

Zur Orientierung von Amphibien am Erdmagnetfeld: Hypothesen, Experimente und offene Fragen

Lukas LANDLER & Günter GOLLMANN

Das Erdmagnetfeld bietet Tieren eine Möglichkeit sich im Raum zu orientieren. Bisher wurde bei über 40 Tierarten eine Orientierung am Erdmagnetfeld nachgewiesen. Diese Arbeit gibt einen Überblick über den aktuellen Stand der Forschung mit einem Fokus auf Versuchen an Amphibien. In Verhaltensexperimenten konnte gezeigt werden, dass die magnetische Kompassorientierung bei einigen Tieren lichtabhängig ist. Dieser Befund wird mit der Radikalpaartheorie erklärt, die eine lichtinduzierte chemische Reaktion als Grundlage der Magnetfeldwahrnehmung sieht. Ein anderer, magnetit-abhängiger Magnetsinn ermöglicht wahrscheinlich die magnetische Verortung auf einer „inneren Landkarte“. Die meisten Untersuchungen bei Amphibien wurden mit Schwanzlurchen durchgeführt, einige wenige auch mit Larven von Froschlurchen. In eigenen Versuchen mit der Erdkröte konnte nach einer Verfrachtung während der Laichwanderung eine Orientierung zum Laichgewässer hin nachgewiesen werden. Dieses Versuchsdesign bietet nun die Grundlage für weitere Versuche zur Orientierung der Erdkröte mit künstlich veränderten Magnetfeldern.

LANDLER L. & GOLLMANN G., 2012: About magnetic orientation of amphibians: hypotheses, experiments and unsolved questions.

The geomagnetic field provides various cues for spatial orientation in animals. To date, magnetic orientation has been proven in more than 40 species. This paper presents an overview of the current knowledge in this field, focusing on amphibians. In several animals a light-dependence of compass orientation was observed in behavioural experiments. To explain these results the theory of a radical pair reaction as the basis of magnetoreception was formulated. Moreover, another, light-independent but magnetite-based magnetic sense has been proposed for position finding on an internal magnetic map. In amphibians most studies were performed on urodeles, only few on anuran larvae. In arena-experiments, conducted during the spawning migration, we demonstrated orientation towards the spawning pond after displacement in the European Common Toad. This experimental set-up provides good opportunities to test magnetic orientation of the Common Toad.

Keywords: Animal magnetic orientation, amphibians, magnetic map, *Bufo bufo*.

Das Erdmagnetfeld

Die Erde kann als ein riesiger Stabmagnet betrachtet werden, dessen Feldlinien vom magnetischen Süd- zum magnetischen Nordpol verlaufen, wobei sich die magnetischen Pole nicht genau mit den geographischen decken. Das Magnetfeld ist nicht statisch und selbst im Tagesverlauf messbaren Schwankungen unterworfen (FREAKE et al. 2006).

Der Vektor des Erdmagnetfeldes besteht aus einer horizontalen und einer vertikalen Komponente. Der Winkel, den die magnetischen Feldlinien mit der Horizontalen bilden, wird Inklination genannt. Die Gesamtintensität des Magnetfeldes nimmt zum magnetischen Äquator hin ab und zu den Polen hin zu. Die horizontale Komponente ist am magnetischen Äquator maximal und an den Polen minimal. Die vertikale Komponente verhält sich genau entgegengesetzt, sie hat ihr Maximum an den Polen und ihr Minimum am Äquator (Abb. 1). Daher ergibt sich ein annähernd paralleler Verlauf der Feldlinien über dem magnetischen Äquator mit einer Inklination von 0° und einem Ansteigen der Inklination bis hin zu 90° an den magnetischen Polen (LOHMANN et al. 2007). Die Abweichung des magnetischen vom geographischen Norden wird als Deklination bezeichnet (LOHMANN & LOHMANN 2006, LOHMANN et al. 2007).

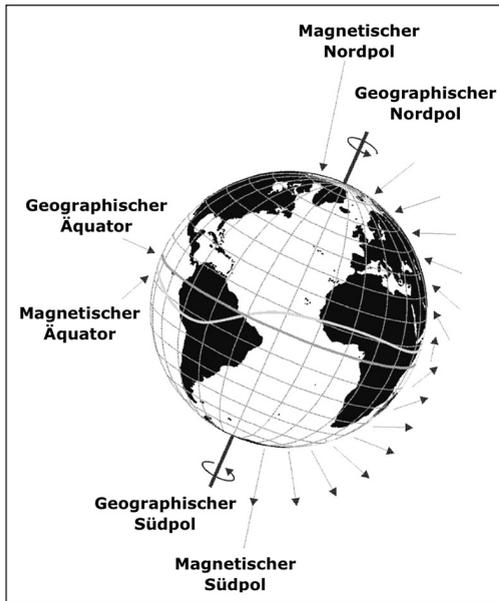


Abb. 1: Übersichtsskizze der Erde mit ihrem Magnetfeld. Die Pfeile auf der rechten Seite zeigen den Ein- bzw. Austrittswinkel (die Inklination) der Magnetfeldlinien an. Die Länge der Pfeile ist proportional zur Intensität des Magnetfeldes (leicht verändert nach FREAKE et al. 2006). – Fig. 1: The Earth's magnetic field. The arrows at the right side indicate the entrance angle respectively the exit angle (the inclination) of the magnetic field lines. The length of the arrows is proportional to the intensity of the magnetic field (slightly modified after FREAKE et al. 2006).

Die magnetische Orientierung im Tierreich

Der magnetische Kompass wurde zur Richtungsorientierung in China zwischen 200 vor und 100 n. Chr. erfunden. Er bestand aus einem Magnetit-Löffel, der sich auf einem ebenen Brett drehen und sich somit nach den magnetischen Polen ausrichten konnte (MERRILL & McELHINNY 1983).

Die Vorstellung eines inneren Magnetkompasses bei Tieren ist erst Mitte des 19. Jh. aufgekomen. VON MIDDENDORF (1859) veröffentlichte als erster die Idee einer Orientierung am Erdmagnetfeld, VIGUIER (1882) diskutierte nach Verfrachtungsexperimenten mit Tauben eine magnetische Orientierung anhand der Totalintensität und der Inklination (zitiert nach WILTSCHKO & WILTSCHKO 1996).

