsfähigkeit dafür, daß sich die Vögel, wenn die Stärke des Magnetfelds zum Äquator hin abnimmt, nicht in Schwierigkeiten geraten. Auf ihrem Flug dorthin erleben sie die allmähliche

Abnahme der umgebenden Feldstärke und können sich so langsam auf die immer niedrigeren Werte einstellen.

Am magnetischen Äquator selbst verlaufen die Feldlinien dagegen waagrecht, und dies bedeutet, daß die Richtungsinformation des Inklinationskompaß dort zweideutig wird. Außerdem müssen die Transäquatorialzieher ihre magnetische Herbstzugrichtung von „äquatorwärts“ auf „polwärts“ umstellen, wollen sie weiterhin nach Süden ziehen. Versuche mit Gartengrasmücken weisen darauf hin, daß wahrscheinlich die Erfahrung der waagrechten Feldlinien diese Umstellung auslöst (W. WILTSCHKO & WILTSCHKO 1992). Wie Vögel sich am magnetischen Äquator selbst orientieren, ist noch wenig untersucht; Versuche mit dem amerikanischen Reisstärling, *Dolichonyx oryzivorus* (Icteridae), einem Transäquatorialzieher der westlichen Hemisphäre, sprechen dafür, daß Vögel dieses Problem ihres Inklinationskompaß mit Hilfe anderer Orientierungssysteme, wie z.B. Sternen, überwinden können (BEASON 1992).

Der Inklinationskompaß erwies sich dagegen als Vorteil, wenn Vögel von der Nordhalbkugel auf die Südhalbkugel umgesiedelt wurden oder in ihrem ehemaligen Winterquartier zu brüten begannen, wie die Birkenzeisige, *Carduelis flammea* (Fringillidae), die man in Neuseeland aussetzte, oder die Weißstörche, *Ciconia ciconia*, und Bienenfresser, *Merops apiaster*, in Südafrika. Sie konnten dort ohne Orientierungsprobleme ein Zugsystem aufbauen, denn im südlichen Herbst, wenn dort die Tage kürzer werden, ziehen sie „äquatorwärts“, was dort „nach Norden“ bedeutet.

2.3. Wahrnehmung magnetischer Richtungsinformation

Die Art und Weise, wie Vögel magnetische Richtungsinformation wahrnehmen, war lange Zeit ein großes Rätsel. Dabei wiesen die ungewöhnlichen Eigenschaften ihres Magnetkompaß – Inklinationkompaß, biologisches Fenster, Abhängigkeit vom kurzwelligen Licht – auf einen Mechanismus hin, der sich von den Prinzipien des technischen Kompaß grundsätzlich unterscheidet.

Das Radikalpaar-Modell. Im Jahre 2000 wurde von dem theoretischen Physiker RITZ und Kollegen ein solcher Mechanismus vorgeschlagen, der auf spin-chemischen Prozessen beruht. Das Radikalpaar-Modell geht von der Annahme aus, daß ein Molekül durch Aufnahme eines Photons in einen angeregten Zustand gerät und dabei ein Elektron an einen Empfänger abgibt, so daß sich ein Radikalpaar bildet – zwei Moleküle oder Molekülteile mit je einem ungepaarten Elektron. Dieses Radikalpaar kann in zwei Zuständen vorkommen – Singulett mit antiparallelem und Triplett mit parallelem Spin der beiden ungepaarten Elektronen. Zwischen diesen Zuständen stellt sich ein Gleichgewicht ein, wobei das Verhältnis Singulett/Triplett von der Ausrichtung des Radikalpaars im umgebenden Magnetfeld abhängt (Abb. 5). Singulett- und Triplett-Produkte unterscheiden sich in ihren chemischen Eigenschaften, und wenn die Vögel

deren jeweilige Menge in den verschiedenen Raumrichtungen vergleichen könnten, erhielten sie dadurch Information über die Richtung des Magnetfelds (s. W. WILTSCHKO et al. 2011). - RITZ und Kollegen (2000) schlugen deshalb wegen der Zugänglichkeit von Licht und wegen seiner runden Form das Auge als Ort der Richtungswahrnehmung vor: Rezeptorzellen, über die ganze Retina verteilt, würden dann die verschiedenen Raumrichtungen abdecken und ein Aktivierungsmuster ergeben, das zentral-symmetrisch zum magnetischen Vektor ist (Abb. 5).

