

## Sistema de navegação em aves: mecanismos e aplicações

Daniel M. A. Pessoa

Departamento de Zoologia, IB, Universidade de Brasília, 70910-900, Brasília, D.F., Brasil.

Recebido em 20 de junho de 1998; aceito em 20 de outubro de 1998

Navegação é o processo que envolve a procura espacial de um local de destino através da utilização de estímulos que não possuem nenhuma relação previsível com aquele local. Portanto, a navegação animal utiliza, como pontos de referência, a posição do sol e o campo magnético terrestre, dentre outras pistas. O destino é normalmente algum tipo de refúgio, como um ninho, um poleiro ou um esconderijo. Animais residentes ("homing animals"), que retornam para casa, são bons objetos de pesquisa porque o investigador já possui uma boa idéia de onde, e de como, é o local de destino do animal (Dusenbery 1992). Experimentos com habilidades de navegação de animais normalmente testam as habilidades de indivíduos em voltar para casa, sob certas condições, após terem sido deslocados por um experimentador. Muitas pesquisas também visam a maior compreensão de outro comportamento comum em que a navegação exerce um papel importante, que é a migração sazonal.

Desvendar a questão de como os animais residentes e migratórios encontram seu caminho tem sido surpreendentemente difícil. Apesar dos inúmeros trabalhos com aves, muitos dos dados permanecem confusos e parecem contraditórios. Um problema fundamental é a dificuldade de rastrear detalhadamente a rota seguida por um animal. Outra dificuldade é a utilização, por muitas espécies, de estratégias múltiplas na navegação e a modificação desta de acordo com as condições prevalentes. Devido a esta redundância, determinar as habilidades de navegação de uma espécie é difícil e, em nenhuma situação, tem-se um entendimento completo do fenômeno (Dusenbery 1992).

### ORIENTAÇÃO MAGNÉTICA EM AVES

*O campo magnético da Terra.* O campo magnético é um campo dipolar, cujos pólos situam-se nos arredores dos polos geográficos. As linhas do campo magnético saem do solo no polo antártico, curvando-se ao redor da Terra e penetrando novamente na sua superfície no polo ártico, isto é, o vetor magnético aponta para cima no hemisfério sul e para baixo no hemisfério norte, sendo paralelo à superfície da Terra no equador magnético (Skiles 1985). O ângulo entre o vetor magnético e a linha do horizonte é chamado de inclinação; linhas de mesma inclinação correm paralelas às linhas de mesma latitude. O norte magnético e o norte geográfico

diferem basicamente em apenas alguns graus. Esta diferença, inclinação ou variação, pode ser considerável perto dos polos magnéticos, mas logo torna-se negligenciável em menores latitudes. Na maior parte do mundo, as linhas de campo magnético correm no sentido sul-norte. A intensidade total do campo decresce gradual e simetricamente em ambos os hemisférios, com valores máximos de cerca de 60000 nT nos pólos até cerca de 30000 nT próximo ao equador magnético (Skiles 1985).

Uma quantidade de irregularidades temporais e espaciais estão superpostas ao padrão geral. Desvios dos valores ideais mostram padrões continentais; diferentes graus de magnetização de rochas causam anomalias magnéticas locais, as quais, no entanto, raramente excedem 1000 nT. Variações temporais no campo geomagnético ocorrem diariamente, de século em século, ou em escala geológica. Os dois últimos tipos de mudança são tão lentos que são levados em conta apenas em considerações evolutivas. As variações diárias regulares, em contraste, estão em torno de 30-100 nT, e flutuações irregulares associadas com tempestades magnéticas são importantes para todas as considerações relativas a mapas de navegação (Skiles 1985).

Por causa de sua estrutura, o campo geomagnético representa uma fonte muito confiável e onipresente de informação. Os vetores magnéticos provêm informação direcional, e a distribuição espacial de fatores como intensidade total e inclinação podem prover informação a respeito de posição (Wiltschko e Wiltschko 1996).