Der erste Nachweis einer magnetischen Orientierung bei einem Tier gelang WILTSCHKO (1968) mit dem Rotkehlchen. Nach diesem Durchbruch führten einige weitere Forschungsgruppen Versuche zu dieser Thematik durch, und so konnte bis heute für mehr als 40 Tierarten eine Orientierung am Erdmagnetfeld nachgewiesen werden. Am besten untersucht ist die magnetische Orientierung bei Vögeln, wie dies zahlreiche Studien belegen (ABLE 1994, GUDMUNDSSON & SANDBERG 2000, WILTSCHKO et al. 2007, MAEDA et al. 2008, FALKENBERG et al. 2010). Daneben ist z. B. auch bei der Unechten Karettschildkröte (*Caretta caretta*), der Languste (*Panulirus argus*) und der Hausmaus (*Mus musculus*) ein innerer magnetischer Kompass bekannt (LOHMANN 1991, LOHMANN et al. 1995, MUHEIM et al. 2006).

Die magnetische Orientierung bei Amphibien

Die ersten Experimente, in denen bei Amphibien ein innerer magnetischer Kompass festgestellt wurde, gelangen PHILLIPS (1977) mit dem Roten Höhlensalamander (*Eurycea lucifuga*). Erst 2003 konnte auch für einen europäischen Lurch, den Bergmolch (*Ichthyo-*

saura alpestris), eine Orientierung am Erdmagnetfeld nachgewiesen werden (DIEGO-RASILLA 2003). DIEGO-RASILLA (2003) verfrachtete Bergmolche 9020 m weit weg von ihrem Laichgewässer und testete ihre Orientierung in drei unterschiedlichen Experimenten in einer Arena (Durchmesser: 57 cm, Wandhöhe: 28 cm). Im ersten Versuch wurden die Tiere bei klarem Himmel ohne weitere Beeinflussung getestet, im zweiten mit zugedeckter Arena und im dritten wurde bei offener Arena das Magnetfeld mit Topfmagneten um 180° gedreht. Die Orientierung wurde anhand der feuchten Spuren der Tiere ermittelt. Unter freiem Himmel orientierten sich die Tiere erwartungsgemäß in Richtung ihres Laichgewässers. Bei zugedeckter Arena war die Orientierung zufällig und bei um 180° gedrehtem Magnetfeld orientierten sich die Tiere bimodal, in Richtung beider Enden der Achse zu ihrem Laichgewässer (Abb. 2). Diese Ergebnisse legten den Schluss nahe, dass der Bergmolch für seine magnetische Orientierung den Blick auf den Himmel benötigt.

Der lichtabhängige Radikalpaar-Mechanismus

Weitere Studien der Forschungsgruppe um John B. PHILLIPS zeigten für den nordamerikanischen Tüpfelmolch *Notophthalmus viridescens* eine lichtabhängige magnetische Orientierung (DEUTSCHLANDER et al. 1999). Bei Wellenlängen über 500 nm änderte sich die Orientierungsachse um 90°, ohne Licht waren die Tiere nicht in der Lage sich am Erdmagnetfeld zu orientieren; Experimente mit Vögeln lieferten ähnliche Ergebnisse (MUHEIM et al. 2002). Im Gegensatz zu den Vögeln, bei denen die Augen für dieses lichtabhängige

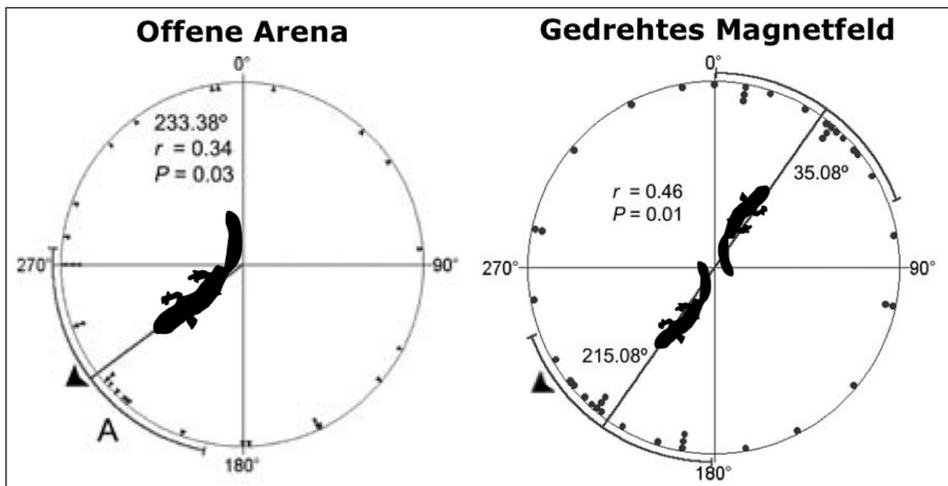


Abb. 2: Verteilungen der Orientierungen von Bergmolchen bei nicht abgedeckter (offener) Arena und bei um 180° gedrehtem Magnetfeld (DIEGO-RASILLA 2003). Der mittlere Vektor ist durch eine durchgängige Linie, das 95%-Konfidenzintervall durch die Kreissegmente und die Richtung zum Laichgewässer durch das Dreieck außerhalb des Kreises dargestellt. Weiters sind die Signifikanzen für den Rayleigh-Test (P) und die Beträge der mittleren Vektoren (r) sowie die Richtung des Vektors in Grad angegeben (verändert nach DIEGO-RASILLA 2003). – Fig. 2: Distributions of the bearings of alpine newts in experiments conducted with an open arena and a reversed magnetic field (DIEGO-RASILLA 2003). The mean vector is indicated with the continuous line. The segments at the outer layer of the circles show the 95% confidence interval. The triangles indicate the direction to the pond. Moreover, the significances for the Rayleigh-test (P), the mean vector length (r) and the direction of the vector are given (modified after DIEGO-RASILLA 2003).

