

DOLORES PEREIRA ∞ MARÍA ÁNGELES BÁRCENA ∞ IGNACIO
RUBIO ∞ JUAN SESMA ∞ FRANCISCO ANGUIA ∞ MIGUEL
ÁNGEL DE PABLO ∞ MIGUEL ÁNGEL LÓPEZ VALVERDE ∞
RICARDO HUESO ALONSO ∞ ÁLVARO MÁRQUEZ ∞ I. MONTOYA
∞ A. B. NIETO ∞ GERARDO BENITO ∞ IVÁN LÓPEZ RUIZ-
LABRANDERAS ∞ OLGA PRIETO BALLESTEROS ∞ JAVIER RUIZ
∞ JENS ORMÖ ∞ ENRIQUE DÍAZ-MARTÍNEZ ∞ CARLOS
MARTÍN ESCORZA ∞ JORDI LLORCA ∞ IGNASI CASANOVA ∞
FRANCISCO JAVIER DIEGO RASILLA ∞
MIQUEL BARCELÓ

APROXIMACIÓN A LAS CIENCIAS PLANETARIAS

Edición a cargo de:
D. PEREIRA, M. A. BÁRCENA, I. RUBIO, J. SESMA



EDICIONES UNIVERSIDAD DE SALAMANCA

AQUILAFUENTE, 74

© Ediciones Universidad de Salamanca y los autores

1.^a edición: noviembre, 2004.

ISBN: 84-7800-582-X

Depósito legal: S. 1.510-2004

Ediciones Universidad de Salamanca - <http://webeus.usal.es>

Correo electrónico: eus@usal.es

Impreso en España-Printed in Spain

Impresión y encuadernación:

Imprenta CALATRAVA, S.C.L.

Teléfono: 923 19 02 13

Salamanca (España)

*Todos los derechos reservados. Ni la totalidad ni parte de este libro
puede reproducirse ni transmitirse sin permiso escrito
de Ediciones Universidad de Salamanca*

El sentido magnético y su uso en la orientación de los animales

FRANCISCO JAVIER DIEGO-RASILLA

*Departamento de Biología Animal- Universidad de Salamanca. 37007 Salamanca. Spain
fjdiego@herpetologica.org*

RESUMEN: Diversos animales pueden percibir el campo magnético terrestre, utilizándolo como fuente de información para orientarse en el espacio durante sus migraciones, regresar a un área espacialmente restringida conocida por el animal o simplemente desplazarse dentro de su hábitat. Muchas especies poseen un sentido de brújula magnética que les permite orientar sus movimientos con respecto al campo geomagnético. En algunas también ha sido demostrada la capacidad de navegación que requiere, además de una brújula (sentido direccional), un mapa (sentido de posición geográfica) elaborado a partir de la información espacial disponible en el lugar en que se encuentra el animal. Varios parámetros geomagnéticos, como la intensidad del campo magnético y la inclinación de las líneas del campo, varían a lo largo de la superficie terrestre de manera predecible, por lo que son útiles para determinar la posición geográfica en relación con un destino. Aunque no tenemos aún una imagen clara sobre cómo se lleva a cabo la magnetorrecepción, han sido propuestos principalmente tres mecanismos para explicar la base del sentido magnético: inducción electromagnética, reacciones químicas dependientes del campo magnético y presencia de magnetita (Fe_3O_4) biogénica.

HACE YA MÁS DE UN SIGLO que fue sugerida la hipótesis de que el campo geomagnético podría constituir uno de los estímulos ambientales utilizados por los animales en su orientación (Viguier, 1882). Sin embargo, la existencia de un sentido magnético en los animales no ha podido ser demostrada hasta las últimas décadas, debido a la ausencia de evidencias experimentales claramente concluyentes (Griffin, 1982). Actualmente

sabemos con certeza que diversos animales, tanto vertebrados como invertebrados, pueden percibir el campo magnético terrestre y utilizarlo como fuente de información para orientarse en el espacio durante sus migraciones, regresar a un área espacialmente restringida conocida por el animal o simplemente desplazarse dentro de su hábitat (Wiltschko & Wiltschko, 1995).

Las investigaciones realizadas sobre el comportamiento de orientación de diversas especies revelan que muchas poseen un sentido de brújula magnética que les permite orientar sus movimientos con respecto al campo geomagnético. Sin embargo, no basta esa brújula interna para guiar el regreso a casa desde un lugar desconocido. Diversas especies son capaces de encontrar el camino de vuelta a casa después de haber sido desplazadas a un lugar desconocido para ellas, y lo hacen en ausencia de referencias geográficas, estímulos familiares, información direccional obtenida durante el trayecto y de cualquier tipo de contacto sensorial con el lugar de destino (Phillips, 1996). Esta capacidad de navegación requiere, además de un sentido direccional («brújula»), un sentido de posición geográfica («mapa») que procesa la información espacial disponible en el lugar en que se encuentra el individuo (Kramer, 1953).

Esta revisión analiza las diferencias entre el sentido direccional magnético y el sentido de mapa magnético, resume las principales evidencias existentes de cada uno y revisa las tres hipótesis principales sobre la magnetorrecepción en vertebrados.

CARACTERÍSTICAS DEL CAMPO MAGNÉTICO TERRESTRE COMO ESTÍMULO AMBIENTAL UTILIZADO EN LA ORIENTACIÓN

El campo proviene de fuentes en el núcleo y la corteza de la Tierra. El campo principal lo originan las corrientes de convección y remolinos del material fundido del núcleo, mientras que las rocas magnetizadas de la corteza producen campos localizados, conocidos como anomalías magnéticas. El dipolo del núcleo domina el campo que percibimos (>90%) y es responsable de que la intensidad y dirección del vector del campo magnético varíen sistemáticamente desde el ecuador magnético a los polos magnéticos. Su intensidad varía desde 25 a 65 micro-Tesla (μT) y la dirección del vector resultante varía desde el ecuador magnético, donde es paralelo a la superficie de la Tierra, hasta los polos donde es perpendicular. Es posible encontrar una detallada revisión de las propiedades del campo magnético de la Tierra, además de su relación con los seres vivos en Skiles (1985).

Como los ángulos de inclinación del campo magnético terrestre varían con la latitud (Figura 1), un animal capaz de distinguir diferentes valores de inclinación del campo podría determinar la latitud en la que se encuentra. Además del ángulo de inclinación, la intensidad total del campo, la intensidad

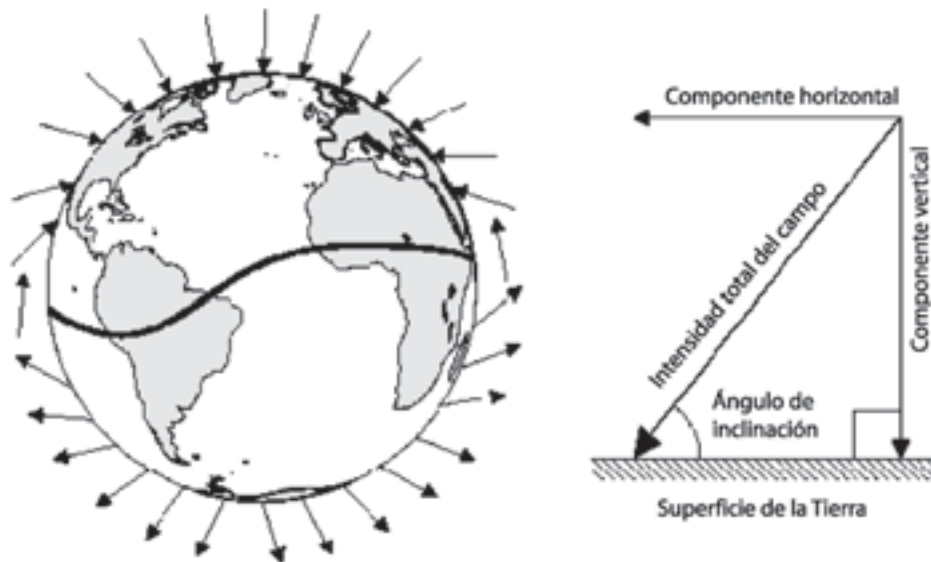


FIGURA 1: *Izquierda: Diagrama del campo magnético terrestre mostrando cómo las líneas del campo (representadas por flechas) intersecan la superficie terrestre, y cómo el ángulo de inclinación (ángulo formado entre las líneas del campo y la Tierra) varía con la latitud. En el ecuador magnético (la línea curva que cruza la Tierra), las líneas del campo son paralelas a la superficie terrestre y el ángulo de inclinación es 0° . Un animal emigrando hacia el norte desde el ecuador magnético hasta el polo magnético encuentra unos ángulos de inclinación progresivamente mayores durante su viaje. En el polo magnético la inclinación es de 90° . Derecha: Aparecen representadas cuatro características de los vectores del campo geomagnético que podrían, en principio, proporcionar información sobre su posición geográfica a los animales. El campo en cada punto de la Tierra puede ser descrito en términos de una intensidad total del campo y un ángulo de inclinación. La intensidad total del campo puede ser descompuesta en dos componentes vectoriales: la intensidad horizontal del campo y la intensidad vertical del campo. (Modificado de Lohmann et al., 1999)*

de la componente horizontal del campo y la intensidad de la componente vertical del campo, podrían ser utilizadas para determinar la posición geográfica (Figura 1). El campo magnético ambiental quedaría definido simplemente por dos de estos cuatro parámetros (Skiles, 1985). También podría ser utilizada la declinación magnética, siempre que el animal sea capaz de detectar el norte geográfico y el norte magnético (Lohmann *et al.*, 1999).

El campo magnético terrestre experimenta variaciones temporales de tipo natural. Existen diversas fuentes de variación temporal del campo geomagnético. Así, las corrientes eléctricas en la ionosfera y en la propia Tierra producen fluctuaciones diarias en el campo magnético. Estas variaciones incluyen las alteraciones diurnas regulares, asociadas con el viento solar, y

las tormentas magnéticas, asociadas con las llamaradas solares, además de algunas alteraciones producidas por los rayos en las tormentas. Estos cambios suceden en una escala temporal pequeña que va de milisegundos a horas. No obstante, existen cambios más graduales en el campo magnético, que tienen lugar a lo largo de muchos años (variación secular) y originados por variaciones en el núcleo terrestre (Skiles, 1985; Walker *et al.*, 2002). Esta variación secular es suficientemente importante como para obligar a revisar los mapas magnéticos a intervalos de cinco años. A escalas temporales aún mayores (10^5 - 10^6 años), el campo puede experimentar inversiones en su polaridad, además de desaparecer la componente dipolar del campo durante cortos periodos (10^3 - 10^4 años) (Skiles, 1985).

DIFICULTADES QUE PLANTEA EL USO DEL CAMPO GEOMAGNÉTICO EN LA ORIENTACIÓN

La elaboración de un mapa a partir del campo magnético terrestre (sentido de mapa) resulta especialmente complicada, dado que la precisión requerida es mucho mayor que la necesaria para el sentido de brújula (Wallraff, 2001). Aunque las variaciones geográficas en el campo magnético de la Tierra proporcionan información sobre la posición geográfica que los animales podrían utilizar para navegar, el uso de un mapa de dos coordenadas obtenidas a partir de gradientes espaciales en el campo magnético presenta ciertas dificultades teóricas (Lednor, 1982; Walcott, 1991). Principalmente, los animales precisan de un extremado nivel de sensibilidad para detectar las variaciones geográficas en los parámetros del campo magnético terrestre, tales como la intensidad total y la inclinación. Por ejemplo, el promedio de la variación geográfica en la intensidad total es apenas de alrededor de 0.01% /km, y la inclinación varía en promedio solamente alrededor de 0.01° /km. (Phillips, 1996).