*O compasso magnético das aves.* O compasso magnético foi primeiramente descrito para *Erithacus rubecula*, um passeriforme que migra durante a noite. Indivíduos capturados tornaram-se ativos em suas gaiolas nas épocas do ano correspondentes ao período migratório da espécie, e preferiam ficar na parte da gaiola que apontava em direção à região de migração. Este comportamento foi utilizado para analisar a orientação de pássaros em laboratório, onde condições magnéticas podem ser facilmente controladas. Quando o polo magnético foi alterado por meio de uma solenóide, enquanto a intensidade total e inclinação do campo permaneceram inalteradas, os pássaros alteraram suas preferências direcionais de acordo com a mudança da posição do norte magnético, indicando que eles usaram o campo magnético para determinar direções (Wiltschko e Wiltschko 1996).

A análise do compasso magnético das aves mostrou algumas diferenças marcantes em comparação com o compasso magnético técnico utilizado pelos homens. Por exemplo, foi encontrado que, em aves, ele era sintonizado na intensidade total do campo magnético ambiental. Quando vivendo em intensidades de 46000 nT, *E. rubecula* não se orientava em campos de 34000 nT ou menores e, mais surpreendente, nem de 60000 nT ou superiores. Contudo, os pássaros mantidos por pelo menos três dias em tais campos readquiriam a habilidade de se orientar. Aparentemente, o compasso magnético oferece um número maior de possibilidades que o encontrado na prática (Wiltschko 1978).

Outra característica do compasso magnético é que ele funciona como um compasso de inclinação, ou seja, é baseado na direção axial das linhas do campo e sua inclinação no espaço, ignorando a polaridade. Invertendo-se o componente vertical obteve-se o mesmo efeito de se inverter o componente horizontal; uma reversão dos dois componentes, que significa uma inversão de polaridade enquanto se mantém o curso das linhas do campo, não alterou o comportamento dos pássaros (Wiltschko e Wiltschko 1972). O compasso magnético de aves é um compasso de inclinação: ao invés de indicar norte ou sul, ele distingue entre direção polar, onde os vetores apontam para o solo, e direção equatorial, onde os vetores apontam para o céu. Em um campo horizontal, a informação do compasso magnético é bimodal (Wiltschko e Wiltschko 1996).

*Orientação com ajuda do compasso magnético.* Uma quantidade de outras espécies migratórias têm sido testadas em campos magnéticos alterados, confirmando o uso do compasso magnético (Wiltschko e Wiltschko 1996). A lista inclui aves migratórias de longa e curta distância, e aves dos hemisférios norte e sul. A maioria das espécies migram à noite; contudo, o passeriforme Australiano *Zosterops lateralis* (Zosteropidae) migra durante o pôr do sol, e os "comedores-de-mel" *Lichenostomus chrysops* (Meliphagidae), também do hemisfério sul, migram durante o dia, com seu pico de migração no meio da manhã (Munro e Wiltschko 1993). A família Meliphagidae é endêmica da Austrália e não possui parentesco próximo com nenhuma espécie estudada até agora. Essas descobertas sugerem que o compasso magnético de inclinação é um mecanismo amplamente disseminado entre as aves, independentemente de seu parentesco filogenético, distribuição geográfica e hábitos migratórios (Wiltschko e Wiltschko 1996).

Este fato tem implicações interessantes para a migração das aves. Experimentos com indivíduos jovens, que cresceram em cativeiro, e nunca tiveram a oportunidade de ver pistas celestiais indicam que a direção de migração é geneticamente codificada como uma direção do compasso geomagnético. Em ambos os hemisférios, aves começam a migrar em outubro em direção ao equador, o que significa sul para as aves do hemisfério norte e norte para as aves do hemisfério sul. Por causa das diferenças na inclinação, aves migrantes podem ter um programa migratório comum (Wiltschko et al. 1993).

Três espécies que comprovadamente utilizam o compasso de inclinação, *Sylvia borin*, *Ficedula hypoleuca*, e *Dolichonix oryzivorus*, migram trans-equatorialmente. Estas espécies confrontam dois problemas: o compasso de inclinação se torna ambíguo no campo horizontal do equador magnético e, à medida que se distanciam do equador magnético as aves devem reverter sua direção de migração com base no compasso de inclinação de modo a continuarem na mesma direção (Wiltschko e Wiltschko 1996). Aves que regularmente cruzam o equador magnético desenvolveram meios de superar esta situação. Experimentos com *S. borin* indicam como foi resolvido o problema de modificar a direção de migração, de polo-equador para equador-polo. Durante a migração do outono, aves que foram mantidas em campos magnéticos horizontais por dois dias reverteram suas tendências direcionais, dirigindo-se agora ao polo norte (direção do polo), enquanto aves controle (não tratadas) continuaram a se dirigir ao polo sul (direção do equador) até o final do percurso de migração (Wiltschko e Wiltschko 1992). Aparentemente, o campo horizontal do equador magnético serve como estímulo para que a direção de migração do animal se inverta de equatorial para polar.