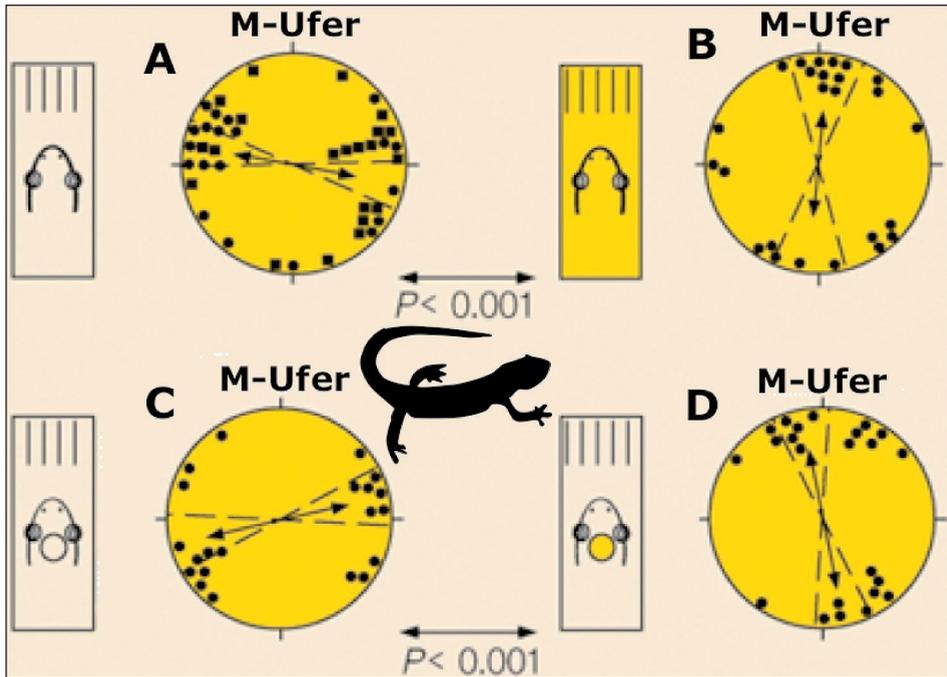


Abb. 3: Ergebnisse der Experimente von DEUTSCHLANDER et al. (1999) mit dem nordamerikanischen Tüpfelmolch. Die Tiere wurden alle in Becken auf eine Y-Achse (die Normale auf die Uferlinie) trainiert und dann in Arena-Versuchen getestet. Bei jedem der Versuche wurden die Tiere unter vier Magnetfeldern getestet, wobei das Magnetfeld einmal in jede der vier Himmelsrichtungen (Norden, Osten, Süden, Westen) gedreht wurde. Die Verteilungen der eingeschlagenen Richtungen in der Arena wurden nach der jeweiligen magnetischen Uferichtung (M-Ufer) ausgewertet. Tüpfelmolche, die bei natürlichem Licht trainiert wurden und unter langwelligem Licht (> 500 nm) getestet wurden (A), zeigten eine Orientierung im 90° Winkel zur Y-Achse. Jene Tiere, die unter langwelligem Licht trainiert und unter langwelligem Licht getestet wurden (B), orientierten sich entlang der Y-Achse. Unter normalem Licht trainierte Molche mit normallichtdurchlässigen Kappen orientierten sich bei den Versuchen unter langwelligem Licht normal auf die Y-Achse (C). Tiere die mit Kappen trainiert wurden, die nur langwelliges Licht durchließen, orientierten sich bei Versuchen unter langwelligem Licht entlang der Y-Achse (D). Alle dargestellten Verteilungen sind signifikant ($P < 0,05$) bimodal ausgerichtet. Daraus geht hervor, dass sich die dargestellten Verteilungen „A“ und „B“ bzw. „C“ und „D“ hochsignifikant unterscheiden (Watson-U²-Test; verändert nach DEUTSCHLANDER et al. 1999). – Fig. 3: Results of the experiments with the red-spotted newt by DEUTSCHLANDER et al. (1999). Newts were trained to a Y-axis (perpendicular to the shoreline) and then tested in arena-experiments. Newts were tested in four magnetic field alignments (geographic North = magnetic North, geographic East = magnetic North, geographic South = magnetic North, geographic West = magnetic North). Distributions were analysed with regard to the respective magnetic shoreward direction (M-Ufer). Newts trained under natural light conditions and tested under long wavelength light (> 500 nm) showed a bearing perpendicular to the Y-axis (A). Newts trained and tested under long wavelength light orientated themselves towards the Y-axis (B). Clear-capped newts trained under normal light conditions tested under long wavelength light orientated themselves perpendicular to the Y-axis (C). Newts trained with long-wavelength-transmitting caps and tested under long-wavelength light orientated themselves along the Y-axis (D). All shown distributions are significantly bimodally orientated ($P < 0.05$). The distribution “A” and “B” respectively “C” and “D” are highly significantly different (Watson-U²-test; modified after DEUTSCHLANDER et al. 1999).

Verhalten essenziell sind, deuten die Untersuchungen am Tüpfelmolch darauf hin, dass die Zirbeldrüse das für dieses Verhalten relevante Lichtsinnesorgan ist (DEUTSCHLANDER et al. 1999). Dazu wurden den Molchen Kappen aufgesetzt, die zwar die Oberseite des Kopfes, aber nicht die Augen abdeckten. Je nachdem, welche Kappen aufgesetzt wurden (normal-lichtdurchlässig, lichtundurchlässig oder nur langwellig-lichtdurchlässig), konnte ihre magnetische Orientierung geändert bzw. ausgeschaltet werden (Abb. 3).

Um diese Lichtabhängigkeit zu erklären, wurde die Theorie des „Radikalpaar-Mechanismus“ entwickelt (SCHULTEN et al. 1978, RITZ et al. 2000). Nach dieser Theorie wird ein Licht-Rezeptor (z. B. Cryptochrom) angeregt. Je nachdem in welcher Ausrichtung er zum Magnetfeld steht, kann er in unterschiedliche Zustände übergehen. Diese Zustände können dann vom Tier wahrgenommen und interpretiert werden (JOHNSEN & LOHMANN 2005, MAEDA et al. 2008, RODGERS & HORE 2009).