La dificultad de detectar estos débiles gradientes geográficos se ve agravada por varios factores. Así, los animales podrían cometer grandes errores en la estimación de su posición geográfica como consecuencia de las irregularidades espaciales del campo magnético. Estas irregularidades son responsables de que los gradientes locales de los parámetros magnéticos, como la intensidad total e inclinación, puedan variar en diversas áreas. Sin embargo, incluso aunque los gradientes locales de los parámetros del campo magnético sean suficientemente regulares, podría resultar difícil para un animal establecer con exactitud su posición geográfica, principalmente debido a las variaciones temporales de tipo natural en el campo magnético terrestre (Lednor, 1982). Estas fuentes de error serían especialmente problemáticas para anfibios y reptiles terrestres, con movimientos relativamente lentos a nivel del suelo y, que han de establecer diferencias en su posición geográfica tan

pequeñas como un kilómetro e incluso inferiores. Sin embargo, estudios realizados con vertebrados e incluso con invertebrados (Phillips, 1996; Boles & Lohmann, 2003), han demostrado que poseen la habilidad de obtener mapas de navegación a partir del campo magnético terrestre, mientras que otras especies realizan simplemente una orientación mediante brújula magnética (Wiltschko & Wiltschko, 1995).

EVIDENCIAS DE LA UTILIZACIÓN DEL CAMPO GEOMAGNÉTICO POR LOS ANIMALES

Los animales presentan dos tipos de mecanismos de orientación durante sus desplazamientos en los que está implicado el campo magnético de la Tierra: (1) Orientación simple mediante brújula magnética, tomando un rumbo fijo y manteniéndolo (Able, 1980). En este caso se orientan mediante un sentido simplemente direccional. (2) Navegación, sólo demostrada hasta el momento en tritones (Phillips, 1986; Phillips & Borland, 1994; Fischer *et al.*, 2001; Diego-Rasilla & Luengo, en prensa; Diego-Rasilla & Phillips, en revisión), caimanes (Rodda 1984a, b, 1985), tortugas marinas (Lohmann *et al.*, 2001), aves (Beason *et al.*, 1997; Munro *et al.*, 1997a, 1997b; Beason & Semm, 1996; Fischer *et al.*, 2002) y en la langosta espinosa, *Panulirus argus* (Boles & Lohmann, 2003).

Para efectuar la navegación, los animales han de poseer un sentido que les informe sobre su posición geográfica. Por lo tanto, la capacidad de navegación requiere una brújula (un sentido de dirección) y un mapa (un sentido de posición geográfica). Los animales son capaces de llevar a cabo una verdadera navegación si después del desplazamiento a un lugar en el que nunca antes habían estado, son capaces de establecer su posición en relación con un lugar de destino sin confiar en referencias geográficas, en pistas procedentes del lugar de destino, ni en información obtenida durante tal desplazamiento. De este modo, la utilización de un mapa de navegación requiere que el animal conozca la alineación de uno o más gradientes ambientales en la vecindad de su área de campeo o territorio, y que sea capaz de extrapolar los gradientes más allá del área que le es familiar. La comparación del valor de un determinado factor del mapa en un lugar desconocido con el valor que toma esa variable en la zona que le es familiar, proporcionaría información sobre la posición del animal, a lo largo del gradiente, en relación con su hogar (Phillips, 1996). Esto le permitirá reconocer un patrón de variación y utilizar esta información en un lugar desconocido. Los gradientes de dos factores diferentes, alineados más o menos perpendicularmente, permitirían un sistema de posicionamiento de dos coordenadas (Phillips, 1996). En resumen, los animales deben poseer información que relacione la posición en la que se encuentran con aquella a la que desean ir. Cualquier estímulo ambiental utilizado para determinar la posición

debe variar sistemáticamente de forma que un determinado punto de la superficie terrestre pueda ser identificado de modo exclusivo, debe ser suficientemente estable en el tiempo a fin de que pueda seleccionarse la habilidad para detectar y usar el estímulo en la navegación, y debe ser detectado y utilizado para determinar la posición con suficiente resolución de acuerdo a las necesidades del animal (Phillips, 1996).

Es posible que los animales obtengan una o incluso las dos coordenadas del mapa de navegación a partir del campo magnético terrestre, es decir, de gradientes geográficos en los parámetros del campo magnético, tales como la inclinación y la intensidad total (Phillips, 1996; Lohmann *et al.*, 2001). En otras palabras, el campo magnético terrestre presenta características que varían geográficamente de forma predecible, por lo que pueden ser utilizadas en el mapa de navegación descrito. Es el caso de la inclinación de las líneas del campo (ángulo con que las líneas del campo magnético intersecan la superficie de la Tierra, a veces llamado ángulo de inclinación) y la intensidad de campo en las direcciones horizontal y vertical. Cualquiera de estas magnitudes podría servir de componente de un mapa para determinar la posición respecto a un objetivo.

Los animales marinos disponen de una fuente adicional de información magnética, las bandas de máximos y mínimos magnéticos de la corteza oceánica (Skiles, 1985). Estas bandas se presentan en las zonas de expansión del fondo oceánico, zonas de separación de las placas litosféricas. Las placas se separan unos pocos centímetros al año en los denominados bordes constructivos, en la dorsal oceánica, donde aflora continuamente material fundido que, a medida que se enfría, crea nueva litosfera oceánica. Cuando este material se enfría, los basaltos resultantes adquieren una magnetización paralela a la dirección del campo magnético de la Tierra (Skiles, 1985).

La polaridad del campo magnético de la Tierra se ha invertido a intervalos irregulares durante la historia del planeta, al menos 23 veces sólo en los últimos cinco millones de años. Por lo tanto, las bandas del fondo oceánico formadas durante periodos de polaridad geomagnética opuesta están magnetizadas en direcciones opuestas. A medida que la litosfera oceánica se expande, las placas se van distanciando y se producen una serie de bandas alternas a lo largo del fondo oceánico. La señal magnética de cada banda puede sumarse al campo geomagnético local, aumentando ligeramente el campo total (máximos magnéticos) o bien se opone al campo actual de la Tierra, reduciéndolo (mínimos magnéticos). Es posible detectar estas bandas de intensidad magnética máxima y mínima en regiones muy extensas del océano. En el Océano Atlántico y en el Océano Pacífico estas anomalías magnéticas están alineadas aproximadamente a lo largo del eje norte-sur. Otro patrón sistemático de anomalías magnéticas lo produce la magnetización del magma que asciende, enfriándose luego, a través de las fallas transformantes que fracturan transversalmente la dorsal (Vine & Matthews, 1963; Vine, 1968). En el

Océano Atlántico y en el Océano Pacífico las zonas de fractura están alineadas aproximadamente a lo largo del eje este-oeste.

Aunque estos patrones de anomalías magnéticas concurrentes no están presentes en toda la biosfera, se distribuyen por todo el fondo oceánico, son estables por largos periodos de tiempo y se mantienen presentes durante inversiones de la polaridad del campo.

Revisaremos seguidamente algunos de los casos más significativos en los que el campo magnético terrestre aparece implicado en el mecanismo de orientación, tanto en el caso de la verdadera navegación utilizando un mapa magnético, como en la orientación mediante brújula magnética.

Orientación mediante brújula magnética

Lohmann (1991), demostró que las tortugas marinas podían orientarse utilizando el campo magnético de la Tierra. Diseñó un experimento en el que recién nacidos de tortuga Boba (*Caretta caretta*) mostraron una orientación preferente hacia una tenue fuente luminosa colocada en el este magnético. Hay que tener en cuenta que, en su hábitat natural, en la costa este de Florida, las tortugas recién nacidas, que emergen de sus nidos durante la noche, encuentran una señal luminosa similar en la dirección del océano, medio que refleja la luz de las estrellas y la luna mucho mejor que la Tierra. Cuando se apagaba la luz, las tortugas no procedían al azar, sino que la mayoría nadaba hacia puntos entre el norte y el este magnéticos, adoptando rumbos que las hubieran llevado lejos de la costa oriental de Florida y hacia la corriente del Golfo. Cuando posteriormente fueron expuestas en oscuridad a un campo magnético invertido, las tortugas invirtieron su orientación. Estos datos demostraron que las crías de tortuga Boba eran sensibles a la acción del campo magnético de la Tierra y podían orientarse respecto a él. De este modo, las jóvenes tortugas establecen su rumbo inicial al abandonar la playa y nadar hacia el mar usando pistas visuales, manteniéndolo luego mediante orientación magnética a medida que se alejan de la costa.

Klinowska (1985) demostró indirectamente que los cetáceos podrían poseer un sentido magnético. Partió de la hipótesis de que son los errores en su sistema de navegación los que conducen a las ballenas hasta las costas donde quedan varadas. Por lo tanto, un análisis de las circunstancias que rodean tales varamientos podría identificar la modalidad sensorial responsable del error. Después de representar las posiciones de los varamientos de ballenas vivas sobre mapas del campo magnético de la costa de Gran Bretaña, observó una asociación entre las posiciones de los varamientos y áreas donde los mínimos magnéticos intersecan la costa y concluyó que los cetáceos poseen un sistema sensorial magnético. Investigaciones posteriores en la costa este de Estados Unidos (Kirschvink *et al.*, 1986; Kirschvink, 1990) condujeron

a hallazgos similares, puesto que en esta zona las ballenas y los delfines quedan con frecuencia varados en playas donde los mínimos magnéticos intersecan la costa. Encontraron que la localización de los varamientos de rorcual franco (*Balaenoptera physalus*) estaba relacionada con variaciones de intensidad total tan pequeñas como 50 nT (0,1 % del campo total). Walker *et al.* (1992) estudiaron la sensibilidad geomagnética de ballenas utilizando los datos de las localizaciones de avistamientos de especies que realizan migraciones regulares en el noreste de Estados Unidos, zona en la que se dispone de abundantes datos sobre batimetría y magnetismo. Este estudio también demostró que las ballenas poseen un sentido magnético que utilizan en su migración.

Los campos magnéticos afectan a la selección de la dirección de migración en numerosas especies de peces, tales como salmónidos (Quinn, 1980; Quinn *et al.*, 1981; Quinn & Brannon, 1982; Quinn & Groot, 1983; Chew & Brown, 1989; Yano *et al.*, 1997; Walker *et al.*, 1997), anguilas (Tesch & Lelek, 1974; McCleave & Power, 1978; Tesch *et al.*, 1992), en el atún de aleta amarilla (Walker, 1984), y en rayas y tiburones (Kalmijn, 1978, 1982). Resulta interesante el caso de los peces martillo (*Sphyrna lewini*), que se desplazan durante la noche entre la isla de Las Ánimas y la colina submarina conocida como Espíritu Santo, en el Golfo de California. Klimley (1993) encontró que estos animales nadan en las mismas direcciones por extensos periodos mientras permanecen a profundidades que les impiden ver la superficie o el fondo del océano. Sus movimientos no se encuentran correlacionados con la batimetría sino que están asociados con áreas de intenso declive en la intensidad (37 nT/km.) del campo magnético terrestre, por lo que muestran una asociación diferencial con la topografía magnética de la zona.

