

Zyklusvorlesung "Sinnesphysiologie - vom Ionenkanal zum Verhalten"

START

Der Magnetsinn - Orientierung im Magnetfeld der Erde

Themen:

- [Verloren auf hoher See ...](#)
- [Tauben finden nach Hause](#)
- [Die wandernden Langusten](#)
- [Infos im Erdmagnetfeld](#)
- [Das Erdmagnetfeld als GPS](#)
- [Magnetische Bakterien](#)
- [Der Magnetsinn der Forellen](#)
- [Magnetinduzierte Aktionspotentiale](#)
- [Ein Modell für Magnettransduktion](#)
- [Zusammenfassung und Literatur](#)

Verloren auf hoher See ...

Was bedeutet es, die Orientierung zu verlieren? Warum sind wir verloren, wenn wir uns in einem Boot mitten im Meer wiederfinden, ohne zu wissen, wo wir sind? Warum wissen wir nicht, wo wir sind?

Im wesentlichen fehlen uns drei Informationen:

- An welcher Stelle der Erde befinde ich mich?
- Wie weit und welcher Himmelsrichtung liegt Festland?
- Wo ist Norden?

Einige von uns werden wohl die dritte Frage beantworten können. Und vielleicht werden wir auch herausbekommen, ob wir uns auf der Süd- oder der Nordhalbkugel befinden. Aber das nützt uns nicht viel, wenn wir keine Landkarte und kein GPS-Gerät dabei haben.



Um so bemerkenswerter ist, daß viele Vögel in der gleichen Situation ohne Zögern den kürzesten Weg nach Hause finden würden. Denn sie können das Erdmagnetfeld interpretieren, und das ersetzt ihnen Kompaß, Karte und GPS.

Stephan Frings, Uni Heidelberg,

[Abt. Molekulare Physiologie](#)

Juli 2003

s.frings@zoo.uni-heidelberg.de

Zyklusvorlesung "Sinnesphysiologie - vom Ionenkanal zum Verhalten"

START

Der Magnetsinn - Orientierung im Magnetfeld der Erde

Themen:

- [Verloren auf hoher See ...](#)
- [Tauben finden nach Hause](#)
- [Die wandernden Langusten](#)
- [Infos im Erdmagnetfeld](#)
- [Das Erdmagnetfeld als GPS](#)
- [Magnetische Bakterien](#)
- [Der Magnetsinn der Forellen](#)
- [Magnetinduzierte Aktionspotentiale](#)
- [Ein Modell für Magnettransduktion](#)
- [Zusammenfassung und Literatur](#)

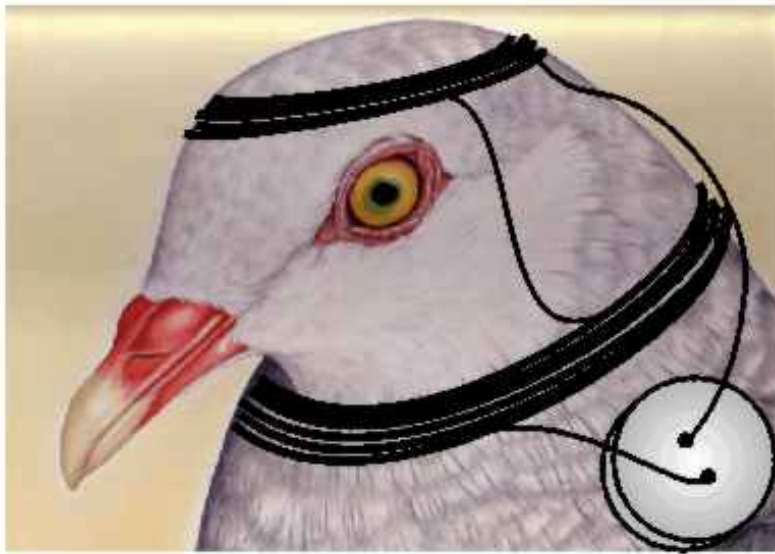
Tauben finden nach Hause

Brieftauben finden zurück zu ihrem heimischen Taubenschlag, wenn sie von dort weggebracht werden. Sie können den Rückweg über mehrere Tausend Kilometer finden, auch wenn sie dabei über völlig unbekanntes Land fliegen müssen. Sie finden sogar zurück, wenn man ihnen mit undurchsichtigen Kontaktlinsen die Sicht nimmt. Visuelle Informationen sind also nicht unbedingt nötig für diese erstaunliche Navigationsleistung.

Selbst, wenn die Vögel betäubt werden, so daß sie den Wegtransport vom Schlag nicht bewußt registrieren können, kehren sie zurück - ob mit oder ohne Kontaktlinsen.



Eine mögliche Navigation mit Hilfe des Erdmagnetfelds wurde mit dem unten gezeigten Experiment untersucht. Brieftauben wurde der Kopf mit Leitungsdraht umwickelt. Durch eine Spannungsquelle konnte Stromfluß induziert werden. Das dabei entstehende Magnetfeld überlagerte das Erdmagnetfeld und machte es uninterpretierbar. Die beiden Kreise geben das Ergebnis wieder: Ohne künstliches Magnetfeld flogen die meisten Tauben vom Verbringungsort in Richtung zum heimatlichen Schlag (Pfeil) los (**blau**). Jeder Punkt gibt die Abflugrichtung eines Tiers an. Bei eingeschaltetem Magnetfeld (**rot**) fanden die meisten Tauben die korrekte Abflugrichtung nicht. Dieses Ergebnis ist ein guter Hinweis darauf, daß Brieftauben das Erdmagnetfeld als Hilfe für die Navigation verwenden.



Zyklusvorlesung "Sinnesphysiologie - vom Ionenkanal zum Verhalten"

START

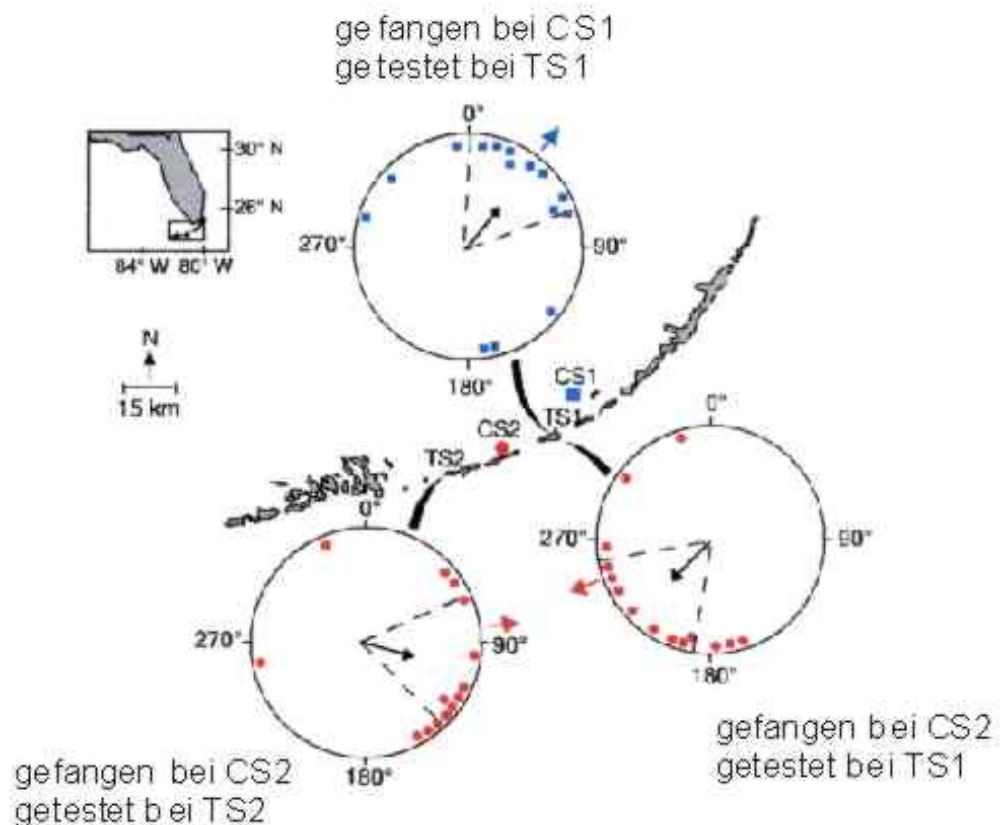
Der Magnetsinn - Orientierung im Magnetfeld der Erde