Die magnetische Orientierung bei Froschlurchen

Während es für Schwanzlurche viele Befunde gibt, die auf eine magnetische Orientierung hindeuten, ist diese bei Froschlurchen weniger gut erforscht. Erste Indizien dafür lieferte SINSCH (1987) mit Untersuchungen an der Erdkröte. In seiner Studie wurden die Kröten dem Laichgewässer entnommen und zwischen 145 und 200 m weit verfrachtet. Jeweils 20 Kröten (sowohl männliche als auch weibliche) wurden gleichzeitig an den Testorten entlassen.

Den Tieren wurde eine Spule mit einem Faden angeschnallt und das lose Ende des Fadens an einem in der Erde befestigten Stock angebunden. Danach hatten sie eine Nacht



Abb. 4: Fadenspule zur Ermittlung der Wanderrichtung und Wanderlänge von Kröten, angebracht an einer Kreuzkröte (*Bufo calamita*) (Foto: Ulrich SINSCH). – Fig. 4: Tracking device to detect the movement direction and movement length of toads, here attached to a natterjack toad (*Bufo calamita*) (Photo: Ulrich SINSCH).

Zeit, um sich in eine Richtung zu bewegen (Abb. 4). Sowohl der Endpunkt der eingeschlagenen Richtung als auch die Länge der abgerollten Schnur wurden in die Analyse mit einbezogen.

Es gab vier Testgruppen: Der ersten Testgruppe wurden die Augen mit einem Tape zugeklebt. Der Zweiten wurden die Nasenlöcher mit Cyanoacrylat-Klebstoff gefüllt, diese Kröten hatten daher keinen funktionsfähigen Geruchssinn. Die dritte Gruppe erfuhr beide Behandlungen. Den Kröten der vierten Gruppe wurden Stabmagneten auf dem Kopf befestigt. Für alle Gruppen gab es jeweils eine Kontrollgruppe (mit einem Tape an einer anderen Stelle des Körpers, oder einem Stab, in der Größe des verwendeten Stabmagneten, auf dem Kopf).

Den stärksten Einfluss auf die Orientierung der Kröten hatte die Ausschaltung des Geruchssinnes, die so behandelten Kröten konnten sich in keinem Durchgang in Richtung des Laichgewässers orientieren. Kröten mit unbeeinflusstem Geruchssinn, aber zugeklebten Augen, unterschieden sich nur in der Geradlinigkeit ihrer Wege von den Kontrollen und orientierten sich signifikant in Richtung des Laichgewässers. Interessant war der Einfluss der Stabmagneten auf das Orientierungsverhalten der Tiere: Von 14 Versuchen waren sechs signifikant gerichtet, davon allerdings nur zwei in Richtung des Laichgewässers.

Aus diesen Ergebnissen lässt sich zusammenfassend schließen, dass sowohl der visuelle, der chemische als auch wahrscheinlich ein magnetischer Sinn am Heimfindevermögen der Erdkröte beteiligt sind, wobei der visuelle Sinn wichtig ist, um eine Richtung geradlinig beizubehalten. Der Geruchssinn erscheint in dieser Studie essenziell für die Orientierung zum Laichgewässer. Da das Magnetfeld durch den Stabmagneten stark und unnatürlich verändert wurde, bleiben die Fragen nach der detektierten Komponente des Magnetfeldes oder der Position eines Magnetfeldrezeptors unbeantwortet.

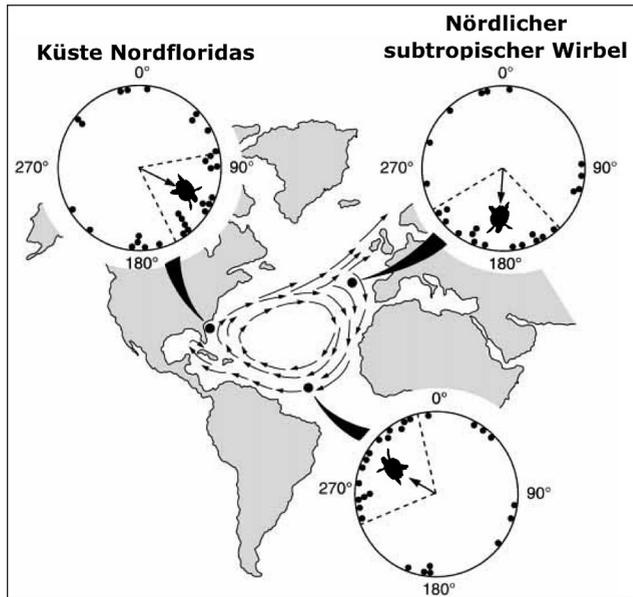
Aktuellere Studien zeigten bei Larven des Ochsenfrosches (*Lithobates catesbeianus*) und des Iberischen Grünfrosches (*Pelophylax perezi*) eine lichtabhängige magnetische Orientierung (FREAKE et al. 2002, FREAKE & PHILLIPS 2005, DIEGO-RASILLA & PHILLIPS 2007, DIEGO-RASILLA et al. 2010). Die Tiere wurden entlang einer Y-Achse trainiert (die Achse normal auf die Uferlinie) und in Arenen, in denen das Magnetfeld mittels Spulen gedreht wurde, getestet.

Die magnetische Landkarte

Auch wenn der Mechanismus der Magnetfeldrezeption geklärt wäre, so bliebe trotzdem die Frage offen, wie es Tieren möglich ist, sich nach einer Verfrachtung wieder neu zu verorten und sich zu ihrem Ziel hin zu orientieren.

Um dies zu erklären, wurde die Hypothese der „magnetischen Landkarte“ entwickelt („magnetic map hypothesis“): Die Tiere verorten sich auf einer „inneren Landkarte“ in einem ersten Schritt, dem „map step“. In einem zweiten Schritt bestimmen sie die Richtung zu ihrem Ziel („compass step“); diese Überlegungen wurden aber bisher nicht ausreichend experimentell überprüft. Dem oben erwähnten nordamerikanischen Tüpfelmolch konnte durch leichte Veränderungen der Vertikalkomponente – ohne diese jedoch zu invertieren – vorgespielt werden, sich nördlich bzw. südlich von seinem Laichgewässer zu befinden. Dadurch wurde seine Orientierung so verändert, als ob er von seinem Laichgewässer aus nach Norden oder Süden verfrachtet worden wäre (PHILLIPS et al. 2002).