Wiltshko & Wiltshko (1972) demostraron que los petirrojos (*Erithacus rubecula*) poseen un sentido de brújula que responde a campos magnéticos de la misma intensidad que el terrestre. Manipularon independientemente las componentes horizontal y vertical del campo magnético creado artificialmente alrededor de los animales y descubrieron que los petirrojos no determinaban la dirección norte a partir de la polaridad del campo, sino siguiendo el ángulo de inclinación del mismo (Figura 2). Al invertir la componente vertical del campo, la orientación de los petirrojos también se invirtió (Figura 2B). Igualmente, si la componente horizontal apuntaba hacia el Sur en lugar de hacia el Norte pero la componente vertical permanecía inalterada, las aves también invertían su orientación (Figura 2C). Si tanto la componente horizontal como la vertical eran invertidas, no tenía lugar ningún cambio en la orientación (Figura 2D), siendo incapaces los petirrojos de orientarse en un campo con una componente vertical igual a cero. Así, la componente horizontal del campo proporcionaba a las aves un eje norte-sur, cuyo extremo norte venía definido por el menor ángulo entre el vector resultante del campo y la gravedad (Figura 2A). Walcott & Green (1974) descubrieron que las palomas (*Columba livia*) utilizan un mecanismo similar. Son numerosas las especies de aves migratorias

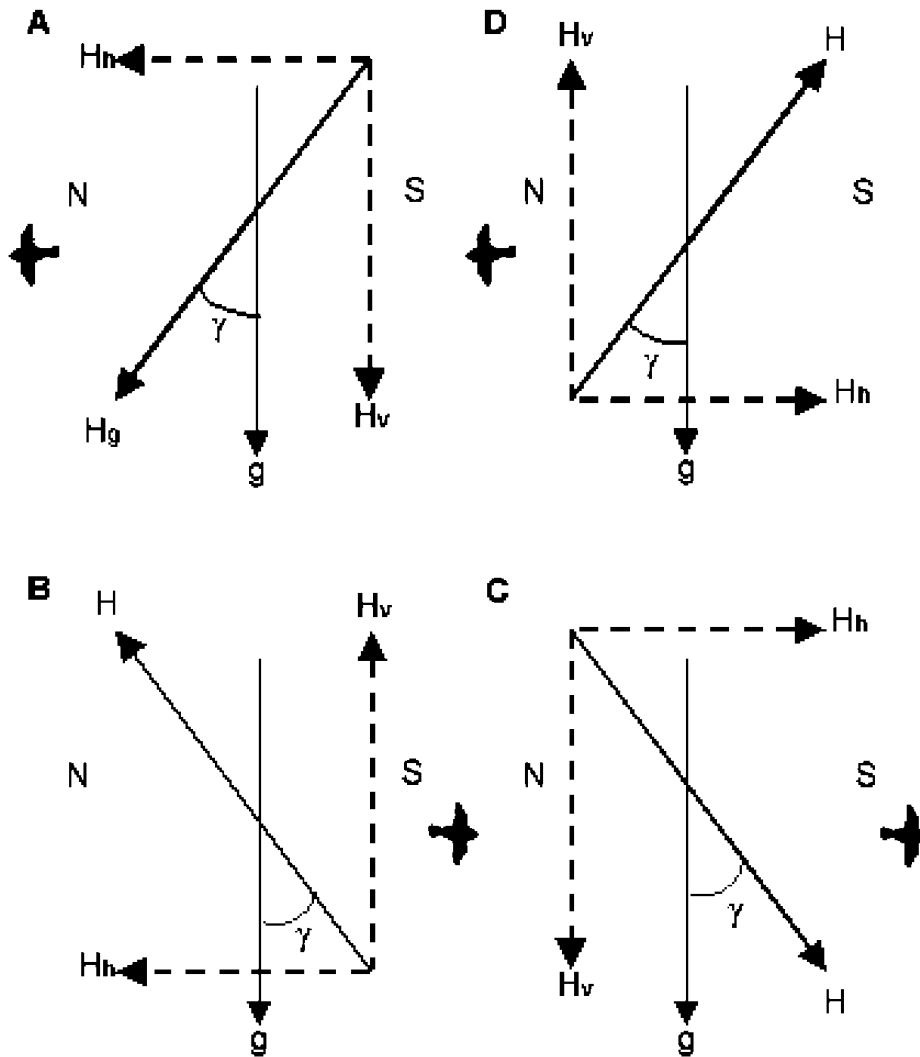


FIGURA 2: Orientación de los petirrojos mediante una brújula de inclinación magnética (modificado de Wiltschko & Wiltschko, 1972). La componente horizontal del campo (H_h) proporciona a las aves un eje norte-sur, cuyo extremo norte viene definido por el menor ángulo (γ) entre el vector resultante del campo (H_g) y la gravedad (g). A: Los petirrojos se orientan rumbo al Norte en el campo magnético ambiental (H_g). B: La inversión de la componente vertical (H_v) produce un campo magnético alterado (H) en el que las aves invierten su rumbo, orientándose hacia el Sur. C: Si es invertida la componente horizontal del campo, pero no la vertical, las aves también invierten su orientación. D: Si se invierten las componentes horizontal y vertical, no tiene lugar un cambio en el rumbo de orientación de los petirrojos, que se orientan hacia el Norte

que utilizan este mismo mecanismo de compás magnético en sus migraciones, además de los petirrojos: Curruca mosquitera (*Sylvia borin*), papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypolema*), curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*), charlatán (*Dolichonyx oryzivorus*), escribano nival (*Plectrophenax nivalis*), correlimos tri-dáctilo (*Calidris alba*), gorrión pratense (*Passerculus sandwichensis*), *Zosterops lateralis* y *Lichenostomus chrysops* (Wiltschko, 1974; Viehmann, 1979; Beck & Wiltschko, 1981; Beason, 1989; Wiltschko *et al.* 1993; Munro & Wiltschko, 1993; Sandberg & Petterson, 1996). El campo geomagnético constituye, pues, una referencia direccional exitosamente utilizada por las aves en su sentido de brújula (Wiltschko & Wiltschko, 1995).

Los estudios realizados sobre ratas topo, pertenecientes a los géneros *Cryptomys* y *Spalax*, proporcionan las evidencias más convincentes de la sensibilidad al campo magnético en los mamíferos. Las ratas topo son subterráneas, se trata de roedores funcionalmente ciegos que excavan extensos túneles bajo tierra. Estos animales poseen un sentido de brújula magnética bien desarrollado que utilizan para la localización de sus nidos (Burda *et al.*, 1990, 1991; Marhold *et al.*, 1997a, b, 2000; Kimchi & Terkel 2001) y, al menos en *Spalax ebrenbergi*, para la localización de los almacenes de comida (Kimchi & Terkel 2001). Deutschlander *et al.* (2003) han encontrado que el hámster siberiano (*Phodopus sungorus*) posee también un sentido magnético y en sus experimentos comprobaron que estos animales utilizan la información direccional proporcionada por el campo magnético para posicionar sus nidos.

Diversos estudios evidencian que el campo magnético terrestre es utilizado por los anfibios en sus migraciones hacia las charcas de cría (Phillips, 1986a; Sinsch, 1990, 1992; Phillips *et al.*, 1995; Diego-Rasilla, 2003; Diego-Rasilla & Luengo, en prensa; Diego-Rasilla & Phillips, en revisión; Diego-Rasilla *et al.*, en preparación). Resulta especialmente llamativo el caso de la especie de tritón *Notophthalmus viridescens* que, bajo condiciones controladas de laboratorio, muestra una precisa orientación mediante brújula magnética tanto hacia direcciones en las que han sido entrenados, como en la dirección de sus charcas de cría (Phillips, 1986a, b). Si se invierte la componente vertical del campo magnético cuando se estudia su orientación en relación con la dirección entrenada, los tritones cambian su rumbo 180°, mientras que los que se orientan de vuelta a casa no se ven afectados por este tratamiento. Los resultados indican que estos animales poseen un sentido de brújula similar al encontrado en aves migratorias como los petirrojos (Wiltschko & Wiltschko, 1972). El hecho de que su capacidad de orientación de vuelta a casa no se vea afectada por la inversión de la componente vertical del campo, indica que este comportamiento responde a la polaridad horizontal del campo magnético, lo que sugiere la existencia de un segundo mecanismo de magnetorecepción vinculado a la navegación (Phillips, 1986a).

Entre los invertebrados destacan los compases magnéticos de la mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*) (Phillips & Sayeed, 1993), del escarabajo

de la harina (*Tenebrio molitor*) y de la pulga de mar (*Talitrus saltator*) (Wiltschko & Wiltschko, 1995). El molusco marino *Tritonia diomedea* también utiliza el campo magnético de la Tierra para orientarse en relación con la orilla del mar (Lohmann & Willows, 1987; Willows, 1999). La langosta espinosa (*P. argus*) posee un sentido de brújula magnética basado en la polaridad horizontal del campo magnético (Lohmann *et al.*, 1995), por lo que difiere de los compases magnéticos, basados en la inclinación del campo, característicos de aves migratorias (Wiltschko & Wiltschko, 1972). Estas langostas parecen utilizar este compás magnético en sus desplazamientos de vuelta a casa y en su migración otoñal.

En los últimos años, diversos estudios indican que el sentido de brújula magnética puede estar sustentado por dos tipos de mecanismos de magnetorrecepción: uno dependiente de la luz, basado en la fotorrecepción, y otro independiente de la luz, posiblemente dependiente de magnetita (Kobayashi & Kirschvink, 1995; Wiltschko & Wiltschko, 1995; Deutschlander *et al.*, 1999a, b; Lohmann & Johnsen, 2000; Wiltschko & Wiltschko, 2001). Así, en las ratas topo, la orientación magnética parece estar mediada por un mecanismo no dependiente de la luz en el que se encuentra involucrada la magnetita o algún otro material permanentemente magnético (Burda *et al.*, 1990; Kimchi & Terkel, 2001). Se desconoce, por el momento, si los hámsteres siberianos utilizan un sistema de magnetorrecepción similar (Deutschlander *et al.*, 2003). A diferencia de los hámsteres, las ratas topo pasan la mayor parte de su vida bajo tierra en absoluta oscuridad y son funcionalmente ciegas (Marhold 1997a, b) lo que imposibilita el uso de un mecanismo de brújula magnética dependiente de la luz. Entre los invertebrados, el escarabajo de la harina y la pulga de mar poseen también un sistema de magnetorrecepción independiente de la luz (Wiltschko & Wiltschko, 1995), mientras que el de la mosca de la fruta es dependiente de la luz (Phillips & Sayeed, 1993).