Themen:

- [Verloren auf hoher See ...](#)
- [Tauben finden nach Hause](#)
- [Die wandernden Langusten](#)
- [Infos im Erdmagnetfeld](#)
- [Das Erdmagnetfeld als GPS](#)
- [Magnetische Bakterien](#)
- [Der Magnetsinn der Forellen](#)
- [Magnetinduzierte Aktionspotentiale](#)
- [Ein Modell für Magnettransduktion](#)
- [Zusammenfassung und Literatur](#)

Die wandernden Langusten

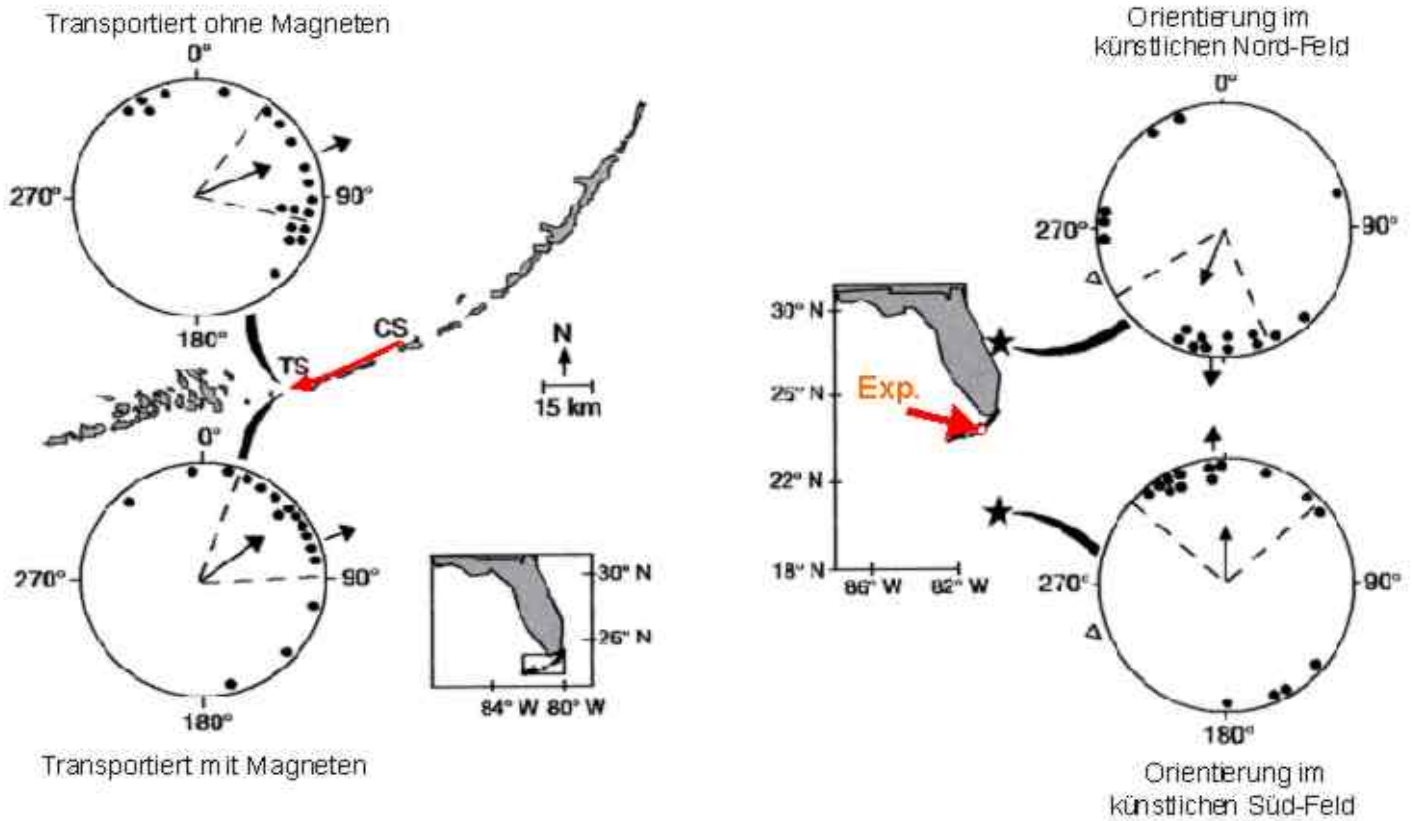
Langusten (engl.: spiny lobsters) halten sich tagsüber unter Felsen verborgen und wandern nachts über relativ weite Strecken (bis ca 30 km). Ähnlich wie Brieftauben, haben auch Langusten die Fähigkeit, zu ihrem Wohnort zurückzufinden, wenn sie von dort wegtransportiert werden. Die Gruppe von Ken Lohmann von der University of North Carolina ([Lohman lab](#)) hat untersucht, inwieweit die Tiere das Erdmagnetfeld für ihre Navigation verwenden. Die Experimente wurden an den Florida Keys durchgeführt, einer Inselkette an der Südspitze von Florida. Die Daten **rechts** zeigen, daß Langusten, die an der Stelle CS1 (collection site 1) gefangen und dann einige km südwestlich zur Stelle TS1 (test site 1) verbracht wurden, ihren Heimweg in die richtige Richtung - nach Nordosten - einschlugen (**blaue Symbole**). In einem zweiten Versuch wurde von einer Langustengruppe, die bei CS2 gefangen worden waren, die eine Hälfte nach Ost-Nordost, die anderen nach West-Südwest verbracht. Fast alle Tiere machten sich in die entsprechende Gegenrichtung auf den Weg, um wieder nach Hause zu kommen (**rote Symbole**).



Um zu überprüfen, ob die verbrachten Tiere eine Wahrnehmung der **absoluten** Position an ihrem neuen Standort haben, oder ob sie sich irgendwie ihre Reise merken können, wurde die Hälfte einer Gruppe während der Reise in einem Magnetfeld gehalten, daß das Erdmagnetfeld uninterpretierbar machte (**unten links**). Die Magneten hinderten sie jedoch nicht daran, die Richtung für den Heimweg zu finden. Sie wussten also tatsächlich, in welcher Himmelsrichtung von ihrem neuen Standort ihr Heimatstandort lag.