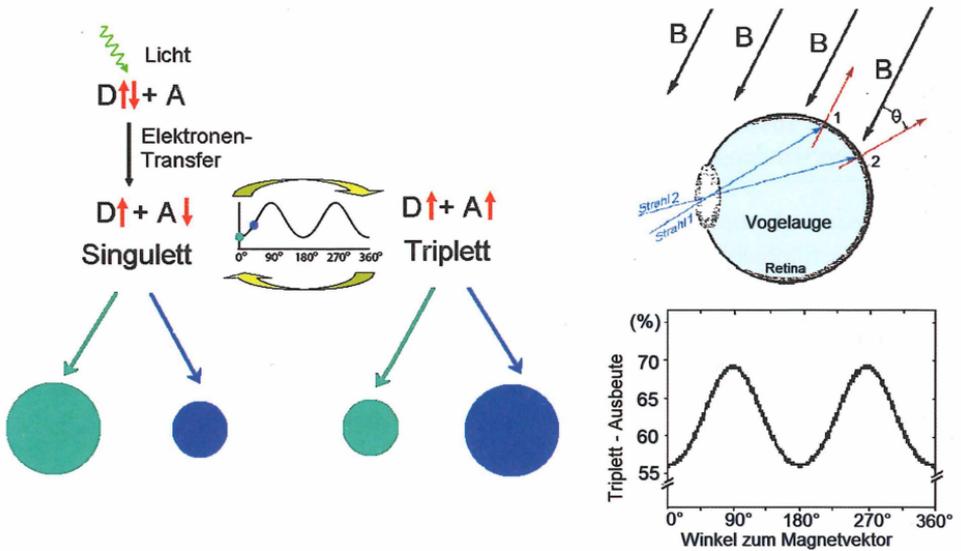


Abb. 5. Das Radikalpaar-Modell von Ritz et al. (2000). Links: das Modell; D, Donor, A, Akzeptor. Die roten Pfeile geben den Spin der ungepaarten Elektronen an. Die größeren blaugrünen und blauen Punkte symbolisieren den Anteil an Singulett- und Triplett-Produkten bei verschiedenen Winkeln des Radikalpaars zum Magnetfeld. Rechts oben: Querschnitt durch das Vogelauge. Zwei Lichtstrahlen reizen zwei Rezeptoren, die in unterschiedlichen Winkeln zum Magnetfeld B stehen. Rechts unten: Triplett-Ausbeute in Abhängigkeit vom Winkel des Radikalpaars zum Magnetfeldvektor. Man beachte, daß $0^\circ = 180^\circ$ und $90^\circ = 270^\circ$ ist; daraus ergibt sich der Inklinationskompaß.

Fig. 5. The Radical Pair-Model by Ritz et al. (2000). Left: the model; D, Donor, A, Acceptor. The red arrows indicate the spin of the unpaired electrons. The larger blue-green and green dots symbolize the portion of singlets and triplets at the different angles of the radical pair to the ambient magnetic field. Right, upper diagram: Section through the eye of a birds. Two incoming rays stimulate two receptors in different positions with respect to the ambient magnetic field B. Right, lower diagram: Triplet yield as a function of the angle between the radical pair and the magnetic vector. Note that $0^\circ = 180^\circ$ and $90^\circ = 270^\circ$, which results in the compass being an inclination compass.

Das Radikalpaar-Modell erklärt tatsächlich die zunächst seltsamen erscheinenden Eigenschaften des Magnetkompaß der Vögel. Die Lichtabhängigkeit ergibt sich aus der anfänglichen Photonenaufnahme. Da das Radikalpaar auf den Verlauf der Feldlinien reagiert, nicht aber auf die Polarität des Feldes, ergibt sich zwangsläufig ein Kompaß mit den Funktionseigenschaften eines Inklinationskompaß. Das Aktivierungsmuster, das auf der Retina entsteht, ist auch von der Feldstärke abhängig. Bei Feldstärken, die sich merklich vom der des lokalen Erdmagnetfelds unterscheiden, wird der Vogel mit einem ungewöhnlichen Muster konfrontiert – dies wirkt zunächst verwirrend und damit desorientierend. Doch auch das neue Aktivierungsmuster ist zentral-symmetrisch zum magnetischen Vektor, sodaß man annehmen kann, daß die Vögel es mit der Zeit interpretieren lernen. Dies erklärt die Anpassung an andere Feldstärken und auch, warum Vögel sich nur bei Feldstärken orientieren können, die sie vorher erlebt und kennengelernt haben.

Man kann das Radikalpaar-Modell mit Hilfe von Hochfrequenz-Feldern im MegaHertz-Bereich überprüfen, denn solche Felder stören gezielt den Übergang Singulett/Triplett; sie können so zum Nachweis von Radikalpaar-Prozesses eingesetzt werden.- Entsprechende Versuche mit Rotkehlchen ergaben, daß die Hochfrequenz-Felder deren Orientierung tatsächlich störten und Desorientierung hervorriefen (RITZ et al. 2004). Auch in Dressurversuchen mit Haushühnern und Zebrafinken ließ sich die Richtungsorientierung durch Hochfrequenzfelder stören (W. WILTSCHKO et al. 2007; KEARY et al. 2009). Dies spricht für eine weite Verbreitung des Radikalpaar-Mechanismus bei Vögeln.

Das Rezeptormolekül. RITZ und Kollegen (2000) hatten als Rezeptormolekül Cryptochrom vorgeschlagen, ein blaues Licht absorbierendes Photopigment. Es ist das einzige bei Tieren bekannte Photopigment, das Radikalpaare bildet. Cryptochrome wurden unterdessen in der Retina von Vögeln nachgewiesen (s. LIEDVOGEL & MOURITSEN 2010). Bei Rotkehlchen und Hühnern fand sich Cryptochrom 1a an den Lamellen der Außensegmente der UV-Zapfen (NIESSNER et al. 2011). Diese sind relativ gleichmäßig über die ganze Retina verteilt, was den Vögeln ermöglicht, die Triplett-Ausbeute in den verschiedenen Raumrichtungen zu vergleichen. Die von RITZ und Kollegen (2000) entwickelte Vorstellung eines räumlichen, zentralsymmetrischen Aktivierungsmusters, das sich über die ganze Retina erstreckt, könnte also durchaus zutreffend sein.