Abb. 5: Die Wanderung junger Unechter Karettschildkröten (*Caretta caretta*) geht von der Küste des nördlichen Floridas aus quer durch den Atlantik und um den subtropischen Wirbel herum wieder zurück zum Ausgangspunkt. In Arena-Versuchen wurden die lokalen Magnetfelder von drei Stationen (Küste Nordfloridas, nördlicher und südlicher subtropischer Wirbel) der Migrationsroute nachgestellt. Es konnte gezeigt werden, dass die Orientierung der jungen Schildkröten zu einer Beibehaltung der Route in den jeweiligen Lokalitäten führen würde, obwohl die gerade geschlüpften Schildkröten selbst diese lange Wanderung noch nie angetreten hatten (verändert nach LOHMANN et al. 2001).



– Fig. 5: Migration route of juvenile sea turtles (*Caretta caretta*) along the North Atlantic gyre. Hatchlings were tested in magnetic field characteristics of three locations (northern Florida, North-eastern and Southern Gyre) along their route. This experiment showed that under the artificial magnetic field, hatchlings headed in the directions that would help them to maintain their migration route in nature (modified after LOHMANN et al. 2001).

Eine andere Form einer magnetischen Landkarte wurde bei der Unechten Karettschildkröte nachgewiesen (LOHMANN et al. 2001). Diese Meeresschildkröten unternehmen sofort nach dem Schlüpfen eine lange Wanderung durch den Atlantik (Abb. 5). Von der Küste Floridas schwimmen sie zum nordatlantischen subtropischen Wirbel, in dem sie sich zwei bis vier Jahre aufhalten. In dieser Zeit queren sie fast den gesamten Atlantik, bis sie wieder an die Küste Floridas zurückkehren. In den Versuchen von LOHMANN et al. (2001) mit Jungtieren, die noch nie im Meer waren, konnte die Orientierung der Schildkröten durch magnetische Manipulation verändert werden. In Arenenbecken wurden die Intensität und/oder Inklination des Magnetfeldes mit magnetischen Spulen geändert. Den Schildkröten wurden drei magnetische Felder vorgespielt, die mit bestimmten Regionen der zukünftigen Wanderung der Tiere identisch waren. Die erzeugte Orientierung der Jungtiere war jeweils die, die sie auf ihrem Kurs gehalten hätte.

Ähnliche Ergebnisse, die ein direktes Indiz für eine „magnetic map“ sind, gibt es auch für die Languste (*Panulirus argus*) (ALERSTAM 2003).

Der lichtunabhängige Magnetsinn

Für den „map step“ einer magnetischen Orientierung braucht ein Tier einen magnetischen Hinweis, um seine Position zu bestimmen. Der lichtabhängige Sinn nimmt wahrscheinlich nur die Richtungsinformation (die „Kompassinformation“), anhand der Inklination des Erdmagnetfeldes, wahr (WILTSCHKO & WILTSCHKO 2006). Daher wird für die Positionsbestimmung ein zweiter Magnetfeldrezeptor benötigt (WILTSCHKO et al.

2002). Dieser ist nach bisherigen Erkenntnissen lichtunabhängig und basiert auf Magnetiten. Er könnte beispielsweise die Intensität oder Inklination des Erdmagnetfeldes detektieren. Bei den Amphibien benötigen etwa der Grottenolm (*Proteus anguinus*), der Allegheny-Bachsalamander (*Desmognathus ochrophaeus*), der Pyrenäen-Gebirgsmolch (*Calotriton asper*) und höchstwahrscheinlich auch der Rote Höhlensalamander kein Licht, um sich am Erdmagnetfeld zu orientieren (PHILLIPS 1977, SCHLEGEL 2008).

Ein auf Magnetit basierender Kompass könnte in diesen Fällen die Lichtunabhängigkeit der magnetischen Orientierung erklären. Ein magnetischer Rezeptor, der auf Magnetiten basiert und Intensität und/oder Inklination detektiert, wird bei Vögeln im vorderen Schnabel vermutet (FALKENBERG et al. 2010).

Versuche mit der Erdkröte

Um Experimente zur magnetischen Orientierung auch mit Froschlurchen durchführen zu können, ist es wichtig ein Tier zu verwenden, für das die üblichen Standardmethoden zur Untersuchung des magnetischen Orientierungsverhaltens anwendbar sind. Die Erdkröte stellt in Mitteleuropa ein sehr gut geeignetes Tier für die Erforschung der Orientierung dar. Diese Art kommt lokal noch sehr häufig vor und ist während der Laichwanderung einfach zu finden und zu fangen. Der Trieb zum Gewässer zu gelangen scheint so stark zu sein, dass auch Verfrachtungen keine allzu große Irritation darstellen. Durch die konzentrierten Laichwanderungen der Erdkröte können innerhalb kurzer Zeit sehr viele Tiere gefangen werden. Weiters springt diese Art nur selten (meist als Fluchtreaktion) und eignet sich durch ihr langsames Gehen sehr gut für Arena-Experimente.