Der schlagende Beweis für die Orientierung kommt aber von dem dritten Experiment. Die Tiere wurden nur ein paar km weit nach Westen verbracht, wurden dann aber künstlichen Magnetfeldern ausgesetzt, die ihnen einen Standort entweder 400 km nördlich oder 400 km südlich vorgaukelte (**unten rechts**). Die Langusten akzeptierten das simulierte Magnetfeld und machte sich auf den Weg nach Süden oder Norden, je nachdem welches Magnetfeld angelegt wurde. Dieses Experiment macht deutlich, daß das Wanderverhalten der

Langusten auf der Orientierung am Magnetfeld der Erde basiert, und daß die Tiere eine Art Kartensinn besitzen, **daß sie ihre absolute Position auf der Erde bestimmen und in Beziehung zu ihrem Heimatort setzen können.**



Quelle: Boles, L.C. + Lohmann, K.J. (2003) True navigation and magnetic maps in spiny lobsters. Nature 421: 60-63

Zyklusvorlesung "Sinnesphysiologie - vom Ionenkanal zum Verhalten"

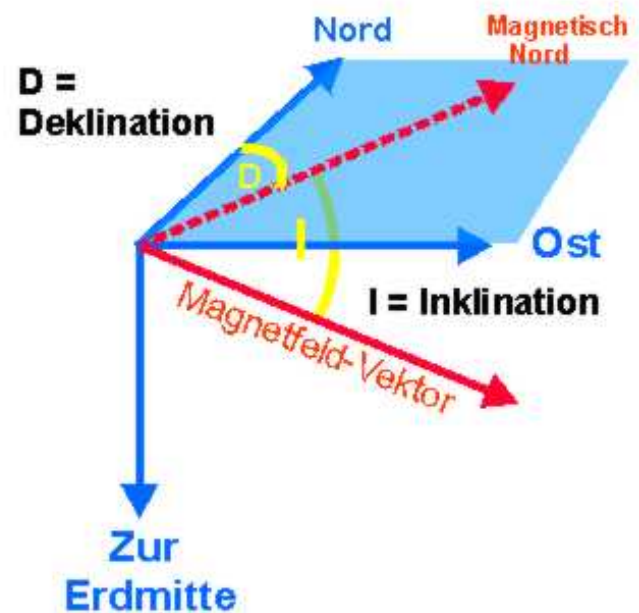
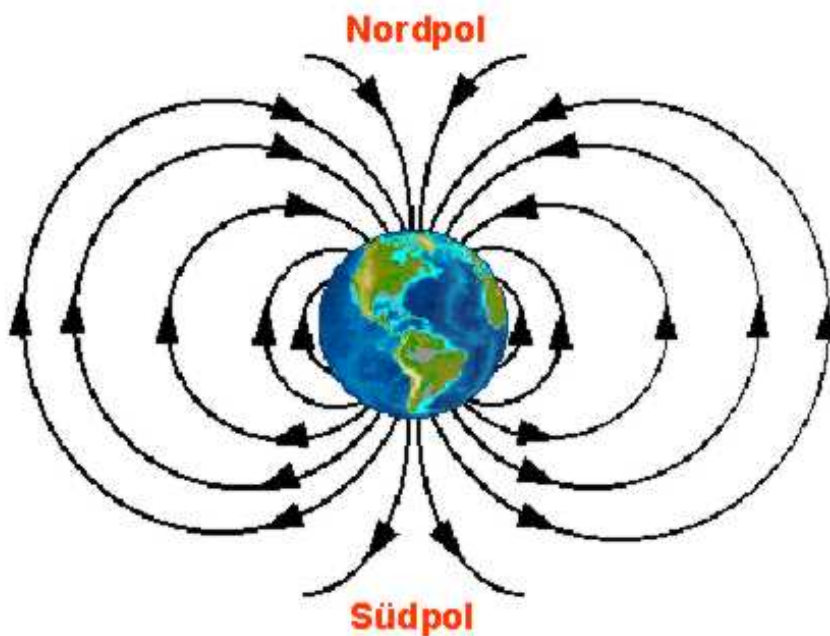
START

Der Magnetsinn - Orientierung im Magnetfeld der Erde

Themen:

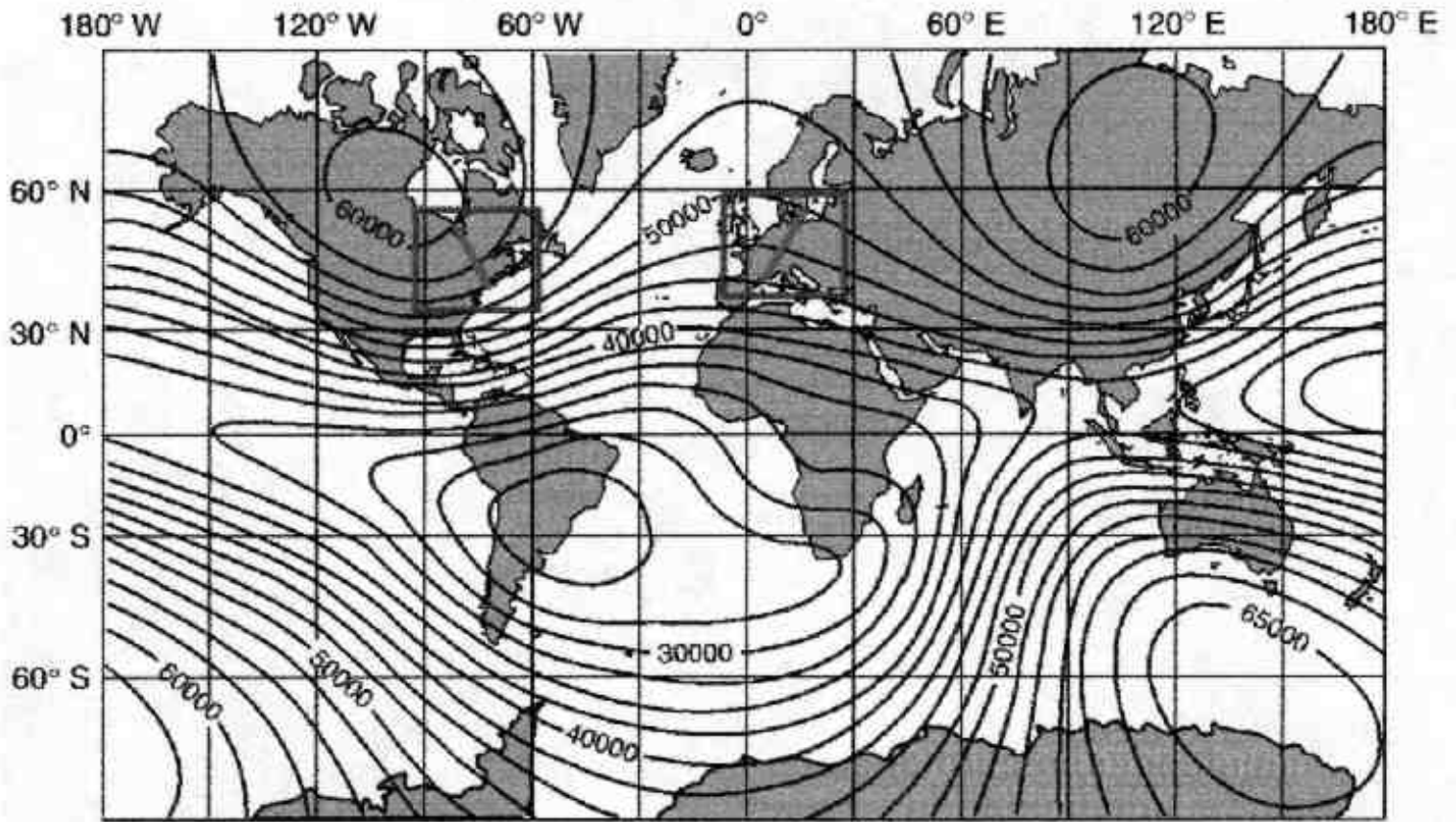
- [Verloren auf hoher See ...](#)
- [Tauben finden nach Hause](#)
- [Die wandernden Langusten](#)
- [Infos im Erdmagnetfeld](#)
- [Das Erdmagnetfeld als GPS](#)
- [Magnetische Bakterien](#)
- [Der Magnetsinn der Forellen](#)
- [Magnetinduzierte Aktionspotentiale](#)
- [Ein Modell für Magnettransduktion](#)
- [Zusammenfassung und Literatur](#)