Los datos disponibles indican que las aves requieren de la luz que va del azul al verde dentro del espectro visible para efectuar la magnetorrecepción (Wiltschko & Wiltschko, 2001). La orientación mediante compás magnético también se ve afectada por la longitud de onda de la luz en anfibios, teniendo ésta un efecto directo sobre el mecanismo de magnetorrecepción (Phillips & Borland, 1992a, b, 1994). La orientación magnética en tritones se encuentra mediada por receptores extraoculares, probablemente localizados en la glándula pineal (Deutschlander *et al.*, 1999a, b; Phillips *et al.*, 2001), mientras que en las aves la magnetorrecepción parece estar asociada con los ojos (Semm & Demaine, 1986). Por lo tanto, la magnetorrecepción en aves y anfibios, aunque basada en procesos dependientes de la luz, parece involucrar mecanismos que son bastante diferentes en sus detalles anatómicos y funcionales (Wiltschko & Wiltschko, 2001).

Verdadera navegación

Rodda (1984a,b, 1985) observó que los juveniles del caimán americano (*Alligator mississippiensis*) utilizan un mecanismo de obtención de la información necesaria sobre su posición geográfica basado en señales ambientales obtenidas durante la ruta de su desplazamiento. Es decir, establecen la dirección en la que se efectúa el desplazamiento y posteriormente invierten el rumbo en el viaje de retorno. Tal orientación puede conseguirse simplemente con un sentido direccional de brújula. Sin embargo, los caimanes de dos o más años parecen utilizar un verdadero mapa de navegación de dos coordenadas, mostrando una correlación entre las desviaciones en la dirección de sus rutas de migración y las variaciones temporales en la inclinación e intensidad horizontal del campo magnético terrestre. Los juveniles no se ven afectados por estas variaciones temporales del campo geomagnético. Dado que ambos grupos de edad tenían acceso a las mismas fuentes de información direccional, estos resultados indican que los caimanes adultos podrían estar utilizando la inclinación y/o la intensidad horizontal del campo magnético terrestre para obtener una coordenada de un mapa de navegación.

Estudios con tortugas marinas recién nacidas de la especie *C. caretta* sugieren que estos animales también pueden usar el campo geomagnético para obtener su posición geográfica. Los animales recién nacidos de esta especie detectan sutiles diferencias en la inclinación del campo magnético y en su intensidad, dos características geomagnéticas que varían a lo largo de la superficie terrestre (Lohmann & Lohmann, 1994, 1996; Lohmann *et al.*, 1999). Debido a que la mayoría de las playas de anidamiento y las regiones oceánicas presentan una combinación única de estas características, es probable que las tortugas adultas naveguen usando un mapa magnético de dos coordenadas (Lohmann & Lohmann, 1996; Lohmann *et al.*, 1999). No está claro aún si este mapa proporciona a las tortugas una habilidad muy precisa para localizar playas concretas de anidamiento, o si sencillamente las guía hasta la región de su playa natal, utilizando una vez allí estímulos químicos o visuales que les permiten hallar su destino (Lohmann *et al.*, 1999). Está demostrado que responden a los valores que toman la inclinación y la intensidad del campo magnético a lo largo de sus rutas migratorias, nadando en direcciones que les ayudan a permanecer dentro del giro del Atlántico Norte, una corriente circular de aguas cálidas favorables para su crecimiento y desarrollo (Lohmann *et al.*, 2001). Las tortugas pueden, por tanto, distinguir entre los campos magnéticos que existen en regiones distantes del océano. Además, estas respuestas tienen un significado funcional en la migración (Lohmann *et al.*, 2001) (Figura 3). Responden a los valores del campo magnético cerca del norte de Florida orientándose hacia el este-sureste, lo que las conduce lejos de las costas norteamericanas y hacia la Corriente del Golfo. La Corriente del Golfo vira hacia el Este justo después de pasar Florida; cuando esto sucede, las tortugas posicionadas

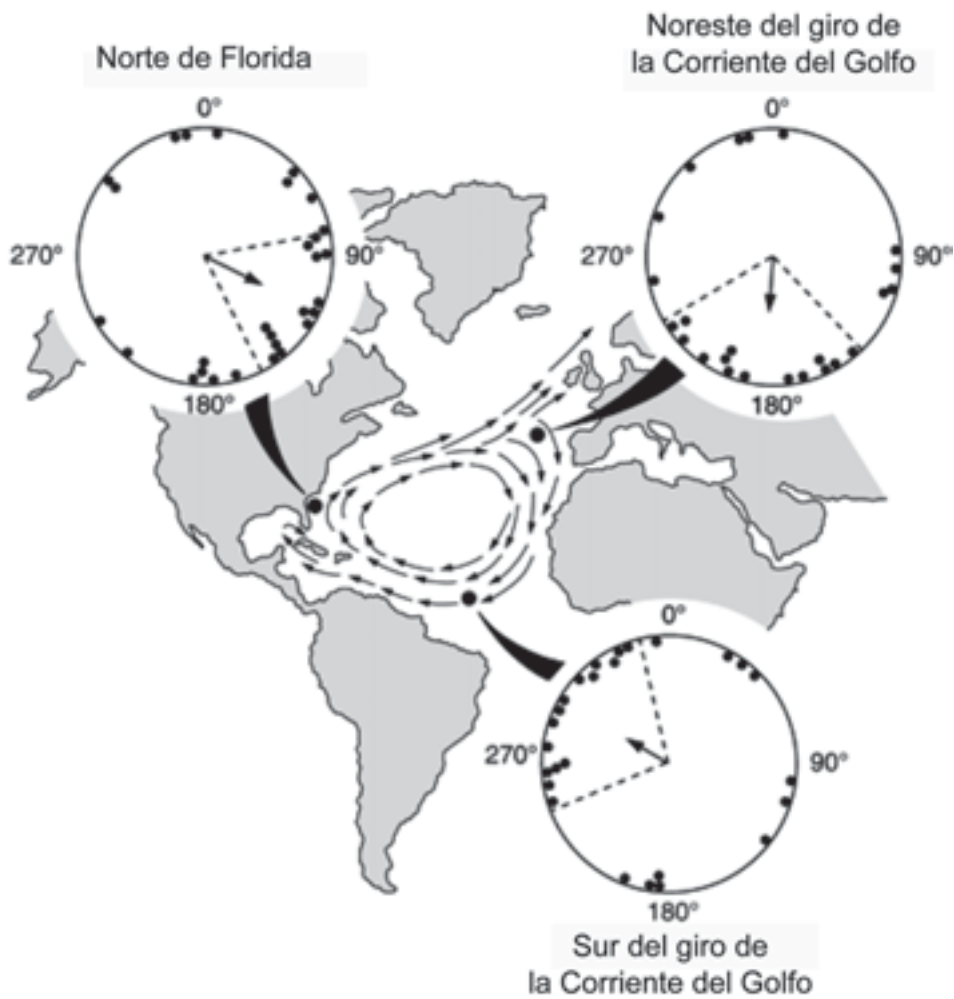


FIGURA 3: Orientación de recién nacidos de tortuga Boba en campos magnéticos característicos de tres lugares (representados por puntos negros) a lo largo de su ruta de migración (modificado de Lohmann et al., 2001). Aparecen representadas, con flechas sobre el mapa, las corrientes principales del giro del Atlántico Norte. Cada punto en los diagramas de orientación representa el rumbo medio elegido por un animal, mientras que la flecha de cada diagrama representa la dirección media (vector medio) del grupo de animales ensayados. La longitud de cada flecha es proporcional a la concentración de la dirección seguida por cada animal alrededor de la dirección media. Las líneas discontinuas representan los intervalos de confianza al 95% para los vectores medios

lejos del perímetro del giro tienen menos posibilidades de extraviarse en las aguas frías del Norte. En la región noreste del giro la Corriente del Golfo se divide. Las tortugas responden a los valores del campo magnético terrestre en esta región orientándose hacia el Sur. Esta orientación les ayuda a permanecer en el giro, evitando así entrar en la corriente que fluye hacia el Norte, hacia las frías regiones oceánicas de Gran Bretaña y Escandinavia. Finalmente, se orientan rumbo al Oeste-Noroeste cuando se ven expuestas a los valores de inclinación e intensidad característicos del campo en el extremo sur del giro. Esta orientación es consecuente con su ruta migratoria, permitiéndoles nadar en corrientes favorables que facilitan el regreso a las costas norteamericanas, no perdiéndose de este modo hacia las regiones del Sur.

La capacidad de navegación también ha sido demostrada en anfibios. Así, en *N. viridescens*, una especie de urodelo norteamericana, el campo geomagnético constituye una fuente de información implicada no sólo en el sentido direccional («brújula»), sino también en el sentido de posición geográfica («mapa») (Phillips 1986a; Phillips & Borland 1994; Phillips *et al.*, 1995; Fischer *et al.* 2001; Phillips *et al.*, 2002). También el tritón alpino (*Triturus alpestris*) utiliza un mapa de navegación basado en el campo geomagnético (Diego-Rasilla, 2003; Diego-Rasilla & Luengo, en prensa; Diego-Rasilla & Phillips, en revisión). Estos animales utilizan información sobre su posición geográfica, es decir, un mapa, para determinar la dirección de regreso hacia sus charcas (Phillips *et al.*, 1995). En *N. viridescens* ha sido investigada la posibilidad de que la inclinación magnética proporcione una coordenada de un mapa con una o dos coordenadas (Fischer *et al.*, 2001; Phillips *et al.*, 2002). En estos estudios, los tritones fueron desplazados desde sus charcas hasta el lugar de experimentación situado a 42 km en dirección Norte-Noreste (rumbo hacia la charca = 207°) donde la inclinación era ligeramente más pronunciada que en su charca. Cuando se les sometió a un incremento sobre la inclinación del campo magnético ambiental de $+2^\circ$, resultando un valor que podría encontrarse en la misma dirección que el lugar de los ensayos, pero a una distancia mayor de la charca, los tritones se orientaron siguiendo un rumbo que conducía a su hogar (Figura 4A), tal y como lo hicieron los tritones ensayados bajo el campo magnético ambiental presente en el lugar de experimentación (Figura 4B). Por el contrario, cuando se les expuso a descensos en la inclinación de $-0,48^\circ$ (Figura 4D) y de -2° (Figura 4E), resultando valores que podrían encontrarse al otro lado de las charcas de cría, se orientaron en la dirección opuesta. Los tritones expuestos a una disminución en la inclinación de $-0,15^\circ$, resultando así una inclinación magnética similar a la existente en su charca, no mostraron un rumbo de orientación definido (Figura 4C). Cambios idénticos en la inclinación no afectan a la orientación magnética cuando los animales se encuentran en el medio acuático y se orientan en relación con la orilla de la charca, dado que esta conducta no precisa del uso de un mapa, sino sólo de un mecanismo de brújula (Fischer *et al.*, 2001). Por lo tanto, los cambios en la

orientación observables en la figura 4 fueron debidos a un efecto sobre el mapa, más que sobre la componente brújula de la orientación. *N. viridescens* obtiene información para la elaboración del mapa de navegación a partir de la inclinación magnética o de una de sus componentes (la intensidad horizontal o la vertical) (Phillips *et al.*, 2002). Las variaciones espaciales en el campo magnético terrestre constituyen, de este modo, una fuente de información sobre la posición geográfica utilizada también por los tritones para navegar hacia los medios acuáticos donde se reproducen. Para ello, deben aprender el alineamiento de los gradientes magnéticos alrededor de la charca de cría y, cuando son desplazados a lugares desconocidos, han de comparar los valores del campo geomagnético local con los existentes en su charca, a fin de determinar su posición geográfica en relación con su hogar.