Resta o problema específico da orientação no equador magnético. Em laboratório, espécimes de *S. borin* ficaram desorientados quando sujeitos a um campo magnético horizontal como única pista disponível (Wiltschko e Wiltschko 1996). Na natureza, contudo, fatores adicionais podem ajudar as aves na resolução do problema (Beason 1992).

*A precisão da orientação por compasso magnético.* Vetor, ou tendência direcional, é a representação estatística do grau de concordância das escolhas direcionais das aves; quanto mais próximas forem as direções escolhidas pelas aves, maior será o vetor médio. O vetor médio será igual a 1, caso as respostas de todas as aves sejam iguais. Na maioria dos experimentos com aves migratórias o comprimento dos vetores está ao redor de 0,5, o que parece não sugerir uma precisão muito alta. No entanto, os vetores são normalmente baseados em dados de uma série de indivíduos, e diferenças intra-específicas podem contribuir para as variações (Wiltschko e Wiltschko 1996).

O comportamento das aves livres certamente sugere uma alta precisão. Pombos liberados sob céus nublados, isto é, que precisam basear-se em compasso magnético, podem produzir vetores acima de 0,9, significando que neste caso variações individuais e imprecisão individual no processo de navegação e orientação por compasso resultam num desvio angular menor que 25°. Se pombos são acostumados a voar sob céus nublados, sua orientação sob céus ensolarados e céus nublados não irá diferir (Keeton 1969), o que indica que a precisão do compasso magnético é igual a do compasso solar.

*'Mapas' magnéticos na navegação de aves.* Outro uso de informação magnética tem sido discutido. Parâmetros magnéticos podem constituir coordenadas de um 'mapa' de navegação, isto é, mecanismos utilizados por aves perdidas



para encontrar a direção de casa a partir de informação local. No entanto, as idéias sobre este conceito ainda estão muito vagas e, portanto, não se pode elaborar experimentos que forneçam às aves informações falsas a este respeito (Wiltschko e Wiltschko 1996).

Se pombos usassem elementos de mapas magnéticos, sua orientação seria afetada em sítios onde valores magnéticos locais desviam, significativamente, do curso principal do campo magnético na região. Esta previsão é sustentada pela observação de que, em anomalias fracas, desvios consideráveis na rota de certas aves foram observadas; em anomalias fortes, com um gradiente magnético excessivo, pombos mostraram maiores desvios de rota e até mesmo tornaram-se desorientados (Frei 1982).

Uma vez que pombos, utilizando informações de mapas magnéticos, teriam que adequar-se às variações magnéticas, suas respostas às flutuações temporais do campo geomagnético tornaram-se de interesse. As variações diárias regulares no campo geomagnético também parecem afetar a capacidade que uma ave tem de encontrar o caminho de casa: em alguns casos, as rotas médias registradas às 06:00 h diferiram por mais de 30° daquelas das mesmas aves liberadas ao meio dia. Estas diferenças foram anuladas por ímãs. Contudo, este efeito foi observado somente em alguns anos, mas não em outros, e nem todas as aves foram igualmente afetadas. Outro aspecto ímpar dos efeitos associados às variações temporais no campo magnético é que sua manifestação não é sempre previsível através do conceito tradicional de mapa (Wiltschko e Wiltschko 1996).