Infos im Erdmagnetfeld



Das primäre Erdmagnetfeld entsteht durch Bewegung leitender Materie im Erdkern und kann in erster Näherung so betrachtet werden wie ein Stabmagnet im Erdmittelpunkt, ein Dipol, dessen Südpol zur Nordpol der Erde und dessen Nordpol zum Südpol der Erde weisen. Die magnetischen Feldlinien verlaufen nur am Äquator parallel zu Erdoberfläche. Am Nordpol treten sie ins Erdinnere ein, am Südpol wieder heraus. Neben dem primären Erdmagnetfeld tragen noch wesentlich schwächere, sekundäre Faktoren zum Magnetfeld bei. Dazu zählt vor allem das aus der Bewegung geladener Teilchen in der Ionosphäre resultierende Magnetfeld.

Welche Informationen kann ein Tier aus dem lokalen Erdmagnetfeld gewinnen und für seine Navigation nutzen? Der Magnetfeldvektor (**oben rechts**) weist in **Richtung des magnetischen Nordpols**. Der Winkel zwischen der Richtung zum magnetischen und geographischen Nordpol wird als **Deklination** oder Misweisung bezeichnet. Magnetische Termiten richten ihre Bauten exakt nach magnetisch Nord aus. Interessanter für die Navigation ist die Abweichung des Magnetfeldvektors von der Parallelorientierung zur Erdoberfläche, die **Inklination**. Auf der Nordhalbkugel weisen die Magnetfeldvektoren zur Erde, auf der Südhalbkugel von der Erde weg. Durch Messung der Inklination kann man daher den Breitengrad ermitteln. Ein weiterer nützlicher Parameter ist die **Intensität des Erdmagnetfelds**, die zwischen Äquatorial- und Polarregionen stark variiert. Eine Karte von Linien gleicher Feldintensität (**untten**) zeigt Werte um 60.000 nT (1 nT = 1 nanoTeslar = 10^{-9} Teslar, Einheit für magnetische Flußdichte), aber nur die Hälfte davon am Äquator.



Quelle: Walker, M.M et al., (2002) Current Opinion in Neurobiology 12: 735-744

Stephan Frings, Uni Heidelberg,

[Abt. Molekulare Physiologie](#)

Juli 2003

s.frings@zoo.uni-heidelberg.de

Zyklusvorlesung "Sinnesphysiologie - vom Ionenkanal zum Verhalten"

START

Der Magnetsinn - Orientierung im Magnetfeld der Erde

Themen:

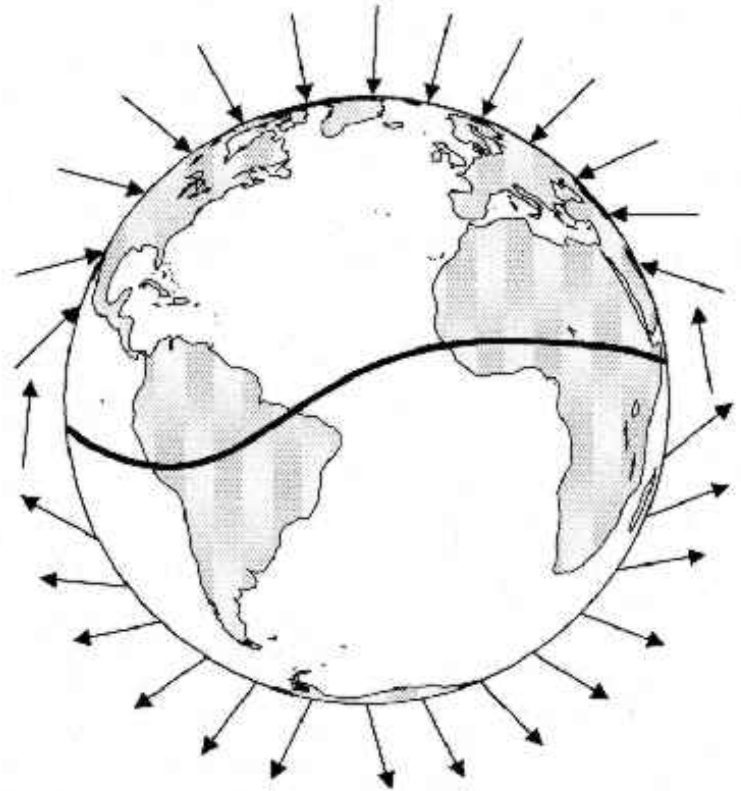
- [Verloren auf hoher See ...](#)
- [Tauben finden nach Hause](#)
- [Die wandernden Langusten](#)
- [Infos im Erdmagnetfeld](#)
- [Das Erdmagnetfeld als GPS](#)
- [Magnetische Bakterien](#)
- [Der Magnetsinn der Forellen](#)
- [Magnetinduzierte Aktionspotentiale](#)
- [Ein Modell für Magnettransduktion](#)
- [Zusammenfassung und Literatur](#)