Auch die Absorptionskurve von Cryptochrom – es absorbiert Licht von Ultraviolett bis Grün gelb - paßt gut mit den Befunden der Verhaltensversuche mit Rotkehlchen (Zus. W. WILTSCHKO & WILTSCHKO 2002) zusammen: bei allen Lichtbedingungen, bei denen die Vögel in Zugrichtung orientiert waren, ließ sich aktiviertes Cryptochrom 1a nachweisen (NIESSNER et al. 2013). Es mehren sich also die Hinweise, daß es sich bei Cryptochrom 1a tatsächlich um das Rezeptormolekül für den Magnetkompaß handelt.

Damit ist der physikalische Prozeß, der dem Magnetkompaß der Vögel zugrunde liegt, in Grundzügen aufgeklärt. Allerdings sind noch viele Fragen zu Weiterleitung der magnetischen Richtungsinformation und ihrer Verarbeitung im Gehirn der Vögel offen, auch wenn wir hier bereits erste Gehirnareale kennen, die dabei beteiligt sind.

3. Die magnetische Feldstärke

Die magnetische Feldstärke nimmt, wie schon erwähnt, von den magnetischen Polen zum magnetischen Äquator hin ab und könnte den Vögeln damit so etwas wie „magnetische Breitengrade“ angeben. In der Frankfurter Gegend steigt das Referenzfeld (das Feld, das nicht von Anomalien gestört ist) mit 2,5 nT (nanoTesla = 10^{-9} Tesla) pro Kilometer nach etwa 15° östlich von Nord an; in manchen Regionen Nordamerikas ist der Anstieg noch stärker.

Schon im 19. Jahrhundert schlug der Franzose VIGUIER (1882) vor, daß Brieftauben mit Hilfe der magnetischen Feldstärke navigieren könnten. Der Nachweis einer solchen Navigation gestaltet sich aber recht schwierig, da die Navigationskarte der Vögel nicht nur auf magnetischen Faktoren beruht, sondern viele weitere, zum Teil vielleicht noch unbekannte Faktoren miteinschließt. Zudem beruht diese „Karte“ auf Erfahrung: junge Vögel erleben auf ihren ersten Ausflügen, daß z. B. die magnetische Intensität nach Norden hin ansteigt; entsprechendes gilt auch für die andere Faktoren, die in der „Karte“ eine Rolle spielen. Diese Erfahrungen speichern sie ab und benutzen sie als Grundlage für die Interpretation der lokalen Faktoren. Diese Lernvorgänge stellen sicher, daß die Navigationskarte immer an die jeweiligen Bedingungen in der Heimatregion angepaßt ist; es bedeutet allerdings auch, daß sie nicht unbedingt in allen Regionen der Erde die gleichen Faktoren beinhaltet.

3.1. Hinweise auf eine Rolle der magnetischen Feldstärke

Erste Hinweise auf einen Einfluß der magnetischen Feldstärke ergaben sich aus dem Verhalten verfrachteter Brieftauben in magnetischen Anomalien. Der Amerikaner WALCOTT berichtete 1978, daß Brieftauben, die er in einer starken magnetischen Anomalie im Bundesstaat Rhode Island aufließ, nicht in Heimrichtung abflogen, sondern desorientiert waren. Dieser Befund wurde später in Deutschland in der Kaiserstuhl-Anomalie (KIEPENHEUER 1982) und der Vogelsberg-Anomalie (R. WILTSCHKO et al. 2009) bestätigt: auch dort flogen die Brieftauben verzögert ab und waren häufig desorientiert.

In der Vogelsberg-Anomalie konnten die Flugwege mit GPS-Flugschreibern aufgezeichnet werden. Dabei zeigte sich, daß die Tauben, je nach der gewählten Route, in kurzer Zeit beträchtliche Änderungen der Feldstärke erlebten. So durchflogen sie in einer Minute bei einer Flugstrecke von knapp 1 km Änderungen von bis 32 nT und