Os resultados de vários tratamentos experimentais, executados antes e durante a soltura das aves, têm sido discutidos à luz dos componentes de mapas magnéticos. Pombos liberados sob o sol, com pequenos ímãs presos às costas ou solenóides ao redor de suas cabeças, desviam-se levemente mais de suas rotas quando comparados com animais não tratados (controle), cujos desvios estão na ordem de 30° (Keeton 1971). Tratamentos com campos oscilatórios, antes da soltura, causaram desvios marcantes nas rotas de vôos em relação às rotas das aves controle, uma maior dispersão das trajetórias de vôo, ou ambos (Papi *et al.* 1983). A força do efeito dependeu da forma do impulso e da frequência do campo aplicados. Pós-efeitos, observados depois de tratar pombos com campos extremamente fortes, ou pulsos curtos e fortes, também variaram grandemente, de uma deflexão de mais de 90° até nenhuma deflexão (Ioalè e Teyssèdre 1989).

Todas as considerações teóricas sobre orientação posicional fundamentam-se sobre a idéia de uma grade de gradientes cujos pontos formam as coordenadas do mapa; assume-se que as aves comparam os valores locais com os valores lembrados de casa. Parâmetros mostrando gradientes, como intensidade total e inclinação, poderiam teoricamente servir como fatores de mapa. Contudo, as aves poderiam ter que detectar diferenças diminutas na ordem de 10 nT contra um fundo de 30000-50000 nT (Wiltschko e Wiltschko 1996). Problemas adicionais surgem porque os dois parâmetros,

apesar de mostrarem gradientes mundiais, podem ser irregulares numa escala mais local, com anomalias excedendo as diferenças a serem medidas. As variações diárias em ambos os parâmetros são da mesma magnitude, sem mencionar tempestades magnéticas que podem causar diferenças muito maiores que estas. Não está claro, ainda, como aves resolvem o problema de distinguir as mudanças causadas por variações espaciais daquelas causadas por variações temporais, ao mesmo tempo em que levam irregularidades locais em consideração (Wiltschko e Wiltschko 1996).

Parece paradoxal que anomalias fortes possam causar desorientação, enquanto que ímãs, que representam uma distorção muito maior do campo magnético que a maioria das anomalias, causam apenas leves desvios. As deflexões induzidas por variações temporais do campo magnético também são inexplicáveis, e uma quantidade de outras questões também aguardam respostas (Wiltschko e Wiltschko 1995).

### SISTEMAS DE ORIENTAÇÃO NA MIGRAÇÃO SAZONAL

O desafio fundamental na navegação é determinar a localização do ponto de destino com respeito à posição momentânea da ave. As soluções, para este e outros problemas, diferem de certa forma para os dois principais comportamentos afetados pela navegação: migração sazonal e achar o caminho de casa ("homing") (Dusenbery 1992).

*Migração sazonal.* Dentre as aves migratórias norte-americanas, o comportamento de orientação do passeriforme *Passerculus sandwichensis* tem sido mais extensamente estudado que o de qualquer outra espécie. Seu comportamento de orientação parece ser típico de espécies migratórias noturnas e, assim sendo, é agora uma das duas ou três espécies melhor conhecidas no mundo (Able e Able 1996).

*Ontogenia dos sistemas de orientação.* Para estudar a ontogenia dos mecanismos de orientação, indivíduos de *P. sandwichensis* foram capturados nos seus ninhos durante os primeiros dias de vida e criados em condições de laboratório. Desta forma, a experiência dos pássaros com pistas de orientação relevantes pode ser controlada e manipulada para revelar as relações entre as diferentes capacidades de orientação. Esta tem sido uma abordagem produtiva porque o número de estímulos envolvidos em orientação de aves é grande (o sol, padrões de luz polarizada, as estrelas, o campo magnético), e a abordagem ontogenética reduz algumas das complexidades que podem obscurecer relações em indivíduos adultos (Able e Able 1996).