Debido a que la variación temporal en el campo magnético terrestre es mayor durante las horas diurnas, algunos autores han sugerido que los animales toman estas lecturas durante la noche, cuando el campo magnético es relativamente estable (Rodda 1984a; Fischer *et al.*, 2001; Phillips *et al.*, 2002). Por lo tanto, la exposición

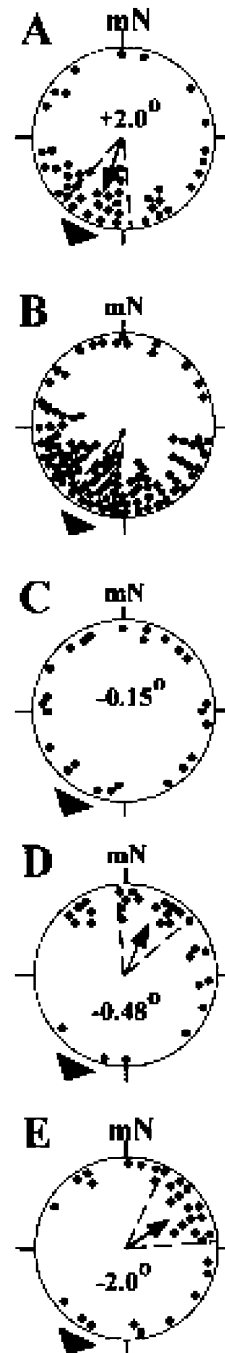


FIGURA 4. Efectos de diferentes valores de inclinación magnética sobre la orientación de vuelta a casa de tritones ensayados en un lugar a 42 km Norte-Noreste de sus charcas (modificado de Phillips *et al.*, 2002). Cada punto en los diagramas muestra el rumbo magnético de un animal. Las flechas dentro de cada diagrama representan la dirección media (vector medio) del conjunto de los tritones. La longitud de cada flecha es proporcional a la concentración de la dirección elegida por cada animal alrededor de la dirección media. Las líneas discontinuas representan los intervalos de confianza al 95% para los vectores medios. El triángulo negro que aparece fuera de cada diagrama señala la dirección de la charca. A: Los tritones sometidos a un incremento sobre la inclinación del campo magnético ambiental de $+2^\circ$ se orientaron rumbo a su charca. B: Los tritones ensayados bajo el campo magnético ambiental presente en el lugar de experimentación se orientaron también rumbo a su charca. C: Los tritones expuestos a una disminución en la inclinación de -0.15° (inclinación similar a la de la charca de origen) no mostraron un rumbo de orientación definido. D: Los tritones sometidos a descensos en la inclinación de -0.48° se orientaron en sentido opuesto a su charca. E: Los tritones sometidos a descensos en la inclinación de -2° se orientaron también en sentido opuesto a su charca

nocturna a los estímulos magnéticos locales debiera ser necesaria para determinar con exactitud la dirección de vuelta a casa. En nuestras investigaciones hemos tratado de verificar esta hipótesis. Partimos de estudios iniciales sobre la capacidad de orientación del tritón alpino, *Triturus alpestris*, en los que aportamos las primeras evidencias experimentales de que esta especie utiliza estímulos celestes y magnéticos en sus migraciones (Diego-Rasilla, 2003; Diego-Rasilla & Luengo, en prensa). Posteriormente, realizamos varios experimentos en los que trasladamos a grupos de tritones alpinos a un lugar desconocido para ellos, en el que permanecieron expuestos durante toda la noche a las señales magnéticas ambientales. A la mañana siguiente les transportamos al sitio de experimentación. Los desplazamientos fueron efectuados en ausencia de todo tipo de información sobre el trayecto seguido. Una vez en el lugar de experimentación, y sin alterar el campo geomagnético ambiental, estudiamos en una arena circular sus respuestas de orientación en relación con su charca de origen. Llevamos a cabo todo este procedimiento con animales capturados en dos charcas distintas. Además, el lugar en el que uno de los grupos de animales pasó la noche, fue utilizado como lugar de experimentación para otro grupo y viceversa. Estos experimentos recíprocos nos permitieron asegurar la fiabilidad de los resultados obtenidos. A pesar de que tanto el lugar donde pasaron la noche, como el de experimentación les eran desconocidos, los tritones se orientaron como si trataran de regresar a su charca desde el lugar en el que habían pasado la noche (Diego-Rasilla & Phillips, en revisión). Este resultado constituye la primera evidencia de que estos animales prestan atención a la información magnética obtenida durante la noche, cuando el campo magnético de la Tierra es más estable. Esta información les permite elaborar su mapa de navegación y determinar así su posición geográfica en relación con su charca (Diego-Rasilla & Phillips, en revisión).

En cuanto a las aves, destaca la habilidad de las palomas mensajeras para navegar de vuelta a su palomar después de ser puestas en libertad en un lugar desconocido y distante. Lo cierto es que, para llevar a cabo esta tarea, una paloma habrá de precisar una localización específica y este comportamiento no puede explicarse simplemente mediante el sistema de orientación por brújula descrito en algunas aves migratorias (Wiltschko & Wiltschko, 1972). Las palomas han de ser capaces de determinar su posición en relación con su palomar natal de modo que puedan orientarse en la dirección apropiada y seguirla mediante un sistema de brújula. Aunque existe una considerable controversia en relación con los diversos estímulos ambientales que las palomas pueden utilizar (Wallraff, 2001), las evidencias sugieren que el sentido de mapa usado para determinar la posición se basa en estímulos olfativos, magnéticos y visuales, mientras que el sentido de brújula parece estar guiado por el sol e información magnética (Wallraff, 2001). Diversos autores especulan con la posibilidad de que las palomas puedan utilizar mapas magnéticos para localizar su posición (Walker, 1998), si bien otros consideran que carecen de

un soporte empírico concluyente (Wallraff, 2001). De hecho, todos los intentos de perturbar el mecanismo de navegación de las palomas mediante alteraciones del campo magnético han sido incapaces de evitar que estas aves encontraran su camino de vuelta a casa (Wallraff, 1999; Walcott, 1991). Incluso aquellos que consideran la posibilidad de un mapa magnético en palomas llegan a la conclusión de que, en todo caso, los estímulos magnéticos no son esenciales para encontrar el camino de regreso a su hogar (Wiltschko & Wiltschko, 1995). Existen evidencias de que los estímulos olfativos son una fuente de información necesaria y suficiente utilizada por las palomas, junto con una brújula magnética o solar, para encontrar el camino de vuelta a casa desde áreas desconocidas y distantes donde las referencias geográficas no pueden ser utilizadas (Wallraff, 2001). Existe, pues, una fuerte controversia sobre si las aves utilizan parámetros magnéticos (Walker, 1998) u olfativos (Papi, 1982; Wallraff, 2001) en la navegación. Esto hace que la identificación de los factores implicados en el mapa de navegación de las aves constituya un problema urgente, que es preciso resolver para comprender su capacidad de navegación (Wiltschko & Wiltschko, 2003).

No obstante, estudios recientes con el ave migratoria *Zosterops lateralis* han demostrado que las aves también pueden obtener información sobre su posición geográfica a partir del campo magnético de la Tierra (Fischer *et al.*, 2002). Ejemplares adultos de esta especie fueron capturadas en su zona de cría en Tasmania antes de su migración otoñal. Con posterioridad fueron transportadas a Armidale (Australia), localidad próxima al punto medio de su migración otoñal hacia la costa sureste de Australia. En este lugar, las aves mostraron una orientación hacia el rumbo norte-noreste acorde con la estación. Posteriormente fueron divididas en dos grupos y expuestas a valores de intensidad e inclinación magnética iguales a los que hubieran encontrado en el área de comienzo (simulando un desplazamiento hacia el Sur) o de terminación (simulando un desplazamiento hacia el Norte) de su migración otoñal. De acuerdo con lo esperado en el caso de que utilizaran un mapa magnético, las aves que experimentaron un desplazamiento simulado hacia el Sur continuaron orientándose rumbo Norte-Noreste, mientras que aquellas que experimentaron el desplazamiento simulado hacia el Norte no mostraron una orientación consistente. Para determinar si esta incapacidad de orientación era debida a un efecto del tratamiento sobre el sentido de mapa o el de brújula efectuaron nuevos experimentos, esta vez comparando individuos jóvenes y sin experiencia migratoria previa, con animales que al menos habían completado un viaje migratorio. Se cree que las aves utilizan durante su primera migración sólo el sentido de brújula, combinado con un programa temporal que especifica la distancia. Sin embargo, los adultos, con experiencia migratoria previa, llevan a cabo una verdadera navegación que utiliza el sentido de brújula y el de mapa. En estos experimentos el desplazamiento simulado hacia el Sur no alteró el comportamiento de migración de ninguna de las

dos categorías de edad, mientras que el desplazamiento simulado hacia el Norte sólo afectó a los adultos, que se orientaron al azar, lo que confirma la utilización de un mapa magnético.

Hasta el momento, la langosta espinosa (*P. argus*) es la única especie de invertebrado en la que ha sido hallada la capacidad de navegación magnética. Estos animales son capaces de orientarse hacia el lugar en el que fueron capturados después de ser desplazados a un lugar desconocido para ellos y distante del punto de captura 12-37 km, incluso sin disponer de pistas direccionales durante el desplazamiento (Boles & Lohmann, 2003). Para verificar la hipótesis de que las langostas obtienen la información sobre su posición geográfica a partir del campo magnético terrestre, los animales fueron expuestos a campos iguales a los que existen en lugares específicos dentro de su hábitat. Langostas ensayadas en un campo característico de un área al Norte del lugar de captura se orientaron hacia el Sur, mientras que las que fueron estudiadas en un campo que reproducía el existente en un lugar al sur del sitio de captura, se orientaron hacia el Norte. Estos resultados demuestran que la navegación en esta especie, como en otros animales, se basa en un sentido de mapa magnético.

MECANISMOS DE PERCEPCIÓN DEL CAMPO GEOMAGNÉTICO

Aunque han sido propuestos diversos mecanismos para explicar la base del sentido magnético, las investigaciones más recientes con vertebrados señalan tres posibilidades: inducción electromagnética, reacciones químicas dependientes del campo magnético y magnetita.

Inducción electromagnética

Un electrón moviéndose a través de un campo magnético uniforme experimenta una fuerza perpendicular a su movimiento y a la dirección del campo. La magnitud de esta fuerza es proporcional al producto de la carga, la velocidad y el seno del ángulo entre los vectores movimiento y campo (Purcell, 1985). Así, si una barra conductora de la electricidad se mueve a través de un campo magnético en cualquier dirección excepto paralela a las líneas de campo, los electrones migrarán a un lado de la barra. Si los dos lados de la barra se encuentran conectados por un medio conductor estacionario en relación con el campo, la barra y el medio formarán un circuito eléctrico en el que la intensidad y la polaridad de la corriente dependerán de la velocidad y la dirección del movimiento de la barra en relación con el campo magnético.

Este principio, conocido como inducción electromagnética, ha sido propuesto para explicar cómo detectan el campo magnético terrestre los peces

elasmobranquios (tiburones y rayas) (Kalmijn, 1974; 1984). De acuerdo con esta hipótesis, unas estructuras de estos peces conocidas como ampollas de Lorenzini funcionarían como barra conductora, el agua marina actuaría como medio conductor estacionario y los electrorreceptores que poseen estos peces detectarían la fuerza electromotriz inducida (Lohmann & Johnsen, 2000). Sin embargo, los campos eléctricos inducidos por las corrientes oceánicas complican notablemente este simple modelo, debido a que el animal tendría que determinar cuál de los componentes del campo total que experimenta es atribuible a su propio movimiento y cuál al movimiento del agua (Paulin, 1995).