Das Erdmagnetfeld als GPS

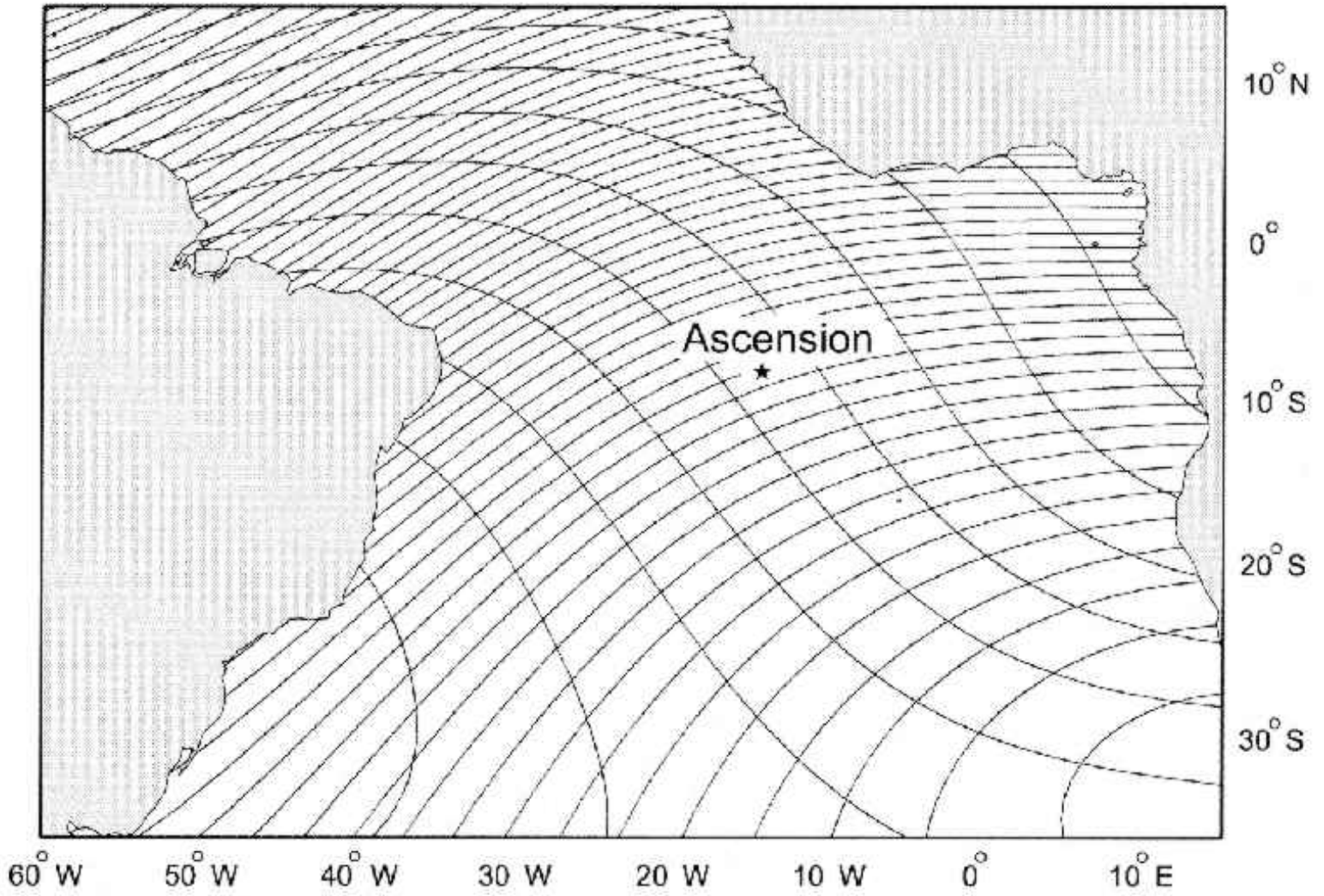
Neben der Information über die Himmelsrichtung (magnetisch Nord) und der lokalen magnetischen Flußdichte ist die Inklination die nützlichste Information für die Orientierung im Erdmagnetfeld. Die Inklination des Magnetfeld-Vektors variiert stark (über 180°) und systematisch zwischen Nord- und Südpol (**rechts**) und liefert deshalb präzise Information über den Breitengrad.

Aus der Kombination der drei Parameter des Erdmagnetfelds (Nordweisung, Intensität, Inklination) erhalten die Tiere Information über ihre **absolute Position** auf der Erde - ähnlich wie wir das von einem GPS-Gerät erhalten (GPS = Global Positioning System), das die absolute Position aus einer trigonometrischen Satellitenpeilung errechnet.

Die Karte **unten** zeigt für den Südatlantik die Kombination von Linien gleicher Magnetintensität (die laufen mehr oder weniger Nord-Süd) zusammen mit den Isoklinen, den Linien gleicher Inklination (die laufen grob west- ostwärts). Die magnetische Flußdichte (= Intensität) ist dabei in 10 nT gestaffelt, die Inklination in 2° . Jeder Stelle im Südantlantik ist durch **eine spezifische Kombination** von Intensität und Inklination gekennzeichnet. Wenn ein Tier diese beiden Parameter messen kann, weiss es genau, wo es ist.



Quelle: Lohmann, K.J. et al., (1999) Long-distance navigation in sea turtles. *Ethology, Ecology and Evolution* 11: 1-23



Zyklusvorlesung "Sinnesphysiologie - vom Ionenkanal zum Verhalten"

START

Der Magnetsinn - Orientierung im Magnetfeld der Erde

Themen:

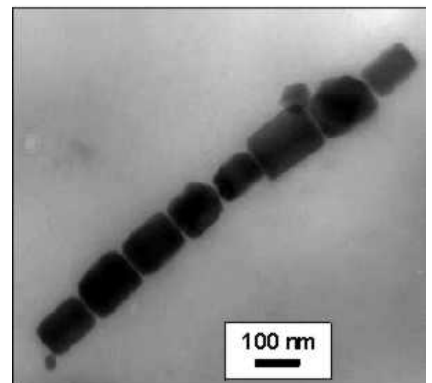
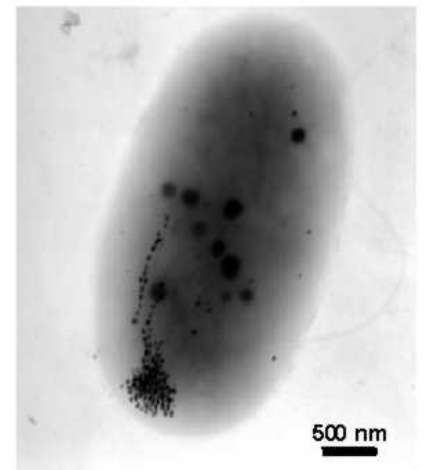
- [Verloren auf hoher See ...](#)
- [Tauben finden nach Hause](#)
- [Die wandernden Langusten](#)
- [Infos im Erdmagnetfeld](#)
- [Das Erdmagnetfeld als GPS](#)
- [Magnetische Bakterien](#)
- [Der Magnetsinn der Forellen](#)
- [Magnetinduzierte Aktionspotentiale](#)
- [Ein Modell für Magnettransduktion](#)
- [Zusammenfassung und Literatur](#)

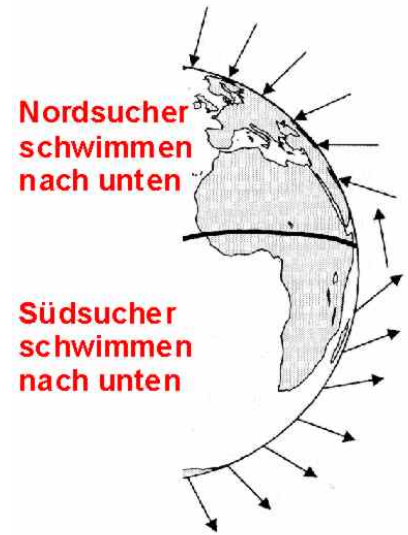
Magnetische Bakterien

Für Sinnesphysiologen ist die vielleicht spannendste Frage bei der Untersuchung der Magnetorientierung, welche Sensoren die Tiere besitzen, um das Erdmagnetfeld mit hoher Präzision analysieren zu können. Den ersten Hinweis auf einen zellulären Magnetfeldsensor lieferte das magnetotaktische Bakterium *Magnetospirillum magnetotacticum* (**rechts, oben**). Dieses Bakterium synthetisiert permanent-magnetische Eisenoxidkristalle (Fe_3O_4) - Magnetit. Einzelne Magnetitkristalle können sich nicht stabil im Erdmagnetfeld ausrichten, denn die thermische Energie ist größer als der magnetische Impuls bei den nur ca 50 nm großen Kristallen. Deshalb werden die Einzelkristalle zu Ketten zusammengelagert, in denen die thermische Bewegung gedämpft wird, so daß das magnetische Moment überwiegt (**rechts, mitte**). Die Ketten richten sich entlang des lokalen Magnetfeld-Vektors im Erdmagnetfeld aus.