Aves canoras migratórias vêm ao mundo aparentemente com duas representações inatas das direções da primeira migração, uma codificando campo magnético, e a outra codificando o eixo da rotação celestial (Wiltschko *et al.* 1987). A habilidade de se orientar na direção migratória apropriada, baseada em campo magnético, se desenvolve em aves jovens criadas inteiramente em laboratório sem

nenhuma exposição à informação visual relevante à orientação. Esta habilidade tem sido demonstrada em espécies de pássaros europeus (Wiltschko *et al.* 1980) e em *P. sandwichensis* (Able e Able 1993a). Crescer dentro do ambiente magnético da Terra e exposto a um ciclo de luz/escuro parece ser suficiente para o desenvolvimento desta habilidade. Presumivelmente, algumas variações restritas de intensidades do campo magnético podem ser efetivas (Wiltschko 1978) e, tanto quanto o compasso magnético das aves é baseado em inclinação, um desenvolvimento apropriado pode depender da inclinação do campo magnético local. Experimentos recentes (Weindler *et al.* 1995) têm mostrado que o desenvolvimento de orientação magnética pode ser danificado se a experiência de aves jovens for confinada a campos de inclinações perpendiculares (73°) e, em teoria, inclinações muito horizontais deveriam ser problemáticas também.

*Passerculus sandwichensis* retirados do campo antes dos olhos abrirem e criados inteiramente em laboratório exibem, durante sua primeira migração em outubro, orientação magnética que é axial e orientada no sentido noroeste-sudeste (Able e Able 1993a). Esta orientação de desenvolvimento espontâneo é denominada compasso magnético primário (Able e Bingman 1987).

Nos primeiros estudos de ontogenia de *P. sandwichensis*, Bingman (1983) descobriu que a direção preferida deste compasso magnético primário poderia ser modificada por exposição do animal a pistas celestiais. Pássaros criados em condições em que as direções do compasso magnético e as direções geográficas diferiam (isto é, criados em grandes distorções magnéticas) alteraram sua orientação magnética no outono. Eles adotaram uma preferência por uma nova direção magnética, que correspondia à direção geográfica de migração apropriada. Estes resultados têm sido replicados em várias espécies. Portanto, as duas aparentes representações inatas da migração, rotação celestial e campo magnético, podem interagir em pássaros que crescem em condições naturais com exposição a ambas. Direções geográficas ou verdadeiras precedem e calibram a direção magnética preferida. A primazia das direções geográficas tem sentido tanto adaptativo quanto tem relevância para aves que precisam mover-se de latitudes altas para latitudes mais baixas na sua primeira migração, e muitos *P. sandwichensis* crescem em áreas com grandes distorções magnéticas (Able e Able 1996).

Nos experimentos de Bingman (1983), os pássaros foram expostos a céus diurnos e noturnos com o campo magnético modificado. Portanto, foi impossível inferir algo a respeito das pistas visuais envolvidas na calibragem da orientação magnética. Subseqüentemente, Able e Able (1990a) mostraram que exposição a dia claro tanto quanto a céus noturnos foi suficiente para alterar as preferências magnéticas. Rotação celestial, conhecida por sua importância na ontologia do compasso estelar (Wiltschko *et al.* 1987), pode revelar direções do compasso geográfico (norte verdadeiro) durante o dia ou a noite. Inicialmente testou-se

até onde a rotação das estrelas poderia calibrar a orientação magnética (Able e Able 1990b).

Quatro grupos de *P. sandwichensis* criados em cativeiro foram expostos durante a noite a céus artificiais com um padrão arbitrário de estrelas. Cada grupo de pássaros visualizou o céu de uma pequena caixa em uma das quatro direções (pontos cardeais) sob o disco de estrelas simuladas. O disco de estrelas rodou em volta do seu centro a 15° h<sup>-1</sup> (o sentido de rotação mudou aleatoriamente de noite para noite), portanto cada grupo experimental viu o centro de rotação do céu em diferentes direções magnéticas. Se o centro de rotação do céu artificial define o norte verdadeiro para os pássaros e provê uma referência para a modificação das preferências magnéticas, então os grupos de pássaros deveriam diferir em sua orientação magnética. Testes realizados durante o primeiro outono dos pássaros, em campos magnéticos modificados e não modificados, mostraram que a sua orientação magnética tinha sido alterada como previsto (Able e Able 1990b). Portanto, o eixo de rotação estelar provê um estímulo suficiente para modificar o desenvolvimento das preferências direcionais magnéticas.