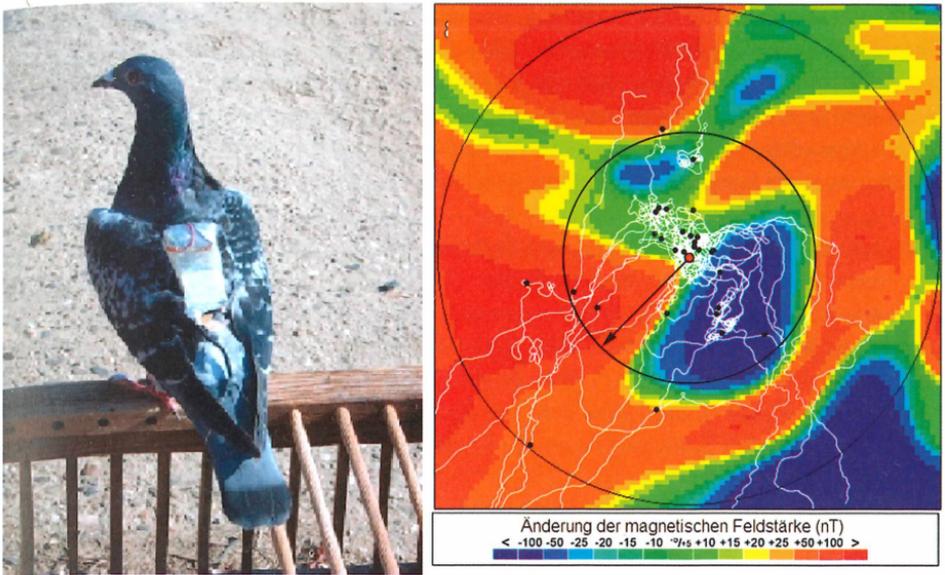


Abb. 6. Flugwege von Tauben in der Vogelsberg-Anomalie. Links: Taube mit GPS-Flugschreiber; die Y-Antenne ist über Bürzel und Schwanz sichtbar. Rechts: Flugwege (weiße Linien) von Tauben, die in der Vogelsberg-Anomalie aufgelassen wurden; die schwarzen Punkte geben Entscheidungspunkte an, an denen die Vögel, die gezögert hatten, wieder beschleunigten. Der Auflaßpunkt liegt im Zentrum des abgebildeten Quadrats mit 10 km Seitenlänge; der innere Kreis hat einen Radius von 2,5 km; die Heimrichtung ist durch den Pfeil im Kreis angegeben. Die Änderungen in der Feldstärke gegenüber dem Auflaßpunkt sind farbig kodiert; die Skala ist unten angegeben: rote Töne zeigen stärkere Intensitäten an, blaue Töne schwächere. Man beachte, daß die Skala nicht linear ist (nach SCHIFFNER et al. 2011).

Fig. 6. Route of pigeons in the Vogelsberg-Anomaly. Left: Pigeons carrying a GPS-flight recorder; the Y-antenna is visible above the rump and the tail. Right: flight paths of pigeons (white lines) released within the Vogelsberg-Anomaly; the dark dots indicate Points of Decision, where the birds, having decreased their speed, accelerated again. The release point is in the center of the square with 10 km side length; the inner circle has a radius of 2.5 km; the home direction is marked by the arrow in the circle. Changes in magnetic intensity with respect to the release point are given by different colors, with the scale indicated below: reddish hues indicate higher and bluish hues lower intensities. Note that the color scale is not linear.

mehr (SCHIFFNER et al. 2011), was normalerweise einer Verfrachtung von über 30 km entspricht. Dies wirkte offensichtlich verwirrend. 2,5 km vom Auflaßpunkt, etwa in der Entfernung, in der man sie bei Sichtbeobachtung mit guten Ferngläsern aus dem Gesichtsfeld verliert, flogen die Tauben in unterschiedliche Richtungen, was die früher beobachtete Desorientierung bestätigte. Allerdings konzentrierten sich ihre Flugwege

dann doch allmählich in Heimrichtung, und 5 km vom Auflaßpunkt, immer noch in der Anomalie, waren sie heimorientiert (Abb. 6; SCHIFFNER et al 2011). Dies läßt sich dahingehend interpretieren, daß die Tauben anfangs versuchten, die magnetische Feldstärke in den Navigationsprozeß miteinzubeziehen, dann aber aufgrund der rasanten Änderungen der Feldstärke merkten, daß dieser Faktor hier nicht brauchbar war und auf andere, nicht-magnetische Faktoren auswichen.

Für eine Rolle der magnetischen Feldstärke spricht auch die Beobachtung des Amerikaners KEETON und Kollegen (1974), daß zeitliche Schwankungen im Erdmagnetfeld sich auf die Richtungswahl von Brieftauben auswirkten und eine leichte Ablenkung bewirkten. Dies ließ sich auch bei Studien in Deutschland beobachten (KOWALSKI et al. 1988; SCHIFFNER & WILTSCHKO 2011). Eine genaue Analyse von Flugwegen ergab, daß das Flugverhalten über die ganze Strecke bis zum Schlag von den Schwankungen des Erdmagnetfelds beeinflusst wurde.

3.2. Magnetsensoren auf der Basis von Magnetit

Ende der 1970er Jahre schlug die Physikerin YORKE (1979) vor, daß Magnetit, ein spezielles magnetisches Eisenoxid, das auch von Lebewesen gebildet werden kann, die Grundlage für die Magnetfeldwahrnehmung sein könnte. Es hat je nach Partikelgröße unterschiedliche magnetische Eigenschaften: Einbereichsteilchen reagieren wie kleine Magneten, die kleineren superparamagnetischen Teilchen haben keine stabile Magnetisierung, nehmen aber die des umgebenen Magnetfelds an. In der Folgezeit wurde nach Magnetit gefahndet, und man wurde bei vielen Tieren fündig, auch bei einigen Vogelarten, bei denen von Magnetit-Kristallen z.B. in der Ethmoid-Region oberhalb des Schnabels berichtet wurde (Zus. KIRSCHVINK et al. 1985).

FLEISSNER und Kollegen beschrieben 2003 mögliche Magnetrezeptoren bei Tauben, nämlich eisenhaltige Strukturen in der Oberschnabelhaut, die in Nervenendigungen lagen und sowohl Magnetit als auch andere Eisen-Komponenten enthielten. Sie hatten einen spezifischen Aufbau, bestehend aus einem Vesikel, kleinen Plättchen und Kugeln, wobei letztere aus sehr feinkörnigem, superparamagnetischem Magnetit bestanden. Diese Bildungen wären theoretisch geeignet, magnetische Information zu vermitteln, und wurden als potentielle Magnetsensoren diskutiert.

Durch Röntgenstrahlungsmessungen ließ sich eine typische Materialzusammensetzung feststellen, die sich auch bei entsprechenden Messungen an Singvögeln und Hühnern fand (FALKENBERG et al. 2010). Anatomisch wurden die spezifischen Strukturen erst bei einer weiteren Vogelart, dem Haushuhn, nachgewiesen, wo sie die gleiche Feinstruktur aufweisen wie bei Tauben (NIESSNER 2013). Obgleich hier insgesamt erst wenige Untersuchungen vorliegen, sprechen die bisherigen Befunde doch dafür, daß auch diese potentiellen Magnetrezeptoren bei Vögeln sehr weit verbreitet sind.