Además, aunque el agua del mar es altamente conductora, el aire no lo es, por lo que las aves y otros animales terrestres no pueden llevar a cabo la magnetorrecepción mediante un mecanismo de inducción como el propuesto para los animales marinos (Lohmann & Johnsen, 2000).

En cualquier caso, no han sido halladas evidencias directas de que los animales utilicen inducción electromagnética para detectar el campo magnético terrestre. Rayas y tiburones poseen un sentido eléctrico muy fino con el que detectan las débiles corrientes eléctricas producidas por los tejidos de sus presas. Este sistema electrosensorial es, en principio, suficiente para detectar el campo geomagnético (Kalmijn, 1988) pero aún no sabemos si los elasmobranquios lo utilizan en la magnetorrecepción o bien usan otro mecanismo en su lugar (Lohmann & Johnsen, 2000).

Magnetorrecepción química

Este mecanismo de magnetorrecepción supone la existencia de reacciones químicas moduladas por el campo magnético terrestre. Campos magnéticos débiles, como el terrestre, podrían influir sobre reacciones químicas específicas ejerciendo sutiles influencias sobre los spines nucleares y los spines de los electrones (Schulten, 1982). El movimiento orbital de cada electrón crea un pequeño campo magnético. Además, un electrón gira sobre su propio eje y este spin genera un segundo campo magnético. La orientación del campo magnético producido por el spin del electrón en relación con la orientación del campo producido por su movimiento orbital tiene un pequeño efecto sobre la energía total del electrón. Al mismo tiempo, los protones y neutrones del núcleo tienen spines que se suman de modo complejo originando un spin nuclear total. Las interacciones entre los dos campos magnéticos asociados con un electrón y el campo producido por el núcleo tienen un efecto aún menor sobre la energía del electrón. Esta interacción supone energías que se aproximan a las del campo geomagnético (Lohmann & Johnsen, 2000). Este posible mecanismo de magnetorrecepción ha sido desarrollado ampliamente por Schulten (1982).

Diversos trabajos han sugerido que los fotorreceptores podrían constituir el lugar donde se llevaría a cabo la magnetorrecepción química. Para que la magnetorrecepción química proporcione información direccional, las reacciones han de variar con la dirección en la que se mueve el animal. Por ello, las moléculas afectadas debieran mantenerse en una orientación fija en relación al animal. La retina, con sus numerosos fotorreceptores, proporciona una serie ordenada de moléculas receptoras que podrían ser utilizadas para este propósito (Lohmann, 1993).

Aun así, no existen por el momento evidencias empíricas que apoyen o se opongan a modelos específicos de magnetorrecepción química. Sin embargo, existen evidencias de vínculos entre la magnetorrecepción y el sistema visual. Han sido detectadas respuestas electrofisiológicas a campos magnéticos en varias partes del sistema nervioso de las aves que reciben información procedente del sistema visual (Beason & Semm, 1994; Wiltschko & Wiltschko, 1995). También hay estudios que sugieren un vínculo entre la magnetorrecepción y la glándula pineal (Semm *et al.*, 1982; Demaine & Semm, 1985; Deutschlander *et al.*, 1999a, b). Estos resultados sugieren que la magnetorrecepción en algunos vertebrados podría suceder dentro de fotorreceptores específicos, aunque los mecanismos subyacentes permanecen poco claros. En aves la magnetorrecepción podría llevarse a cabo en los fotorreceptores de la retina (Beason & Semm, 1994; Wiltschko & Wiltschko, 1995), mientras que en tritones podría tener lugar en receptores extraoculares en la glándula pineal o cerca de ella (Deutschlander *et al.*, 1999a).

Magnetita biogénica

La magnetita (Fe_3O_4) ha sido hallada en abejas, aves, salmones, tortugas marinas, tritones y otros animales capaces de orientarse usando el campo magnético de la Tierra. La mayoría de la magnetita aislada de animales corresponde a cristales de un solo dominio similares a los encontrados en bacterias magnetotácticas (Kirschvink, 1989). Tales cristales son diminutos imanes permanentemente magnetizados que se alinean con el campo magnético terrestre si se los deja rotar libremente.

Los cristales de magnetita de un solo dominio podrían transducir la información del campo magnético al sistema nervioso de diferentes modos (Presti & Pettigrew, 1980; Kirschvink & Gould, 1981). Una posibilidad es que tales cristales ejerzan presión o torsión sobre receptores secundarios (tales como mecanorreceptores) cuando las partículas se alineen con el campo geomagnético. Otra posibilidad es que el movimiento de los cristales intracelulares de magnetita pueda abrir canales de iones, lo que sería posible si filamentos del citoesqueleto conectaran los cristales a los canales (Walker *et al.*, 2002).

Por el momento, las evidencias favorecen la hipótesis de una magnetorrecepción basada en magnetita (Walker *et al.*, 1997, 2002; Kirschvink *et al.*, 2001). Estudios efectuados con la trucha arcoiris sugieren que la magnetita está implicada en la magnetorrecepción (Walker *et al.*, 1997). La región del hocico de la trucha contiene células con magnetita inervadas por el nervio ros V, que es una rama del quinto nervio craneal, el trigémino. De este modo, las células del hocico del animal funcionan como magnetorreceptores que envían la información al cerebro a través del nervio trigémino. Similares resultados han sido obtenidos con el charlatán (*Dolichonyx oryzivorus*), un ave migratoria. En este caso, el material magnético ha sido detectado en la parte alta del pico (Beason & Nichols, 1984; Beason & Brennan, 1986). Esta región, como en la trucha arcoiris, parece estar inervada por la rama oftálmica del nervio trigémino (Semm & Beason, 1990; Beason & Semm, 1996).

Existen evidencias convincentes de que, en muchas especies y grupos de organismos, la base física de la magnetorrecepción son minúsculos cristales de magnetita de un solo dominio. Incluso algunos autores consideran que toda la sensibilidad magnética en organismos vivos, incluidos los peces elasmobranchios, es el resultado de un sistema sensorial altamente evolucionado y perfeccionado, basado en cristales ferromagnéticos de un solo dominio (Kirschvink *et al.*, 2001).

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

El uso de estímulos magnéticos en la orientación espacial se encuentra extendido en diversos grupos de animales (Wiltschko & Wiltschko, 1995). Sin embargo, hasta el momento no han podido ser identificados de modo concluyente, ni el mecanismo fisiológico, ni las estructuras morfológicas responsables de esta capacidad (Ritz *et al.*, 2002; Walker *et al.*, 1997, 2002).

Los estudios realizados con tritones (Phillips, 1986a; Phillips & Borland 1994) y aves (Munro *et al.*, 1997a, 1997b) indican que existe un mecanismo de magnetorrecepción, implicado en la obtención de la información del mapa de navegación, diferente al utilizado en el sentido de brújula magnética. Este receptor no parece depender de la luz, estando constituido por material permanentemente magnético, posiblemente magnetita (Brassart *et al.*, 1999; Phillips *et al.*, 2002).

El compás magnético de tritones, aves y moscas de la fruta resulta ser dependiente de la luz (Phillips & Borland, 1992a; Phillips & Sayeed, 1993; Wiltschko *et al.*, 1993; Deutschlander *et al.*, 1999a, b; Wiltschko & Wiltschko, 1999; Rappl *et al.*, 2000; Wiltschko *et al.*, 2000a, b), al contrario que en las ratas topo, las tortugas marinas, el escarabajo de la harina y las abejas (Marhold *et al.*, 1997a, b; Kimchi & terkel, 2001; Wiltschko & Wiltschko, 1995; Lohmann & Lohmann, 1993). Han sido descritos dos modelos de compases

magnéticos. Uno de ellos detecta el ángulo de inclinación, mientras que el otro responde a la polaridad del campo geomagnético. Las aves y las tortugas marinas poseen un compás que responde a la inclinación, el de las ratas topo responde a la polaridad y los tritones usan una brújula que responde a la inclinación y otra que responde a la polaridad del campo dependiendo de la tarea de orientación que realicen. Tenemos, pues, un amplio mosaico de hallazgos experimentales, pero aún no una imagen clara sobre cómo se lleva a cabo la magnetorrecepción (Ritz *et al.*, 2002). Los estudios neurofisiológicos deberían caracterizar en el futuro las bases fisiológicas, moleculares y biofísicas del sentido magnético, partiendo del conocimiento aportado por la biología del comportamiento y la biofísica teórica (Ritz *et al.*, 2000, 2002; Walker *et al.*, 2002).

Por otro lado, es posible que la magnetorrecepción sea uno de los primeros sistemas sensoriales en evolucionar. De hecho, han sido hallados magnetosomas (partículas de magnetita) y cadenas de magnetosomas en el interior de los glóbulos de carbonato del meteorito ALH84001, eyectado desde la superficie de Marte a causa del impacto de otro cuerpo celeste, y encontrado en 1984 en la Antártida. Estas cadenas de cristales de magnetita han sido consideradas biomarcadores, puesto que son idénticas a las que forman algunas bacterias terrestres (Thomas-Keprta *et al.*, 2000, 2001; Friedmann *et al.*, 2001). Si estos glóbulos de carbonato de 4.000 millones de años tienen origen biológico, esta biomineralización de magnetita proporciona la evidencia más antigua de vida (500 millones de años más antigua que los fósiles más viejos hallados en la Tierra) y sugiere que la capacidad de magnetorrecepción pudo llegar a la Tierra desde Marte, mediante el proceso de la panspermia (Weiss *et al.*, 2000).

La gran similitud en la estructura y organización de los magnetosomas de bacterias, protistas y vertebrados, además del registro fósil, apoyan la hipótesis de que el sistema de biomineralización de magnetita surgió inicialmente en bacterias magnetotácticas y fue incorporado en las células eucariotas mediante endosimbiosis (Kirschvink & Hagadom, 2000). El conocimiento de la base genética de la biomineralización de magnetita en bacterias como *Magnetospirillum magnetotacticum* y *Magnetococcus* proporcionará herramientas moleculares que permitirán comprobar esta hipótesis y analizar el papel de la magnetita en la magnetorrecepción de los distintos grupos de animales (Kirschvink *et al.*, 2001).