Durante o dia, aves podem acessar rotação celestial utilizando ao menos duas pistas visuais: a trajetória do sol através do céu, assim como padrões estáticos e dinâmicos de luz polarizada em dias claros (Phillips e Waldvogel 1988). Para investigar este problema, foram retirados um dos dois estímulos potenciais. Quatro grupos de aves criadas em cativeiro foram expostas a céus claros, por 3-4 h por vez, no período entre o nascer-do-sol e o pôr-do-sol. A experiência dos quatro grupos diferiu com respeito à visualização de padrões de luz polarizada e do céu em um campo magnético distorcido ou não. Orientação migratória alterada foi observada somente no grupo com o campo magnético distorcido, que tinha acesso ao céu natural incluindo o sol, assim como aos padrões de luz polarizada. O grupo com campo distorcido que visualizou o céu através de despolarizadores não mostrou evidências de alterações de orientação magnética. Aves de todos os grupos tiveram a semelhante oportunidade de observar a posição do sol e sua trajetória através do céu. Os resultados, portanto, mostraram que luz polarizada é o estímulo necessário para produzir calibragem da orientação magnética durante o dia (Able e Able 1993b).

Para determinar se padrões de luz polarizada no céu são suficientes para afetar a calibragem da orientação magnética, foram realizadas manipulações diretas de padrões de luz polarizada vistos pelas aves na aurora e no crepúsculo (Able e Able 1995). *Passerculus sandwichensis* criados em cativeiro puderam observar o céu claro por uma hora antes da aurora e uma hora após o crepúsculo. Eles nunca viram o sol ou as estrelas. Os pássaros observaram o céu através de faixas de material polarizante que cobriam as gaiolas afuniladas de Emlen. Para cada grupo de pássaros, o eixo do vetor *e* do material polarizante foi alinhado em uma das três orientações com respeito à azimuta da alvorada e crepúsculo: 90°, 45° sentido horário; ou 45° sentido anti-horário. Quando testados para orientação magnética em outubro, as direções



escolhidas pelos três grupos diferiram significativamente e do modo previsto por um modelo em que padrões estáticos de luz polarizada são usados para localizar o polo norte verdadeiro (Phillips e Waldvogel 1988). Os padrões estáticos utilizados nestes experimentos são, é claro, instantes da rotação da luz polarizada em relação ao polo celeste. Apesar de simplificados, eles parecem ser suficientes para prover a referência geográfica necessária para calibragem da orientação magnética (Able e Able 1996).

Relativamente menos se sabe a respeito do desenvolvimento dos mecanismos visualmente orientados em *P. sandwichensis*. Os pássaros de Bingman (1983), criados em cativeiro de ambiente aberto, mostraram uma orientação axial nordeste-sudoeste quando testados sob céus estrelados em campos magnéticos verticais (isto é, nenhuma informação para orientação magnética disponível). Um grupo de *P. sandwichensis* que cresceu em área aberta sob um campo magnético distorcido mostrou uma orientação idêntica sobre as estrelas, indicando que o desenvolvimento da orientação estelar não é afetado por influências magnéticas. Resultados similares foram encontrados para outras espécies (Wiltschko *et al.* 1987). Padrões de configuração de estrelas adquirem significados direcionais aprendidos a partir do eixo de rotação estelar. Com base numa regra interna, a estrela polar é definida como o norte verdadeiro. Uma vez aprendida, a informação rotacional não é mais requerida, e a relação estática entre as estrelas é suficiente para a orientação (Wiltschko *et al.* 1987).

A informação visual durante o por do sol é de primeira importância no leque de mecanismos de orientação apresentados pelo *P. sandwichensis* (Moore 1985). Nesta espécie, assim como para outras aves migratórias noturnas (e.g. *Sylvia atricapilla*, Helbig 1990; *Erithacus rubecula*, Helbig 1991), padrões de luz polarizada ao por do sol, preferencialmente à posição do sol durante sua trajetória, parece oferecer a informação direcional relevante. Para descobrir como esta orientação se desenvolve, *P. sandwichensis* criados em laboratório foram expostos a céus de dias claros em gaiolas cobertas com folhas polarizadoras, tal que, cada um dos três grupos de pássaros fosse exposto a uma relação direcional diferente entre a azimuta do sol, o vetor  $e$  de polarização da luz, e direções magnéticas. Em seu primeiro outono, sob céus claros (sem polarizadores) e sob o campo magnético normal, a orientação migratória dos pássaros durante o crepúsculo mostrou que eles tinham aprendido direções do compasso relacionando-as aos padrões manipulados de luz polarizada. Eles selecionaram as direções indicadas por este compasso de luz polarizada em detrimento às direções magnéticas, e pareceram ser incapazes de selecionar direções apropriadas quando a posição do sol se pondo no horizonte era a única pista visual disponível (testes sob material despolarizante) (Able e Able 1990c).