3.3. Die Funktion der Magnetit-Sensoren

Eine Möglichkeit, um die Beteiligung von magnetit-haltigen Rezeptoren an einem vom Magnetfeld beeinflussten Verhalten nachzuweisen, besteht darin, die Vögel einem kurzen, starken magnetischen Puls auszusetzen. Dieser sollte so stark sein, daß er Einbereichsteilchen ummagnetisieren und Ansammlungen von superparamagnetischen Teilchen auseinander drängen kann, sodaß die Information von auf Magnetit beruhenden Rezeptoren drastisch geändert wird. Ein solcher Puls wirkt nur auf magnetisches Material; andere Mechanismen, wie Radikalpaar-Prozesse, sind davon nicht betroffen.

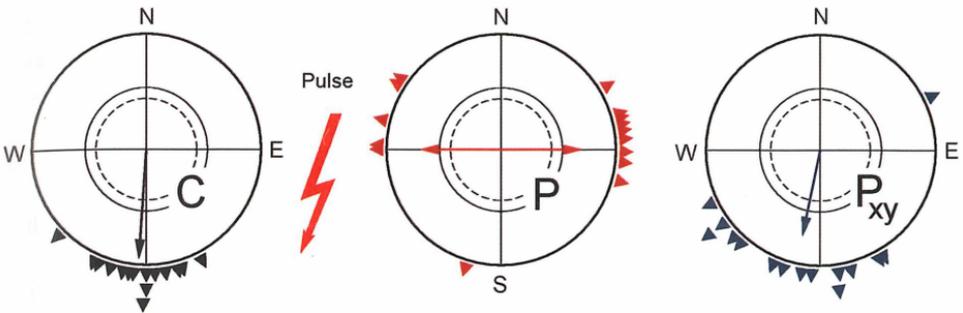


Abb. 7. Wirkung eines kurzen, starken Pulses auf die Zugorientierung australischer Brillenvögel. Rechts: C, Kontrolle vor dem Puls: die schwarzen Dreiecke an der Peripherie des Kreises stellen die Mittelrichtungen der getesteten Vögel nach 6 Versuchen dar, der Pfeil gibt den darauf beruhenden Mittelvektor an. Mitte: bevorzugte Richtungen (rote Dreiecke) unmittelbar nach dem Puls und am Tag danach. Rechts: wie Mitte, aber der Oberschnabel, wo die Magnetrezeptoren vermutet werden, war mit einem Lokalanästhetikum betäubt. - Der Pfeil bzw. der Doppelpfeil stellen die jeweilige Mittelrichtung bzw. mittlere Achse der Vögel dar; die inneren Kreise geben die 5% (gestrichelt) und 1%-Signifikanzgrenze an – in allen drei Fällen ist die Richtungsbevorzugung signifikant, und die Orientierung nach dem Puls mit betäubtem Schnabel unterscheidet sich nicht von der der Kontrolle vor dem Puls (nach W. Wiltschko et al. 2006).

Fig. 7. Effect of a brief, strong magnetic pulse on the migratory orientation of Australian Silvereyes. Right diagram: C, control before pulsing: the black triangles at the periphery of the circle marks the mean headings of the birds after 6 tests, the arrow indicates the mean vector based on these mean headings. Center: preferred headings (red triangles) immediately after pulsing and on the following day. Right: like Center, but the upper beak, where the magnetoreceptors are assumed to lie, locally anesthetized. – The arrows and the double arrow give the mean vector or the mean axis, respectively, of the birds; the inner circles indicate the 5% (dotted) and the 1% significance border – in all three samples, the directional preference is significant, and the orientation after pulsing with anesthetized beak is not different from that in the control tests before pulsing.

Bei australischen Brillenvögeln, *Zosterops lateralis*, die vor dem Test in einem Registrierungskäfig mit einem solchen Puls behandelt worden waren, ließ sich zunächst eine starke Abweichung von der Zugrichtung nach Osten, gelegentlich mit axialen Tendenzen, beobachten, und zwar im Frühjahr wie im Herbst (Abb. 7; W. WILTSCHKO et al. 1994). Die Vögel reagierten, als ob der Puls ihnen eine großräumige Verfrachtung vorgaukelte. Dieser Effekt trat aber nur bei erfahrenen Zugvögeln auf, die mindestens auf ihrem zweiten Zug waren; junge, direkt nach dem Ausfliegen gefangene Vögel blieben von dem Puls unbeeinflusst – sie zogen weiter in Zugrichtung (MUNRO et al. 1997). Dieser Befund zeigt zweierlei: zum ersten betrifft die Wirkung des Pulses ein System, das die jungen Vögel noch nicht besitzen bzw. noch nicht einsetzen können – dies spricht für einen Effekt auf magnetische Komponenten der Navigationskarte, die die jungen Vögel mangels Erfahrung noch nicht entwickelt hatten. Zum anderen zeigt die Tatsache, daß die jungen Vögel trotz des Pulses weiterhin in Zugrichtung strebten, daß der Magnetkompaß nicht betroffen war.