REFERENCIAS

- ABLE, K. P. (1980): «Mechanisms of orientation, navigation, and homing». In: *Animal migration, orientation and navigation* (Gauthreaux, S. A. Jr ed.). Academic Press, New York, pp. 283-373.
- BEASON, R. C. (1989): «Use of an inclination compass during migratory orientation by the bobolink (*Dolichonyx oryzivorus*)». *Ethology*, 81: 291-299.
- BEASON, R. C. & BRENNAN, W. J. (1986): «Natural and induced magnetization in the bobolink, *Dolichonyx oryzivorus* (Aves: Icteridae)». *Journal of Experimental Biology*, 125: 49-56.
- BEASON, R. C. & NICHOLS, J. E. (1984): «Magnetic orientation and magnetically sensitive material in a transequatorial migratory bird». *Nature*, 309: 151-153.
- BEASON, R. C. & SEMM, P. (1994): «Detection of and receptors for magnetic fields in birds». In *Biological Effects of Electric and Magnetic Fields* (Vol. 1) (Carpenter, D.O., Ed.), Academic Press, pp. 241-260.
- BEASON, R. C. & SEMM, P. (1996): «Does the avian ophthalmic nerve carry magnetic navigational information?». *Journal of Experimental Biology*, 199: 1241-1244.
- BEASON, R. C.; WILTSCHKO, R. & WILTSCHKO, W. (1997): «Pigeon homing: effects of magnetic pulses on initial orientation». *Auk*, 114: 405-415.
- BECK, W. & WILTSCHKO, W. (1981): «Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca* PALLAS) orientieren sich nichtvisuell mit Hilfe des Magnetfelds». *Vogelwarte*, 31: 168-174.
- BOLES, L. C. & LOHMANN, K. J. (2003): «True navigation and magnetic maps in spiny lobsters». *Nature*, 421: 60-63.
- BRASSART, J.; KIRSCHVINK, J. L.; PHILLIPS, J. B. & BORLAND, S. C. (1999): «A magnetite-based map component of homing in the Eastern red-spotted newt». *Journal of Experimental Biology*, 202: 3155-3160.
- BURDA, H.; MARHOLD, S.; WESTENBERGER, T.; WILTSCHKO, R. & WILTSCHKO, W. (1990): «Magnetic compass orientation in the subterranean rodent *Cryptomys hottentotus* (Bathyergidae)». *Experientia*, 46: 528-530.
- BURDA, H.; BEILES, A.; MARHOLD, S.; SIMSON, S.; NEVO, E. & WILTSCHKO, W. (1991): «Magnetic orientation in subterranean mole rats of the superspecies *Spalax ehrenbergi*: experiments, patterns and memory». *Proceedings of the Zoological Society of Israel*, 37: 182-183.
- CHEW, G. L. & BROWN, G. E. (1989): «Orientation of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in normal and null magnetic fields». *Canadian Journal of Zoology*, 67(3): 641-643.
- DEMAINE, C. & SEMM, P. (1985): «The avian pineal gland as an independent magnetic sensor». *Neuroscience Letters*, 62: 119-122.
- DEUTSCHLANDER, M. E.; BORLAND, S. C. & PHILLIPS, J. B. (1999a): «Extraocular magnetic compass in newts». *Nature*, 400: 324-325.
- DEUTSCHLANDER, M. E.; PHILLIPS, J. B. AND BORLAND, S. C. (1999b): «The case for a light-dependent magnetoreception mechanism in animals». *Journal of Experimental Biology*, 202: 891-908.
- DEUTSCHLANDER, M. E.; FREAKE, M. J.; BORLAND, S. C.; PHILLIPS, J. B.; MADDEN, R. C.; ANDERSON, L. E. & WILSON, B. W. (2003): «Learned magnetic compass orientation by the Siberian hamster, *Phodopus sungorus*». *Animal Behaviour*, 65: 779-786.
- 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. (En prensa): «Mecanismos de orientación del tritón alpino durante su migración reproductora». *Locustella*, 2.
- FISCHER, J. H.; FREAKE, M. J.; BORLAND, S. C. & PHILLIPS, J. B. (2001): «Evidence for the use of magnetic map information by an amphibian». *Animal Behaviour*, 62: 1-10.
- FISCHER, J. H.; MUNRO, U. & PHILLIPS, J. B. (2002): «Magnetic navigation by an avian migrant?». In: *Avian Migration* (P. Berthold, E. Gwinner & E. Sonnenschein. Eds.), Springer-Verlag, Heidelberg, New York.
- FRIEDMANN, I. E.; WIERZCHOS, J.; ASCASO, C. & WINKLHOFER, M. (2001): «Chains of magnetite crystals in the meteorite ALH84001: evidence of biological origin». *Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A.*, 98: 2176-2181.
- GRIFFIN, D. R. (1982): «Ecology of migration; is magnetic orientation a reality?». *Quart. Rev. Biol.*, 57: 293-295.
- KALMIJN, A. J. (1974): «The detection of electric fields from inanimate and animate sources other than electric organs». In *Handbook of Sensory Physiology* (Vol. III/3): *Electroreceptors and Other Specialized Receptor in Lower Vertebrates* (Fessard, A. Ed.), pp. 147-200, Springer-Verlag.
- (1984): «Theory of electromagnetic orientation: a further analysis». In *International Conference on Comparative Physiology* (Bolis, L. et al., eds), pp. 525-560, Cambridge University Press.
- (1988): «Detection of weak electric fields». In *Sensory Biology of Aquatic Animals* (Atema, J. et al. Eds), pp. 151-186, Springer-Verlag.
- KIMCHI, T. & TERKEL, J. (2001): «Magnetic compass orientation in the blind mole rat *Spalax ehrenbergi*». *Journal of Experimental Biology*, 204: 751-758.
- KIRSCHVINK, J. L. (1989): «Magnetite biomineralization and geomagnetic sensitivity in animals: an update and recommendations for future study». *Bioelectromagnetics*, 10: 239-259.
- (1990): «Geomagnetic sensitivity in cetaceans: an update with live stranding records in the United States». In: *Sensory Abilities of Cetaceans Laboratory and Field Evidence* (Thomas, J. A. & Kastelein, R. A. Eds.) New York: Plenum Publishing Corporation, pp. 639-649.
- KIRSCHVINK, J. L.; DIZON, A. E. & WESTPHAL, J. A. (1986): «Evidence from strandings for geomagnetic sensitivity in cetaceans». *Journal of Experimental Biology*, 120: 1-24.
- KIRSCHVINK, J. L. & GOULD, J. L. (1981): «Biogenic magnetite as a basis for magnetic field detection in animals». *BioSystems*, 13: 181-201.
- KIRSCHVINK, J. L. & HAGADORN, J. W. (2000): «A grand unified theory of biomineralization». In *The Biomineralization of Nano- and Microstructures* (Bäuerlein, E. Ed.), Berlin: Wiley-VCH Verlag GmbH, pp. 139-150.
- KIRSCHVINK, J. L.; WALKER, M. M. & DIEBEL, C. E. (2001): «Magnetite-based magnetoreception». *Current Opinion in Neurobiology*, 11: 462-467.
- KLIMLEY, A. P. (1993): «Highly directional swimming by scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, and subsurface irradiance, temperature, bathymetry, and geomagnetic field». *Marine Biology*, 117: 1-22.
- KLINOWSKA, M. (1985): «Cetacean stranding sites relate to geomagnetic topography». *Aquatic Mammals* 1: 27-32.
- KOBAYASHI, A. & KIRSCHVINK, J. L. (1995): «Magnetoreception and electromagnetic field effects: sensory perception of the geomagnetic field in animals and

- humans». In: *Electromagnetic Fields: Biological Interactions and Mechanisms* (Blank, M. Ed.), pp. 367-394. Danvers, Massachusetts: American Chemical Society.
- KRAMER, G. (1953): «Wird die Sonnenhöhe bei der Heimfindeorientierung verwertet?». *Journal für Ornithologie*, 94: 201-219.
- LEDNOR, A. J. (1982): «Magnetic navigation in pigeons: Possibilities and Programs». In: *Avian Navigation* (Papi, F. & Wallraff, H. G. eds.), pp. 109-119. Berlin: Springer-Verlag.
- Lohmann, K. J. (1991): «Magnetic orientation by hatchling loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*)». *Journal of Experimental Biology*, 155: 37-49.
- (1993): «Magnetic compass orientation». *Nature*, 362: 703.
- 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.; HESTER, J. T. & LOHMANN, C. M. F. (1999): «Long-distance navigation in sea turtles». *Ethology Ecology & Evolution*, 11: 1-23.
- LOHMANN, K. J. & JOHNSEN, S. (2000): «The neurobiology of magnetoreception in vertebrate animals». *Trends in Neuroscience*, 23: 153-159.
- LOHMANN, K. J. & LOHMANN, C. M. F. (1993): «A light independent magnetic compass in the leatherback sea turtle». *Biological Bulletin*, 185: 149-151.
- (1994): «Detection of magnetic inclination angle by sea turtles: a possible mechanism for determining latitude». *Journal of Experimental Biology* 194: 23-32.
- (1996): «Detection of magnetic field intensity by sea turtles». *Nature*, 380: 59-61.
- 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.
- LOHMANN, K. J. & WILLOWS, A. O. D. (1987): «Lunar-modulated geomagnetic orientation by a marine mollusk». *Science*, 235: 331-334.
- MCCLEAVE, J. D. & POWER, J. H. (1978): «Influence of weak electric and magnetic fields on turning behaviour in elvers of the American eel». *Anguilla rostrata, Marine Biology*, 46: 29-34.
- MARHOLD, S.; BURDA, H.; KREILOS, I. & WILTSCHKO, W. (1997a): «Magnetic orientation in common mole rats from Zambia». In: *Orientation and Navigation: Birds, Humans and Other Animals* (Ed. by the RIN), pp. 5.1-5.9. Oxford: Royal Institute of Navigation.
- MARHOLD, S.; WILTSCHKO, W. & BURDA, H. (1997b): «A magnetic polarity compass for direction finding in a subterranean mammal». *Naturwissenschaften*, 84: 421-423.
- MARHOLD, S.; BEILES, A.; BURDA, H. & NEVO, E. (2000): «Spontaneous directional preference in a subterranean rodent, the blind mole rat». *Spalax ebrenbergi. Folia Zoology*, 49: 7-18.
- MUNRO, U.; MUNRO, J. A.; PHILLIPS, J. B.; WILTSCHKO, R. & WILTSCHKO, W. (1997a): «Evidence for a magnetite-based navigational 'map' in birds». *Naturwissenschaften*, 84: 26-28.
- MUNRO, U.; MUNRO, J. A.; PHILLIPS, J. B. & WILTSCHKO, W. (1997b): «Effect of wavelength of light and pulse magnetization on different magnetoreception systems in a migratory bird». *Australian Journal of Zoology*, 45: 189-198.