Warum braucht ein Bakterium Magnete? *Magnetospirillum* ist ein anaerobes Bakterium. Es lebt im marinen Sediment und versucht, möglichst tief ins Sediment einzudringen, um dem giftigen Sauerstoff zu entgehen. Auf der Nordhalbkugel sind *Magnetospirillum*-Bakterien Nordsucher. Sie schwimmen entlang des Magnetfeld-Vektors nach Norden, aber - wegen der gegen die Erde weisende Inklination des Vektors - eben auch nach unten, ins Sediment. Auf der Südhalbkugel, wo die Vektoren von der Erde wegzeigen, sind die Bakterien magnetotaktisch andersrum gepolt: Sie sind Südsucher, sie schwimmen nach Süden und damit ebenfalls ins Sediment (**rechts, unten**).

Die Entdeckung von biogenem Magnetit als zellulärem Sensor für das Erdmagnetfeld hat die Suche nach Magnetit-haltigen Zellen auch bei höheren Tieren stimuliert. Mittlerweile ist Magnetit bei Insekten, Mollusken, Vögeln und Fischen entdeckt worden und gilt als guter Kandidat für Magnetorezeption auch bei Vertebraten.





Zyklusvorlesung "Sinnesphysiologie - vom Ionenkanal zum Verhalten"

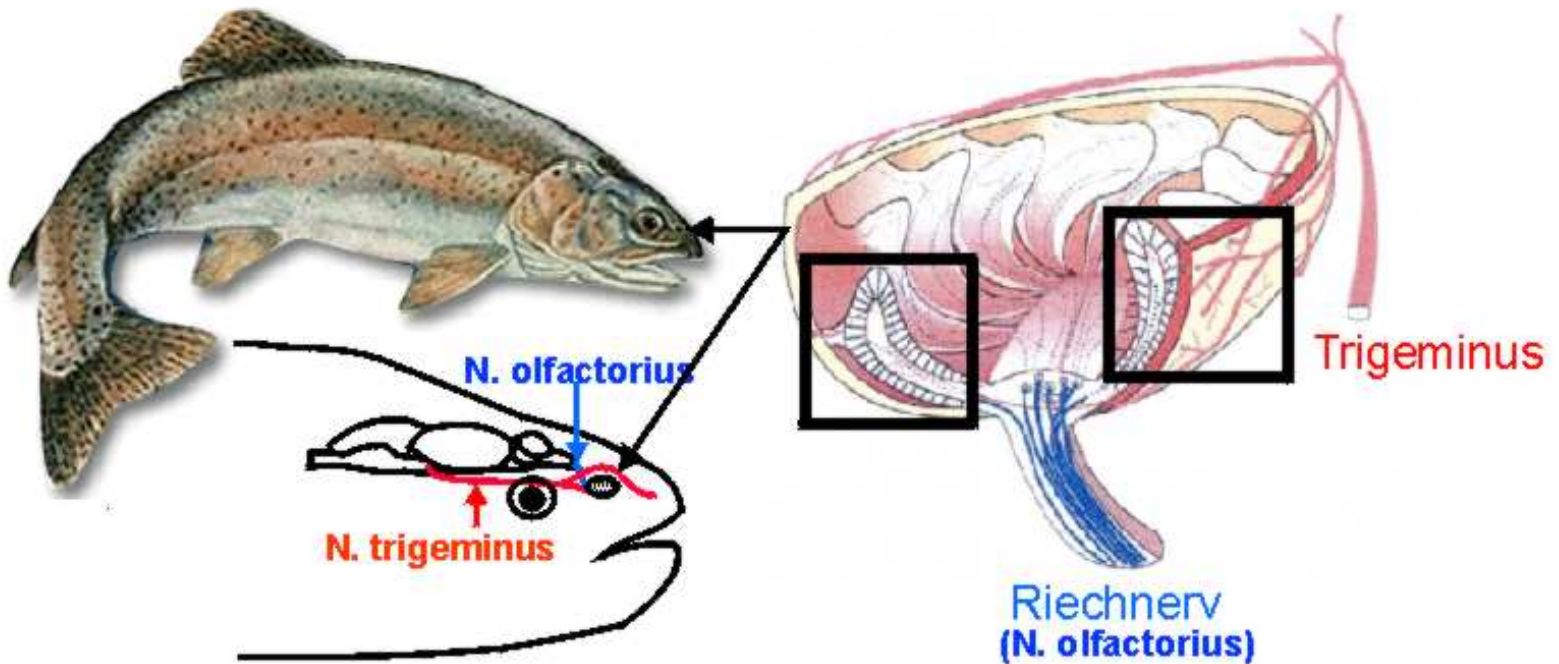
START

Der Magnetsinn - Orientierung im Magnetfeld der Erde

Themen:

- [Verloren auf hoher See ...](#)
- [Tauben finden nach Hause](#)
- [Die wandernden Langusten](#)
- [Infos im Erdmagnetfeld](#)
- [Das Erdmagnetfeld als GPS](#)
- [Magnetische Bakterien](#)
- [Der Magnetsinn der Forellen](#)
- [Magnetinduzierte Aktionspotentiale](#)
- [Ein Modell für Magnettransduktion](#)
- [Zusammenfassung und Literatur](#)

Der Magnetsinn der Forellen



Bei der Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss*) ist es zum ersten mal bei einem Wirbeltier gelungen, einen Zusammenhang von Magnetit-haltigen Zellen, Magnetfeld-abhängiger Aktivität von Nervenzellen, Projektion des magnetosensorischen Signals zum Gehirn und magnetotaktischem Verhalten nachzuweisen. Die Magnetit-haltigen Zellen befinden sich in der Nasengrube (**oben rechts**) unterhalb des olfaktorischen (Riech-) Gewebes. Das Riechepithel bedeckt die Lamellen in der Nasengrube, während die Magnetzellen in dem Bindegewebe unterhalb des Riechepithels zu finden sind (gestreifte Bereiche in den beiden Quadraten). Die Axone der Riechzellen verlaufen durch den Riechnerven zum Riechkolben an der Vorderseite des Gehirns. Die Magnetzellen dagegen werden vom Trigeminusnerven innerviert, der das Signal zur Medulla oblongata im hinteren Teil des Gehirns leitet. Riechzellen und Magnetzellen haben also offensichtlich funktionell nichts miteinander zu tun - sie befinden sich nur in derselben anatomischen Struktur. Ähnlich wie bei Forellen hat man auch beim Lachs Magnetzellen in der Nase entdeckt. Beide Fische können auf Magnetreize trainiert werden und benutzen vermutlich das Erdmagnetfeld zur Orientierung.

Quelle: Walker, M.M. et al., (1997) Structure and function of the vertebrate magnetic sense. Nature 390: 371-376

Zyklusvorlesung "Sinnesphysiologie - vom Ionenkanal zum Verhalten"

START

Der Magnetsinn - Orientierung im Magnetfeld der Erde

Themen:

- [Verloren auf hoher See ...](#)
- [Tauben finden nach Hause](#)
- [Die wandernden Langusten](#)
- [Infos im Erdmagnetfeld](#)
- [Das Erdmagnetfeld als GPS](#)
- [Magnetische Bakterien](#)
- [Der Magnetsinn der Forellen](#)
- [Magnetinduzierte Aktionspotentiale](#)
- [Ein Modell für Magnettransduktion](#)
- [Zusammenfassung und Literatur](#)