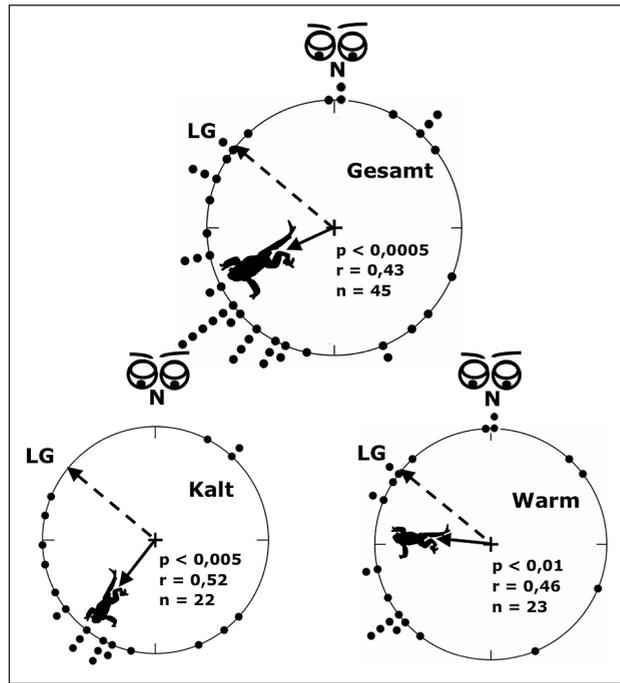
In Vorversuchen zu Experimenten mit verändertem Magnetfeld wurden die Richtungspräferenzen der Erdkröte in einer Arena (Durchmesser: 121 cm, Wandhöhe: 80 cm) getestet (Abb. 6). Die Tiere wurden während der Laichwanderung von einer Straße aufgesammelt und zum 900 m entfernten Testort gebracht. Die Ergebnisse zeigten, dass sich die Tiere in der Arena statistisch signifikant in eine Richtung orientieren können. Allerdings wurde die Beeinflussung durch Umweltfaktoren und Störung auf Grund der Beobachtung offensichtlich. Die gesamte Stichprobe und die Kröten, die bei über 10 °C getestet wurden, orientierten sich signifikant in Richtung des Laichgewässers. Kröten, die bei Temperaturen unter 10 °C getestet wurden, zeigten keine signifikante Orientierung für die Richtung, in der das Laichgewässer lag. Die Tiere, die eine Fluchtreaktion im Arena-Versuch zeigten, sprangen deutlich vom Beobachter weg. Der Einfluss der Witterung auf die Motivation zur Wanderung wird auch von anderen Untersuchungen belegt (HEUSSER & OTT 1968, SINSCH 1988).

Die hier gewonnenen Erkenntnisse bezüglich des Orientierungsverhaltens der Erdkröte wurden als Basis für weitere Untersuchungen im darauf folgenden Jahr genutzt. Bei diesen wurde das Erdmagnetfeld im Bereich der Arena mit Helmholtzspulen um 180° gedreht (LANDLER & GOLLMANN 2011).

Conclusio und Zukunftsaussichten

Abschließend kann gesagt werden, dass noch längst nicht alle Phänomene der magnetischen Orientierung bekannt sind. Die Untersuchungen bei verschiedenen Tierarten kommen zu unterschiedlichen Ergebnissen: Manche Tiere, wie etwa der nordamerikanische Tüpfelmolch, benötigen Licht, um sich magnetisch zu orientieren, andere nicht, wie z. B. der Grottenolm (SCHLEGEL 2008). Die Unechte Karettschildkröte detektiert die Verti-

Abb. 6: Die Wandberührungen in der Arena aller erfolgreich in einem Garten in Wien im Zeitraum vom 28.03.2009 bis zum 05.04.2009 getesteten Erdkröten (Gesamt). Weiters wurden die Daten in zwei Gruppen aufgeteilt und getrennt analysiert. Die erste Gruppe wurde bei über 10°C (Warm) und die zweite Gruppe bei höchstens 10°C (Kalt) getestet. Ein stiller Beobachter stand während des ganzen Versuchs im Norden (N) der Arena. Zu den Verteilungen sind die Signifikanz des Rayleigh-Tests (p) und der Betrag (r) der mittleren Vektoren, sowie die Anzahl der getesteten Individuen (n) angegeben. Die mittlere Richtung ist durch einen schwarzen Pfeil in der Länge des Vektorbetrages (der Radius des Kreises ist 1) eingezeichnet. Die Richtung zum Laichgewässer (LG) ist durch eine unterbrochene Linie angezeigt und kann nicht von der vorherigen Wanderrichtung der Tiere unterschieden werden. Die Kröten wurden während der Überquerung einer Straße, die den Laichwanderweg kreuzt, gesammelt. Die Gruppen „Gesamt“ und „Warm“ orientierten sich signifikant ($P < 0,05$ bzw. $P < 0,01$, V-Test) in die Richtung zum Laichgewässer (bzw. die vorherige Wanderrichtung). Die Berechnungen und Abbildung wurden mit dem CircStat-Packet (S-plus original by Ulric LUND and R port by Claudio AGOSTINELLI 2009) im Statistikprogramm R (R Development Core Team 2010) erstellt. – Fig. 6: Contacts with the arena-wall of all successfully tested Common Toads in a garden in Vienna in the period between 28.03.2009 and 05.04.2009 (Gesamt). For further analysis, data were divided into two groups; trials performed above 10°C (Warm) and at maximally 10°C (Kalt). A motionless observer monitored all trials from the North (N) of the arena. In the distributions the corresponding significances of the Rayleigh-test (p), the mean vector length (r) and the number of the tested individuals (n) are shown. The mean direction is indicated with a black arrow (radius of the circle shows the mean vector length 1). The spawning pond direction (LG) is indicated with the dashed line and is indistinguishable from the former migration direction of the toads. Experimental animals were collected while they were crossing a road that intersected their spawning migration route. The Groups “Gesamt” and “Warm” were significantly orientated towards their spawning pond ($P < 0.05$ respectively $P < 0.01$, V-test). Calculations and graphs were carried out with the CircStat-packet (S-plus original by Ulric LUND and R port by Claudio AGOSTINELLI 2009) and the statistical program R (R Development Core Team 2010).



kalkkomponente (bzw. die Inklination) des Erdmagnetfeldes, die Languste die Horizontalkomponente (bzw. die Polarität) (LOHMANN & LOHMANN 1994, LOHMANN et al. 1995). Beim Tüpfelmolch dreht sich die Orientierungsachse unter langwelligem Licht um 90°, beim Rotkehlchen ist unter langwelligem Licht kein magnetabhängiges Orientierungsverhalten mehr feststellbar (DEUTSCHLANDER et al. 1999, MUHEIM et al. 2002). In Anbetracht der unterschiedlichen Befunde bei verschiedenen Tiergruppen ist anzunehmen, dass auch die zu Grunde liegenden Magnetrezeptoren unterschiedlich aufgebaut sind.