Die Wirkung des Pulses beeinflusste die Vögel aber nur vorübergehend; nach 3 bis 4 Tagen waren sie desorientiert, und nach etwa 10 Tagen strebten sie wieder in ihre angestammte Zugrichtung (W. WILTSCHKO et al. 1994). Als man an einer Fangstation ziehende Rotkehlchen mit einem Puls behandelte, wieder frei ließ und ihren Abflug dann mit Sendern verfolgte, ergab sich das gleiche Bild: Jungvögel auf ihrem ersten Zug zeigten sich unbeeinflusst, Altvögel, die innerhalb der ersten 10 Tage weiter flogen, strebten in unterschiedliche Richtungen, während die, die später abflogen, normal in Zugrichtung orientiert waren (HOLLAND & HELM 2013). Auch bei Brieftauben rief der Puls eine Abweichung von der Richtung der unbehandelten Kontrollen hervor (BEASON et al. 1997); allerdings war hier die Abweichung wesentlich kleiner als bei den Zugvögeln, die in Käfigen getestet worden waren – den Tauben waren, als sie freigelassen wurden, auch alle anderen Navigationsfaktoren zugänglich, und für sie war die magnetisch Feldstärke wohl nur ein Faktor unter mehreren, die sie zur Navigation verwendeten.

Die unmittelbare Wirkung des Pulses ließ sich aufheben, indem man die Sensoren in der Schnabelhaut oder den ophthalmischen Nerv, der diese Sensoren innerviert und Information von dort zum Gehirn weiterleitet, mit Hilfe eines lokal wirkenden Betäubungsmittels vorübergehend ausschaltete (BEASON & SEMM 1996; W. WILTSCHKO et al. 2006). Hier schlugen die Zugvögel dann ihre Zugrichtung ein (s. Abb. 7). Durch vorübergehendes Ausschalten der Sensoren im Schnabel ließ sich auch die Wirkung einer magnetischen Anomalie aufheben: Brieftauben, denen man die Oberschnabelhaut betäubt hatte, flogen auch in der Vogelsberg-Anomalie in normaler Zeit orientiert ab – da ihnen die Information über die Feldstärke fehlte, hatten sie sich offensichtlich gleich auf nicht-magnetische Faktoren verlassen (R. WILTSCHKO et al. 2009).

Zusammen zeigen diese Befunde, daß magnetit-haltige Sensoren im Oberschnabel den Vögeln magnetische Information, vermutlich über die Feldstärke, liefern, die offenbar

eine Komponente ihrer Navigationskarte darstellt (s. R. WILTSCHKO & WILTSCHKO 2013). Dies steht im Einklang mit elektrophysiologischen Untersuchungen am ophthalmischen Nerv, die Reaktionen auf Änderungen der magnetischen Feldstärke aufzeigten (SEMM & BEASON 1990). Der physikalische Prozeß, der der Aufnahme dieser magnetischen Information zugrunde liegt, ist noch nicht in allen Einzelheiten geklärt und bedarf weiterer Untersuchungen; auch die Verarbeitung im Hirn ist erst in Ansätzen bekannt (s. SEMM & BEASON 1990; HEYERS et al. 2010).

4. Zwei Rezeptoren für verschiedene Aufgaben

Die Vögel haben also zwei Rezeptoren für verschiedene Parameter des Magnetfelds, die auf unterschiedlichen physikalischen Prinzipien beruhen und auf verschiedene Weise spezialisiert sind: Radikalpaar-Prozesse im Auge liefern die Richtungsinformation; zur Messung der Feldstärke sind sie schlecht geeignet, da sich das Aktivierungsmuster auf der Retina in stärkeren oder schwächeren Feldern nur langsam ändert. Das hat auch den – durchaus erwünschten – Nebeneffekt, daß die täglichen Schwankungen des Magnetfelds und auch die Verhältnisse in den weitaus meisten Anomalien den Kompaß nicht beeinträchtigen, denn diese liegen innerhalb des biologischen Fensters und werden dadurch quasi „weggefiltert“. Die auf Magnetit basierenden Prozesse vermitteln Information über die magnetische Feldstärke; hier müssen, um diesen Faktor bei der Navigation nutzen zu können, sehr kleine Unterschiede gemessen. Wie genau die Sensoren dies können, ist unklar, aber die Reaktionen auf die Tagesschwankungen und leichte magnetische Stürme sprechen für eine Genauigkeit von zwischen 10 und 20 nT (KEETON et al. 1974; SCHIFFNER & WILTSCHKO 2011), was in der Frankfurter Gegend etwa einer Nord-Süd-Versetzung von 4 bis 8 km entsprechen würde.

Beim Navigationsprozeß verwenden Vögel beides: die Feldstärke als Komponente des Systems, mit dessen Hilfe sie die Richtung zum Ziel als Kompaßkurs bestimmen, und die Richtungsinformation, um diesen Kurs dann aufzusuchen (KRAMER 1953). Dabei sind die Vögel nicht auf das Magnetfeld allein angewiesen. Die multimodale Natur der Navigationskarte wurde schon erwähnt, aber auch bei der Kompaßorientierung können Vögel auf Himmelsmarken zurückgreifen und Richtungen aus dem Stand der Sonne und dem Sternenhimmel ableiten. Dem Magnetkompaß kommt hier allerdings eine besondere Bedeutung zu, denn er ist der einzige Kompaßmechanismus, der auf einer direkten Sinnenwahrnehmung beruht. Er dient als Referenzsystem für das Erlernen des Sonnenkompaß und auf den Zug nach Süden auch für das Eichen der neuen Sternbilder, die am südlichen Horizont auftauchen (s. R. WILTSCHKO & WILTSCHKO 1999). Zudem wird er wahrscheinlich als Bezugssystem benutzt, um die Navigationskarte aufzubauen und richtungsmäßig einzueichen. Er stellt damit das Rückgrat des Navigationssystems dar.