- MUNRO, U. & WILTSCHKO, W. (1993): «Magnetic compass orientation in the yellow-faced honeyeater, *Lichenostomus chrysops*, a day migrating bird from Australia». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32: 141-145.
- PAPI, F. (1982): «Olfaction and homing in pigeons: ten years of experiments». In: *Avian Navigation* (Papi, F. & Wallraff, H. G. Eds.), pp. 149-159. Berlin: Springer Verlag.
- PAULIN, M. G. (1995): «Electroreception and the compass sense of sharks». *Journal of Theoretical Biology*, 174: 325-339.
- PRESTI, D. & PETTIGREW, J. D. (1980): «Ferromagnetic coupling to muscle receptors as a basis for geomagnetic field sensitivity in animals». *Nature*, 285: 99-101.
- PHILLIPS, J. B. (1986a): «Two magnetoreception pathways in a migratory salamander». *Science*, 233: 765-767.
- (1986b): «Magnetic compass orientation in the Eastern redspotted newt (*Notophthalmus viridescens*)». *Journal of Comparative Physiology A*, 158: 103-109.
- (1987): «Homing orientation in the Eastern red-spotted newt (*Notophthalmus viridescens*)». *Journal of Experimental Biology*, 131: 215-229.
- (1996): «Magnetic navigation». *Journal of Theoretical Biology*, 180: 309-319.
- PHILLIPS, J. B.; ADLER, K. & BORLAND, S. C. (1995): «True navigation by an amphibian». *Animal Behaviour*, 50: 855-858.
- PHILLIPS, J. B. & BORLAND, S. C. (1992a): «Behavioral evidence for the use of a light-dependent magnetoreception mechanism by a vertebrate». *Nature*, 359: 142-144.
- (1992b): «Magnetic compass orientation is eliminated under near-infrared light in the eastern red-spotted newt *Notophthalmus viridescens*». *Animal Behaviour*, 44: 796-797.
- (1994): «Use of a specialized magnetoreception system for homing». *Journal of Experimental Biology*, 188: 275-291.
- PHILLIPS, J. B.; DEUTSCHLANDER, M. E.; FREAKE, M. J. & BORLAND, S. C. (2001): «The role of extraocular photoreceptors in newt magnetic compass orientation: evidence for parallels between light-dependent magnetoreception and polarized light detection in vertebrates». *Journal of Experimental Biology*, 204: 2543-2552.
- PHILLIPS, J. B.; FREAKE, M. J.; FISCHER, J. H. & BORLAND, S. C. (2002): «Behavioral titration of a magnetic map coordinate». *Journal of Comparative Physiology A*, 188: 157-160.
- PHILLIPS, J. & SAYEED, O. (1993): «Wavelength-dependent effects of light on magnetic compass orientation in *Drosophila melanogaster*». *Journal of Comparative Physiology A*, 172: 303-308.
- PRESTI, D. & PETTIGREW, J. D. (1980): «Ferromagnetic coupling to muscle receptors as a basis for geomagnetic field sensitivity in animals». *Nature*, 285: 99-101.
- PURCELL, E. M. (1985): «Electricity and Magnetism: Berkeley Physics Course (Vol. 2)», McGraw-Hill.
- QUINN, T. P. (1980): «Evidence of celestial and magnetic compass orientation in lake migrating sockeye salmon fry». *Journal of Comparative Physiology A*, 137: 243-248.
- QUINN, T. P.; MERRILL, R. T. & BRANNON, E. L. (1981): «Magnetic field detection in sockeye salmon». *Journal of Experimental Zoology*, 217: 137-142.
- QUINN, T. P. & BRANNON, E. L. (1982): «The use of celestial and magnetic cues by orienting sockeye salmon smolts». *Journal of Comparative Physiology A*, 147: 137-142.
- QUINN, T. P. & GROOT, C. (1983): «Orientation of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) after internal and external magnetic field alteration». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40: 1598-1606.

- RAPPL, R.; WILTSCHKO, R.; WEINDLER, P.; BERTHOLD, P. & WILTSCHKO, W. (2000): «Orientation behavior of Garden Warblers, *Sylvia borin*, under monochromatic light of various wavelengths». *Auk*, 117: 256-260.
- RITZ, T.; ADEM, S. & SCHULTEN, K. (2000): «A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds». *Biophysics Journal*, 78: 707-718.
- RITZ, T.; DOMMER, D. H. & PHILLIPS, J. B. (2002): «Shedding Light on Vertebrate Magnetoreception». *Neuron*, 34: 503-506.
- RODDA, G. H. (1984a): «The orientation and navigation of juvenile alligators: evidence of magnetic sensitivity». *Journal of Comparative Physiology*, 154: 649-658.
- (1984b): «Homeward paths of displaced juvenile alligators as determined by radio-telemetry». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 14: 241-246.
- (1985): «Navigation in juvenile alligators». *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 68: 65-77.
- SANDBERG, R. & PETERSSON, J. (1996): «Magnetic orientation of snow buntings (*Plectrophenax nivalis*), a species breeding in the high arctic: Passage migration through temperate-zone areas». *Journal of Experimental Biology*, 199: 1899-1905.
- SCHULTEN, K. (1982): «Magnetic field effects in chemistry and biology». In *Festkörperprobleme (Advances in Solid State Physics)* (Vol. 22) (Treichl, J. Ed.), pp. 61-83, Vieweg.
- SEMM, P.; SCHNEIDER, T.; VOLLRATH, L. & WILTSCHKO, W. (1982): «Magnetic sensitivity in pineal cells in pigeons». In *Avian Navigation* (Papi, F. & Walraff, H., eds.), pp. 329-337. Berlin: Springer-Verlag.
- SEMM, P. & BEASON, R. C. (1990): «Responses to small magnetic variations by the trigeminal system of the bobolink». *Brain Res. Bull.*, 25: 735-740.
- SEMM, P. & DEMAINE, C. (1986): «Neurophysiological properties of magnetic cells in the pigeon's visual system». *Journal of Comparative Physiology A*, 159: 619-625.
- SINSCH, U. (1990): «The orientation behaviour of three toad species (genus *Bufo*) displaced from the breeding site». In: *Biology and Physiology of Amphibians* (Hanke, W. Ed.), pp. 73-83. G. Fischer Verlag, Fortschritte der Zoologie 38.
- (1992): «Amphibians». In: *Animal Homing* (Papi, F. Ed.), pp. 213-233. New York: Chapman and Hall.
- SKILES, D. D. (1985): «The geomagnetic field: its nature, history and biological relevance». In: *Magnetite Biomineralization and Magnetoreception by Living Organisms: A New Biomagnetism* (Kirschvink, J. L., Jones, D. S. & MacFadden, B. J. Eds.), pp. 43-102. New York: Plenum Publishing Corporation.
- TESCH, F. W. & LELEK, A. (1974): «Influence of geomagnetism and salinity on the directional choice of eels». *Helgolander wiss. Meeresunters.*, 26: 382-395.
- TESCH, F. W.; WENDT, T. & KARLSSON, L. (1992): «Influence of geomagnetism and salinity on orientation of the eel *Anguilla anguilla* L., as evident from laboratory experiments». *Ecol. Freshwat. Fish.*, 1(1): 52-60.
- THOMAS-KEPRTA, K. L.; BAZYLINSKI, D. A.; KIRSCHVINK, J. L.; CLEMETT, S. J.; MCKAY, D. S.; WENTWORTH, S. J.; VALI, H.; GIBSON, E. K. JR & ROMANEK, C. S. (2000): «Elongated prismatic magnetite crystals in ALH84001 carbonate globules: potential martian magnetofossils». *Geochim Cosmochim Acta*, 64: 4049-4081.
- THOMAS-KEPRTA, K. L.; CLEMETT, S. J.; BAZYLINSKI, D. A.; KIRSCHVINK, J. L.; MCKAY, D. S.; S. J. W.; VALI, H.; GIBSON, E. K. J.; MCKAY, M. F. & ROMANEK, C. S. (2001): «Truncated hexaoctahedral magnetite crystals in ALH84001: presumptive biosignatures». *Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A.*, 98: 2164-2169.

- VIEHMANN, W. (1979): «The magnetic compass of Blackcaps (*Sylvia atricapilla*)». *Behaviour*, 68: 24-30.
- VIGUIER, C. (1882): «Le sense d'orientation et ses organes chez les animaux et chez l'homme». *Rev. Phil. France Étranger*, 14: 1-36.
- VINE, F. J. (1968): «Magnetic anomalies associated with mid-ocean ridges». In: *The History of the Earth's Crust; a Symposium*. (Phinney, R. A. Ed.). Princeton, NJ: Princeton University Press.
- VINE, F. J. & MATTHEWS, D. H. (1963): «Magnetic anomalies over oceanic ridges». *Nature*, 199: 947-949.
- WALCOTT, C. (1991): «Magnetic maps in pigeons». In: *Orientation in Birds* (Bertholdt, P. ed.), pp. 38-51. Basel: Birkhauser.
- WALCOTT, C. & GREEN, R. P. (1974): «Orientation of homing pigeons altered by a change in the direction of the applied magnetic field». *Science*, 184: 180-182.
- WALKER, M. M. (1984): «Learned magnetic field discrimination in yellowfin tuna, *Thunnus albacares*». *Journal of Comparative Physiology A*, 155: 673-679.
- (1998): «On a wing and a vector: a model for magnetic navigation in birds». *Journal of Theoretical Biology*, 192: 341-349.
- WALKER, M. M.; DENNIS, T. E. & KIRSCHVINK, J. L. (2002): «The magnetic sense and its use in long-distance navigation by animals». *Current Opinion in Neurobiology*, 12: 735-744.
- WALKER, M. M.; DIEBEL, C. E.; HAUGH, C. V.; PANKHURST, P. M.; MONTGOMERY, J. C. & GREEN, C. R. (1997): «Structure and function of the vertebrate magnetic sense». *Nature*, 390: 371-376.
- WALKER, M. M.; KIRSCHVINK, J. L.; AHMED, G. & DICTON, A. E. (1992): «Evidence that fin whales respond to the geomagnetic field during migration». *Journal of Experimental Biology*, 171: 67-78.
- WALLRAFF, H. G. (1999): «The magnetic map of homing pigeons: an evergreen phantom». *Journal of Theoretical Biology*, 197: 265-269.
- (2001): «Navigation by homing pigeons: updated perspective». *Ethology Ecology & Evolution*, 13: 1-48.
- WEISS, B. P.; KIRSCHVINK, J. L.; BAUDENBACHER, F. J.; VALI, H.; PETERS, N. T.; MACDONALD, F. A. & WIKSWO, J. P. «A low temperature transfer of ALH84001 from Mars to Earth». *Science*, 290: 791-795.
- WILLOWS, A. O. D. (1999): «Shoreward orientation involving geomagnetic cues in the nudibranch mollusc *Tritonia diomedea*. *Mar. Fresh. Behav. Physiol.*, 32: 181-192.
- WILTSCHKO, R. & WILTSCHKO, W. (1995) *Magnetic Orientation in Animals*, Springer-Verlag.
- (2003): «Avian navigation: from historical to modern concepts». *Animal Behaviour*, 65: 257-272.
- WILTSCHKO, W. (1974): «Der magnetkompass der gartengrasmücke (*Sylvia borin*)». *Journal für Ornithologie*, 115, 1-7.
- WILTSCHKO, W.; MUNRO, U.; FORD, H. & WILTSCHKO, R. (1993): «Red light disrupts magnetic orientation of migratory birds». *Nature*, 364: 525-527.
- WILTSCHKO, W. & WILTSCHKO, R. (1972): «Magnetic compass of European robins». *Science*, 176: 62-64.
- WILTSCHKO, W. & WILTSCHKO, R. (1999): «The effect of yellow and blue light on magnetic compass orientation in European Robins, *Erithacus rubecula*». *Journal of Comparative Physiology A*, 184: 295-299.

- WILTSCHKO, W.; WILTSCHKO, R. & MUNRO, U. (2000a): «Light-dependent magnetoreception in birds: does directional information change with light intensity?». *Naturwissenschaften*, 87: 36-40.
- (2000b): «Light-dependent magnetoreception in birds: the effect of intensity of 565 nm green light». *Naturwissenschaften*, 87: 366-369.
- YANO, A.; OGURA, M.; SATO, A.; SAKAKA, Y.; SHIMIZU, Y.; BABA, N. & NAGASAWA, K. (1997): «Effect of modified magnetic field on the ocean migration of maturing chum salmon». *Oncorhynchus keta*. *Marine Biology*, 129(3): 523-530.