Für weitere Untersuchungen bietet sich eine ganze Reihe von möglichen Fragestellungen an, etwa ob die Abwanderrichtungen der Jungtiere, ähnlich wie bei der Unechten Karettschildkröte, auch bei der Erdkröte genetisch determiniert sind. Weiters würden wir bei der Erdkröte ein angelerntes Orientierungsverhalten erwarten, etwa eine trainierbare Y-Achsen-Orientierung der Larven, ähnlich wie beim Ochsenfrosch (FRAKE et al. 2002). Besonders die Untersuchung eines lichtabhängigen und eines lichtunabhängigen Magnetrezeptors in Verbindung mit einer magnetischen Landkarte wäre ein lohnenswertes Betätigungsfeld. Die „magnetische Landkarte“ ist ein theoretisches Konzept, dem nur wenige experimentelle Befunde zu Grunde liegen (LOHMANN et al. 2007). Es wird noch viel weitere Forschung benötigt werden, um zu verstehen, wie es einem Tier möglich ist, sich zu verorten und zum Ziel zu navigieren, ohne direkten Kontakt zu diesem zu haben.

Oft ist der Ausgang von Verhaltensexperimenten, die eine magnetische Orientierung beweisen sollen, stark von der Motivation der Testtiere abhängig. Weiters ist es schwer, alle möglichen Orientierungshinweise bis auf das magnetische Feld auszuschalten und somit andere vom Tier wahrnehmbare Richtungsinformationen für dessen Orientierung ausschließen zu können. Die am besten replizierbaren Versuchsdesigns sind Versuche im Labor, bei denen ein Magnetfeld vorgespielt wird, das ein kontrollierbares Migrationsverhalten der Tiere hervorruft (KIRSCHVINK et al. 2010), wie etwa in den Versuchen mit der Unechten Karettschildkröte (LOHMANN et al. 2001). Die Beobachtung der Migrationsrichtungen der Tiere und die Manipulation des Magnetfeldes sollten „blind“ erfolgen, also ohne dass dem Experimentator die aktuellen Feldeinstellungen bekannt sind (KIRSCHVINK et al. 2010).

Auch in Freilandversuchen können neue Techniken, wie beispielsweise die Telemetrie, einen großen Gewinn für die Orientierungsforschung bedeuten. In Hinblick auf die Amphibien bieten unsere Ergebnisse mit der Erdkröte eine gute Basis für weitere Experimente und können zu einer genaueren Erforschung des Orientierungsverhaltens der Froschlurche, von der Larve bis zum Adulttier beitragen. Dies ist auch insofern von Interesse, da nur durch ein möglichst genaues Wissen über die Verhaltensökologie der Schutz dieser bedrohten Tiergruppe möglich ist.

Danksagung

Wir danken Frank LANDLER für die Hilfe bei der Planung und Konstruktion der Testarena; Johan SCHNEDL und Julia HUBER für die Hilfe vor Ort; Ulrich SINSCH für die Bereitstellung von Abbildung 4; Eva und Verner JENSEN und Ursula und Nina CIZL für die Erlaubnis, die Versuche in ihrem Garten durchführen zu dürfen; Birgit GOLLMANN für die Durchsicht einer früheren Manuskriptversion und für viele wichtige Verbesserungsvorschläge; Sara-Maria SCHNEDL für ihre Hilfe im Freiland und die Diskussion einer früheren Version dieses Textes; Maria LANDLER-GARTMAYER, Ina MARKOVA und Judith SCHWARZGRUBER für wertvolle Ratschläge und Diskussionen zu früheren Manuskriptversionen; Francisco Javier DIEGO-RASILLA, Lucia FANINI (Editor, *Ethology Ecology & Evolution*), der American Association for the Advancement of Science, der Nature Publishing Group und der University of Chicago Press für die Erlaubnis, die unter ihrem Copyright stehenden Abbildungen in dieser Publikation benutzen zu dürfen.