Vögel scheinen das Magnetfeld der Erde schon sehr lange auf diese Weise zu nutzen. Obgleich der Magnetkompaß erst bei wenigen Vogelarten im Detail untersucht wurde und die Rezeptoren in der Schnabelhaut bei noch viel weniger, so sind die Übereinstimmungen bei den verschiedenen Arten, besonders zwischen den Rotkehlchen bzw. Brieftauben auf der einen und den Haushühnern auf der anderen Seite doch überzeugend. Diese beiden Vogelgruppen gehören verschiedenen Entwicklungslinien an, die sich schon im Erdmittelalter vor etwa 95 Millionen Jahren getrennt haben (ERICSON et al. 2006). Die Übereinstimmungen bei den Magnetrezeptoren sprechen dafür, daß diese beiden Typen von Sensoren wahrscheinlich bei allen heute lebenden Vögeln ähnlich sind und wohl schon von den gemeinsamen Ahnen der heutigen Vögel entwickelt wurden. Vögel hatten offensichtlich schon immer einen „Kompaß“ im Auge und ein „Magnetometer“ im Schnabel.

Literatur

- BEASON, R.C. (1992): You can get there from here: responses to simulated magnetic equator crossing by the bobolink (*Dolichonyx orizivorus*). *Ethology* 91: 75-80. - BEASON R.C. & P. SEMM (1996): Does the avian ophthalmic nerve carry magnetic information? *J. Exp. Biol.* 199: 1241-1244. - BEASON, R.C., R. WILTSCHKO & W. WILTSCHKO (1997): Pigeon homing: effects of magnetic pulses on initial orientation. *Auk* 114: 405-415.
- ERICSON G. P., C. L. ANDERSON, T. BRITTON, A. ELZANOWSKI, U. S. JOHANSSON, M. KÄLLERSJÖ, J. I. OHLSON, T. P. PARSONS, D. ZUCCON & G. MAYR (2006): Diversification of neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. *Biol. Lett.* 2: 543-557.
- FALKENBERG G., GE. FLEISSNER, K. SCHUCHARDT, M. KUEHBACHER, P. THALAU, H. MOURITSEN, D. HEYERS, G. WELLENREUTHER & G. FLEISSNER (2010): Avian magnetoreception: elaborate iron mineral containing dendrites in the upper beak seem to be a common feature of birds. *PLoS ONE* 5: e9231. - FLEISSNER, GE. HOLTkamp-RÖTZLER, M. HANZLIK, M. WINKLHOFFER, GÜ. FLEISSNER, N. PETERSEN, & W. WILTSCHKO, W. (2003): Ultrastructural analysis of a putative magnetoreceptor in the beak of homing pigeons. *J. Comp. Neurol.* 458: 350-360. - FREIRE, R., U. H. MUNRO, L. J. ROGERS, R. WILTSCHKO & W. WILTSCHKO, W. (2005): Chickens orient using a magnetic compass. *Curr. Biol.* 15: R620-R621.
- GUDMUNDSSON, G. A. & R. SANDBERG (2000): Sanderlings (*Calidris alba*) have a magnetic compass: orientation experiments during spring migration in Iceland, *J. Exp. Biol.* 203: 3137-3144.
- HEYERS, D., M. ZAPKA, M. HOFFMEISTER, J. M. WILD & H. MOURITSEN (2010): Magnetic field changes activate the trigeminal brainstem complex in a migratory bird. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107: 9394-9399. - HOLLAND, R. A. & B. HELM (2013): A strong magnetic pulse affects the precision of departure direction of naturally migrating adult, but not juvenile birds. *J. R. Soc. Interface* 10: 20121047.
- KEARY, N., T. RUPLOH, J. VOSS, P. THALAU, R. WILTSCHKO, W. WILTSCHKO & H. J. BISCHOF (2009): Oscillating magnetic field disrupts magnetic orientation in zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Frontiers in Zoology* 6: 25. - KEETON, W. T., T. S. LARKIN & D. M. WINDSOR (1974): Normal fluctuations in the earth's magnetic field influence pigeon orientation. *J. Comp. Physiol* 95: 95-