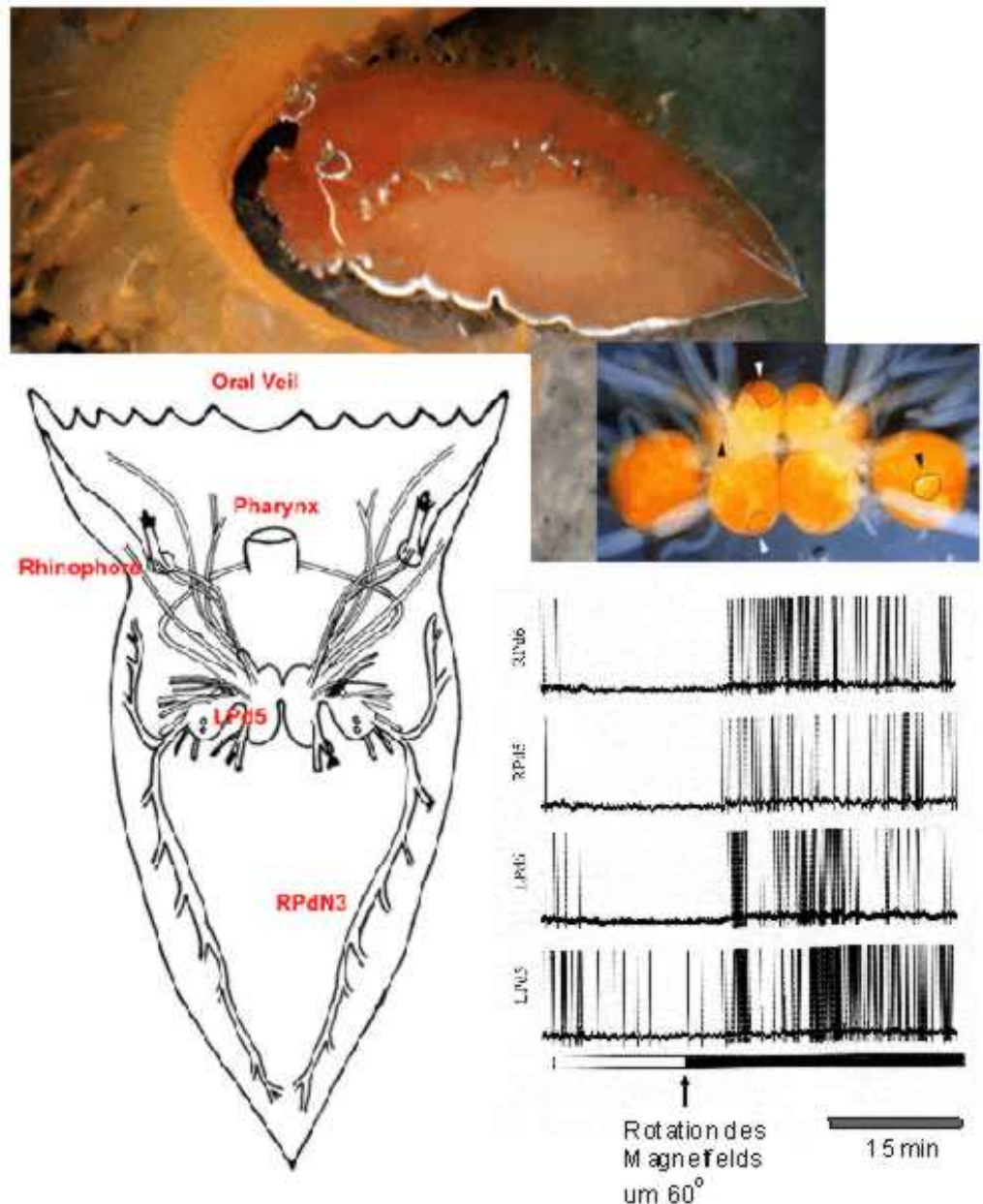
Magnetinduzierte Aktionspotentiale

Für den Neurophysiologen ist Magnetrezeption erst dann nachgewiesen, wenn ein kontrollierter magnetischer Reiz eine reproduzierbare Aktivität in einem identifizierten Neuron hervorruft. Neben den Arbeiten an der Regenbogenforelle sind auch Untersuchungen an der Meerschnecke *Tritonia diomedea* erfolgreich gewesen.

Tritonia orientiert sich am Magnetfeld der Erde. Ihre beiden Pedalganglien LPd und RPd enthalten sehr große Nervenzellen (Durchmesser ca 0.5 mm), von denen man relativ leicht intrazelluläre Ableitungen mit Mikroelektroden erhalten kann.

Rechts gezeigt ist die Reaktion von jeweils zwei Neuronen aus den rechten (RPd) und linken (LPd) Pedalganglien auf die Drehung des experimentell angelegten Magnetfelds um 60°. Die Drehung wurde nach einer Vorlaufzeit von 15 min ausgeführt und bewirkte eine anhaltende Steigerung der AP-Frequenz über die folgenden 30 min.

Aus der Aktivität dieser Neurone kann die Schnecke also Information über ihre Lage im Erdmagnetfeld gewinnen. Wie detailliert diese Information ist, ob insbesondere Kompassinn und Kartensinn ausgebildet sind, ist bisher nicht bekannt. Dieses Experiment ist aber ein wichtiger Nachweis über den Zusammenhang von Magnetreiz und neuronaler Aktivität.



Quelle: Wang, J.H. et al. (2003) Identification of magnetically responsive neurons in the marine mollusc *Tritonia diomedea*. Journal of Experimental Biology 206: 381-388.

Stephan Frings, Uni Heidelberg,

[Abt. Molekulare Physiologie](#)

Juli 2003

s.fring@zoo.uni-heidelberg.de

Zyklusvorlesung "Sinnesphysiologie - vom Ionenkanal zum Verhalten"

START

Der Magnetsinn - Orientierung im Magnetfeld der Erde

Themen:

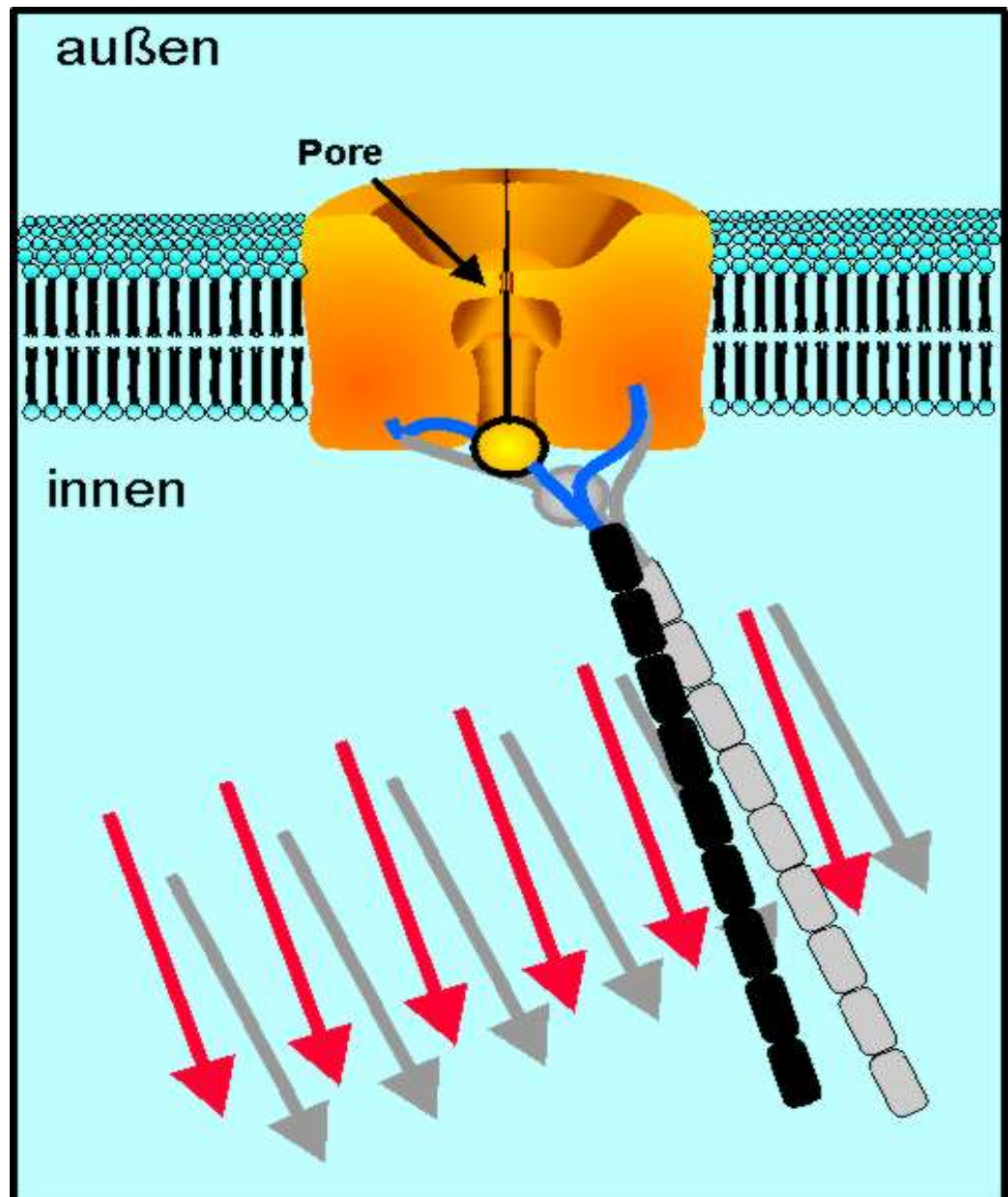
- [Verloren auf hoher See ...](#)
- [Tauben finden nach Hause](#)
- [Die wandernden Langusten](#)
- [Infos im Erdmagnetfeld](#)
- [Das Erdmagnetfeld als GPS](#)
- [Magnetische Bakterien](#)
- [Der Magnetsinn der Forellen](#)
- [Magnetinduzierte Aktionspotentiale](#)
- [Ein Modell für Magnettransduktion](#)
- [Zusammenfassung und Literatur](#)

Ein Modell für Magnettransduktion

Wie kann eine Änderung im Magnetfeld die elektrische Aktivität eines Neurons verändern? Die elektrische Aktivität von Neuronen (die Anzahl von Aktionspotentialen pro Zeit) wird durch Ionenkanäle kontrolliert. Bei Öffnung von Kationenkanälen fließt ein depolarisierender Strom in das Neuron und erhöht die AP-Frequenz. Umgekehrt kann die Öffnung von Anionenkanälen die Neurone hyperpolarisieren und damit hemmen.

Es gibt gute Hinweise dafür, daß Magnetketten als Sensoren für den lokalen Magnetfeldvektor dienen. Damit eine Drehung der Magnetkette in eine Depolarisation umgesetzt wird, muß der Magnetit die Aktivität eines Ionenkanals kontrollieren. Eine **Arbeitshypothese** sieht die Magnetkette in direkter Verbindung mit einem Ionenkanal - vielleicht mit Mikrotubuli oder Mikrofilamenten am Kanal befestigt.

Jeder Kanal hat einen "Gating"-Mechanismus, eine molekulare Vorrichtung, die die Pore des Kanals öffnet oder verschließt. Solch ein Gating-Mechanismus ist **rechts** in Form einer Kugel symbolisiert, die den Weg durch die Pore freigibt oder verschließt. Solche Verschlusskugeln sind bei Ionenkanälen durchaus bekannt (Stichworte: N-type inactivation, chain-and-ball mechanism, [Kurzinfo](#)). Die Magnethypothese sieht vor,



daß eine solche Kugel bei geeigneter

Drehung des Magnetfeldes (**grau**) von der Pore weggezogen wird. Dadurch wird die Pore frei, Strom fließt in die Zelle, depolarisiert die Membran und aktiviert das Neuron. Diese Hypothese ist noch keineswegs bewiesen, aber sie dient dazu, neue Experimente zu entwerfen, um das Geheimnis der **Magnettransduktion** aufzuklären.

Nach: Walker, M.W. et al. (2002) The magnetic sense and its use in long-distance navigation by animals. *Current Opinion in Neurobiology* 12: 735-744.

Stephan Frings, Uni Heidelberg,

[Abt. Molekulare Physiologie](#)

Juli 2003

s.frings@zoo.uni-heidelberg.de

Zyklusvorlesung "Sinnesphysiologie - vom Ionenkanal zum Verhalten"



Der Magnetsinn - Orientierung im Magnetfeld der Erde

Themen:

- [Verloren auf hoher See ...](#)
- [Tauben finden nach Hause](#)
- [Die wandernden Langusten](#)
- [Infos im Erdmagnetfeld](#)
- [Das Erdmagnetfeld als GPS](#)
- [Magnetische Bakterien](#)
- [Der Magnetsinn der Forellen](#)
- [Magnetinduzierte Aktionspotentiale](#)
- [Ein Modell für Magnettransduktion](#)
- [Zusammenfassung und Literatur](#)

Zusammenfassung:

- Orientierung durch Magnetsinn ist bei vielen Tierarten nachgewiesen.
- Bei der Fernnavigation ist der Magnetsinn nur eine von mehreren Orientierungshilfen.
- Der Magnetsinn hat zwei getrennte Aspekte:
 1. Kompassinformation
 2. Karteninformation
- Bei einigen Tieren sind Magnetfeld-empfindliche Neurone mit Projektionen zum Gehirn identifiziert worden.
- Als Sensor dient vermutlich biogener Magnetit. Ketten aus Magnetitkristallen richten sich im Magnetfeld aus.
- Die gegenwärtige Arbeitshypothese besagt, daß die Magnetit- Ketten mit Ionenkanälen verbunden sind und deren Öffnung – das Gating - steuern.

Literatur:

- Boles, L.C., Lohmann, K.J. (2003) True navigation and magnetic maps in spiny lobsters. *Nature* 421: 60-63 [pdf](#)
- Kirschvink, J.L. (1997) Homing in on vertebrates *Nature* 390: 339-340 [pdf](#)
- Kirschvink, J.L., Walker, M.W., Diebel, C.E. (2001) Magnetite-based magnetoreception *Current Opinion in Neurobiology* 11: 462-467 [pdf](#)
- Lohmann, K.J., Hester, J.T., Lohmann, C.M.F. (1999) Long-distance navigation in sea turtles. *Ethology Ecology + Evolution* 11: 1-23. [pdf](#)
- Lohmann, K.J., Johnson, S. (2000) The neurobiology of magnetoreception. *Trends in Neuroscience* 23: 153-159. [pdf](#)
- 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. [pdf](#)
- Walker, M.W., 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.D., Kirschvink, J.L. (2003) Detection and use of the earth's magnetic field by aquatic vertebrates. in: *Sensory Processing in Aquatic Environments*. Collin + Marshall, eds., Springer Verlag, New York. pp 53 - 74 [pdf](#)

- Wang, J.H., Cain, S.D., Lohmann, K.J. (2003) Identification of magnetically responsive neurons in the marine mollusc *Tritonia diomedea*.
Journal of Experimental Biology 206: 381-388 [pdf](#)