Literatur

- ABLE K. P., 1994: Magnetic orientation and magnetoreception in birds. *Progress in Neurobiology* 42, 449–473.
- ALERSTAM T., 2003: Animal behaviour: The lobster navigators. *Nature* 421, 27–28.
- DEUTSCHLANDER M. E., BORLAND S. C. & PHILLIPS J. B., 1999: Extraocular magnetic compass in newts. *Nature* 400, 324–325.
- DIEGO-RASILLA F. J., 2003: Homing ability and sensitivity to the geomagnetic field in the alpine newt, *Triturus alpestris*. *Ethology Ecology & Evolution* 15, 251–259.
- DIEGO-RASILLA F. J., LUENGO R. M. & PHILLIPS J. B., 2010: Light-dependent magnetic compass in Iberian green frog tadpoles. *Naturwissenschaften* 97, 1077–1088.
- DIEGO-RASILLA F. J. & PHILLIPS J. B., 2007: Magnetic compass orientation in larval Iberian green frogs, *Pelophylax perezi*. *Ethology* 113, 474–479.
- FALKENBERG G., FLEISSNER G., SCHUCHARDT K., KUEHBACHER M., THALAU P., MOURITSEN H., HEYERS D. & WELLENREUTHER G., 2010: Avian magnetoreception: elaborate iron mineral containing dendrites in the upper beak seem to be a common feature of birds. *PLoS ONE* 5, e9231.
- FREAKE M. J., BORLAND S. C., PHILLIPS J. B. & GUYER C., 2002: Use of a magnetic compass for Y-axis orientation in larval bullfrogs, *Rana catesbeiana*. *Copeia* 2002, 466–471.
- FREAKE M. J., MUHEIM R. & PHILLIPS J. B., 2006: Magnetic maps in animals: a theory comes of age? *The Quarterly Review of Biology* 81, 327–347.
- FREAKE M. J. & PHILLIPS J. B., 2005: Light-dependent shift in bullfrog tadpole magnetic compass orientation: evidence for a common magnetoreception mechanism in anuran and urodele amphibians. *Ethology* 111, 241–254.
- GUDMUNDSSON G. A. & SANDBERG R., 2000: Sanderlings (*Calidris alba*) have a magnetic compass: orientation experiments during spring migration in Iceland. *Journal of Experimental Biology* 203, 3137–3144.
- HEUSSER H. & OTT J., 1968: Wandertrieb und populationsspezifische Sollzeit der Laichwanderung bei der Erdkröte, *Bufo bufo* (L.). *Revue Suisse de Zoologie* 75, 1005–1022.
- JOHNSON S. & LOHMANN K. J., 2005: The physics and neurobiology of magnetoreception. *Nature Reviews Neuroscience* 6, 703–712.
- KIRSCHVINK J. L., WINKLHOFFER M. & WALKER M. M., 2010: Biophysics of magnetic orientation: strengthening the interface between theory and experimental design. *Journal of the Royal Society Interface* 7 Suppl 2, S179–S191.
- LANDLER L. & GOLLMANN G., 2011: Magnetic orientation of the Common Toad: establishing an arena approach for adult anurans. *Frontiers in Zoology* 8, 6.
- LOHMANN K. J., 1991: Magnetic orientation by hatchling loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). *Journal of Experimental Biology* 155, 37–49.
- LOHMANN K. J., CAIN S. D., DODGE S. A. & LOHMANN C. M. F., 2001: Regional magnetic fields as navigational markers for sea turtles. *Science* 294, 364–366.
- LOHMANN K. J. & LOHMANN C. M. F., 1994: Detection of magnetic inclination angle by sea turtles: a possible mechanism for determining latitude. *Journal of Experimental Biology* 194, 23–32.
- LOHMANN K. J. & LOHMANN C. M. F., 2006: Sea turtles, lobsters, and oceanic magnetic maps. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 39, 49–64.
- LOHMANN K. J., LOHMANN C. M. F. & PUTMAN N. F., 2007: Magnetic maps in animals: nature's GPS. *Journal of Experimental Biology* 210, 3697–3705.
- LOHMANN K. J., PENTCHEFF N. D., NEVITT G. A., STETTEN G. D., ZIMMER-FAUST R. K., JARRARD H. E. & BOLES L. C., 1995: Magnetic orientation of spiny lobsters in the ocean: experiments with undersea coil systems. *Journal of Experimental Biology* 198, 2041–2048.
- MAEDA K., HENBEST K. B., CINTOLESI F., KUPROV I., RODGERS C. T., LIDDELL P. A., GUST D., TIMMEL C. R. & HORE P. J., 2008: Chemical compass model of avian magnetoreception. *Nature* 453, 387–390.

- MERRILL R. & McELHINNY M., 1983: The Earth's magnetic field: Its history, origin, and planetary perspective. New York: Academic Press inc. (London) LTD.
- MUHEIM R., BACKMAN J. & AKESSON S., 2002: Magnetic compass orientation in European robins is dependent on both wavelength and intensity of light. *Journal of Experimental Biology* 205, 3845–3856.
- MUHEIM R., EDGAR N. M., SLOAN K. A. & PHILLIPS J. B., 2006: Magnetic compass orientation in C57BL/6J mice. *Learning & Behavior* 34, 366–373.
- PHILLIPS J. B., 1977: Use of the earth's magnetic field by orienting cave salamanders (*Eurycea lucifuga*). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 121, 273–288.
- PHILLIPS J. B., FREAKE M. J., FISCHER J. H. & BORLAND C., 2002: Behavioral titration of a magnetic map coordinate. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 188, 157–160.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2010: R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- RITZ T., ADEM S. & SCHULTEN K., 2000: A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds. *Biophysical Journal* 78, 707–718.
- RODGERS C. T. & HORE P. J., 2009: Chemical magnetoreception in birds: The radical pair mechanism. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 353–360.
- S-PLUS ORIGINAL BY ULRIC LUND AND R PORT BY CLAUDIO AGOSTINELLI. 2009: CircStats: Circular Statistics, from "Topics in circular Statistics" (2001). R package version 0.2–4.
- SCHLEGEL P. A., 2008: Magnetic and other non-visual orientation mechanisms in some cave and surface urodeles. *Journal of Ethology* 26, 347–359.
- SCHULTEN K., SWENBERG C. E. & WELLER A., 1978: A biomagnetic sensory mechanism based on magnetic field modulated coherent electron spin motion. *Zeitschrift für Physikalische Chemie* 111, 1–5.
- SINSCH U., 1987: Orientation behaviour of toads (*Bufo bufo*) displaced from the breeding site. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 161, 715–727.
- SINSCH U., 1988: Seasonal changes in the migratory behaviour of the toad *Bufo bufo*: direction and magnitude of movements. *Oecologia* 76, 390–398.
- WILTSCHKO R., STAPPUT K., RITZ T., THALAU P. & WILTSCHKO W., 2007: Magnetoreception in birds: different physical processes for two types of directional responses. *Human Frontier Science Program Journal* 1, 41–48.
- WILTSCHKO R. & WILTSCHKO W., 2006: Magnetoreception. *Bioessays* 28, 157–168.
- WILTSCHKO W., 1968: Über den Einfluß statischer Magnetfelder auf die Zugorientierung der Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 25, 537–558.
- WILTSCHKO W., MUNRO U., WILTSCHKO R. & KIRSCHVINK J. L., 2002: Magnetite-based magnetoreception in birds: the effect of a biasing field and a pulse on migratory behavior. *Journal of Experimental Biology* 205, 3031–3037.
- WILTSCHKO W. & WILTSCHKO R., 1996: Magnetic orientation in birds. *Journal of Experimental Biology* 199, 29–38.

Anschrift:

Lukas LANDLER, Derring 4078, Department of Biological Science, Virginia Tech, Blacksburg, VA 24061 Virginia, USA.

E-Mail: lukasl@vt.edu.

Günter GOLLMANN, Universität Wien, Department für Evolutionsbiologie, Althanstraße 14 (UZA I), 1090 Wien.

E-Mail: guenter.gollmann@univie.ac.at.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien](#)

Jahr/Year: 2012

Band/Volume: [148_150](#)

Autor(en)/Author(s): Landler Lukas, Gollmann Günter

Artikel/Article: [Zur Orientierung von Amphibien am Erdmagnetfeld: Hypothesen, Experimente und offene Fragen. 31-42](#)