103. – KIEPENHEUER, J. (1982): The effect of magnetic anomalies on the homing behavior of pigeons. In: F. Papi & H. G. Wallraff, *Avian Navigation*. Berlin, Heidelberg (Springer), pp. 120-128. – KIRSCHVINK, J. L., D. S. JONES & B. J. MACFADDEN (eds.) (1985). *Magnetite Biomineralization and magnetoreception in Organisms*. New York (Plenum Press). – KOWALSKI, U., R. WILTSCHKO & E. FÜLLER (1988): Normal fluctuations of the geomagnetic field may affect initial orientation in pigeons. *J. Comp. Physiol.* 163: 593-600. – KRAMER, G. (1953): Wird die Sonnenhöhe bei der Heimorientierung verwendet? *J. Ornithol.* 94: 201-219.
- LIEDVOGEL, M. & H. MOURITSEN (2010): Cryptochromes - a potential magnetoreceptor: what do we know and what do we want to know? *J. R. Soc. Interface* 7, Suppl. 2: S147-S162.
- MUNRO, U., J. A. MUNRO, J. B. PHILLIPS, R. WILTSCHKO & W. WILTSCHKO (1997): Evidence for a magnetite-based navigational 'map' in birds. *Naturwissenschaften* 84: 26-28.
- NIESSNER, C. (2013): Feinstrukturelle und immunhistologische Charakterisierung potenzieller Rezeptoren der Magnetsinnesorgane von Vögeln. Dissertation, eingereicht im Fachbereich Biologie der Goethe-Universität Frankfurt am Main. – NIESSNER, C., S. DENZAU, J., GROSS, L. PEICHL, H. J. BISCHOF, G. FLEISSNER, W. WILTSCHKO & R. WILTSCHKO (2011): Avian ultraviolet/violet cones identified as probable magnetoreceptors. *PLoS ONE* 6 (5), e20091. – NIESSNER, C., S. DENZAU, K. STAPPUT, M. AHMAD, L. PEICHL, W. WILTSCHKO & R. WILTSCHKO (2013): Magnetoreception: activated cryptochrome 1a concurs with magnetic orientation in birds. *J. R. Soc. Interface* 10: 20130638.
- RITZ, T., S. ADEM & K. SCHULTEN (2000): A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds. *Biophys. J.* 78: 707-718. – RITZ, T. P. THALAU, J. B. PHILLIPS, R. WILTSCHKO & W. WILTSCHKO (2004): Resonance effects indicate a radical-pair mechanism for avian magnetic compass. *Nature* 429, 177-180.
- SCHIFFNER, I. & R. WILTSCHKO (2011): Temporal fluctuations of the geomagnetic field affect pigeons' entire homing flight. *J. Comp. Physiol. A*, 197, 765-772. – SCHIFFNER, I., P. FUHRMANN & R. WILTSCHKO (2011): Tracking pigeons in a magnetic anomaly and in magnetically „quiet“ terrain. *Naturwissenschaften* 98: 575-582. – SEMM, P. & R. C. BEASON (1990): Responses to small magnetic variation by the trigeminal system of the Bobolink. *Brain Res. Bull.* 25: 735-740.
- VIQUIER, C. (1882): Le sens de l'orientation et ses organes chez les animaux et chez l'homme. *Rev. Phil. France Etranger* 14: 1-36. – VOSS J., KEARY, N. & H.J. BISCHOF (2007): The use of the geomagnetic field for short distance orientation in Zebra finches. *NeuroReport* 18:1953-1057.
- WALCOTT, C. (1978): Anomalies in the earth's magnetic field increase the scatter of pigeon's vanishing bearings. In: K. SCHMIDT-KOENIG & W. T. KEETON, *Animal Migration, Navigation and Homing*. Berlin, Heidelberg (Springer Verlag), pp.143-151. – WALCOTT, C. & R. P. GREEN (1974): Orientation of homing pigeons altered by a change in the direction of an applied magnetic field. *Science* 184: 180-182. – WILTSCHKO, R. & W. WILTSCHKO (1999): Das Orientierungssystem der Vögel I. Kompaßmechanismen. *J. Ornithol.* 140: 1-41. – WILTSCHKO, R. & W. WILTSCHKO (2013): The magnetite-based receptors in the beak of birds and their role in avian navigation. *J. Comp. Physiol. A* 199: 89-98. – WILTSCHKO, R., I. SCHIFFNER & W. WILTSCHKO (2009): A strong magnetic anomaly affects pigeon navigation. *J. Exp. Biol.* 212: 2983-2990. – WILTSCHKO, W. (1968): Über den Einfluß statischer Magnetfelder auf die Zugorientierung der Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*). *Z. Tierpsychol.* 25: 537-558. – WILTSCHKO, W. & R. WILTSCHKO (1992): Migratory orientation: magnetic compass orientation of Garden Warblers (*Sylvia borin*) after a simulated crossing of the magnetic equator. *Ethology* 91: 70-74. – WILTSCHKO, W. & R. WILTSCHKO (2002): Magnetic compass orientation in birds and its physiological basis. *Natur-*

- wissenschaften 89: 445-452. – WILTSCHKO, W. & R. WILTSCHKO (2007): Magnetoreception in birds: two receptors for two different tasks. *J. Ornithol.* 148, Suppl. 1: S61-S76. – WILTSCHKO, W., U. MUNRO, R. C. BEASON, H. FORD & R. WILTSCHKO (1994): A magnetic pulse leads to a temporary deflection in the orientation of migratory birds. *Experientia* 50: 697-700. – WILTSCHKO, W., U. MUNRO, H. FORD, & R. WILTSCHKO (2006): Bird navigation: what type of information does the magnetite-based receptor provide? *Proc. R. Soc. B.* 273, 2815-2850. – WILTSCHKO, W., R. FREIRE, U. MUNRO, T. RITZ, L. ROGERS, P. THALAU, & R. WILTSCHKO. (2007): The magnetic compass of domestic chickens, *Gallus gallus*. *J. Exp. Biol.* 210: 2300-2310. – WILTSCHKO, W., R. WILTSCHKO R. & T. RITZ T. (2011): The mechanism of the avian magnetic compass. *Procidia Chem.* 3: 278-284.
- YORKE, E. D. (1979): A possible magnetic transducer in birds. *J. Theor. Biol.* 77: 101-105.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt](#)

Jahr/Year: 2013/2014 (2017)

Band/Volume: [35-36](#)

Autor(en)/Author(s): Wiltschko Wolfgang, Wiltschko Roswitha

Artikel/Article: [Die Magnetorientierung der Vögel 177-196](#)