Aves jovens devem aprender a se orientar através de compasso utilizando o vetor  $e$  de luz polarizada com base em algumas regras semelhantes àquelas envolvidas no estabelecimento de compassos estelares (Phillips e

Waldvogel 1988). Os estímulos visuais podem ser calibrados por alguma outra pista direcional. O campo magnético pode estar envolvido na calibragem do compasso de luz polarizada (Able e Able 1995).

*Plasticidade dos sistemas de orientação em adultos.* Moore (1978) concluiu que a informação direcional durante o crepúsculo era necessária e suficiente para orientação migratória, e não pôde achar evidências de que *P. sandwichensis* possui um compasso estelar independente. Este quadro também surgiu para uma série de outras espécies (Able 1993). Apesar de Bingman (1983) ter mostrado que *P. sandwichensis* criados em laboratório desenvolvem um compasso estelar funcional, ele certamente parece ser hierarquicamente inferior em relação aos outros sistemas de orientação. Um maior número de estudos é necessário para se entender o desenvolvimento do compasso estelar nesta espécie e seu papel, se algum, na orientação das aves migratórias (Able e Able 1996).

Com base no conhecimento corrente, a integração entre pistas de orientação, ou compassos, nesta espécie - parece ser muito semelhante a de outras aves migratórias noturnas, entretanto estudos comparativos são escassos (Able 1993). Em escolhas de orientações a curta distância, informação visual ao por do sol supera tanto pistas magnéticas quanto estelares, e luz polarizada é o estímulo relevante durante a orientação crepuscular (Bingman e Wiltschko 1988). Em várias espécies européias existe uma evidência de que o compasso magnético precede as estrelas na orientação de viagens curtas, e que padrões artificiais de estrelas podem ser calibrados por direções magnéticas (Wiltschko e Wiltschko 1976). Tende-se a acreditar que a interação entre predisposições inatas e aprendizado programado, que caracteriza o desenvolvimento dos mecanismos de orientação, chega a um fim quando as aves atingem a idade migratória. Em aves adultas, experimentos têm procurado descobrir as relações hierárquicas entre o que se presumiam ser mecanismos inflexíveis de orientação. Rotação celestial provê informação a respeito das direções reais que calibram as direções de migração escolhidas através do compasso magnético. Sendo as direções reais, as mais relevantes para uma ave migratória, deveria ser vantajoso poder ajustar as preferências magnéticas por uma referência geográfica, especialmente em altas latitudes norte, onde a distorção magnética é grande (Able e Able 1996). Paradoxalmente, no entanto, a orientação magnética, uma vez calibrada, será confiável apenas numa região de distorção similar. Uma ave que esteja voando em uma região de distorção diferente irá achar seu campo magnético inapropriado. Para lidar com este problema, a orientação magnética em aves adultas teria que permanecer flexível à recalibragem (Able e Able 1996). Estudos recentes mostram que este não é o caso (Able e Able 1993a).

Para se esclarecer esta questão, *P. sandwichensis* foram capturados em campo no final da estação reprodutiva. Foram utilizados tanto pássaros adultos com experiência migratória prévia quanto pássaros nascidos durante o verão anterior e

criados no campo. Durante o período migratório do outono, os pássaros foram colocados numa gaiola ao ar livre, sob um campo magnético distorcido. Tentou-se simular uma típica parada de migração, fazendo os pássaros passarem quatro dias e quatro noites sob o campo magnético distorcido. Os pássaros também foram submetidos a uma exposição semelhante a céus diurnos e noturnos sob um campo magnético não distorcido. Comparou-se então a orientação magnética dos pássaros nos dois grupos (jovens vs. adultos). Os resultados mostraram que a calibragem do compasso magnético é a mesma em indivíduos jovens e em adultos (Able e Able 1995). O fato da orientação magnética poder ser calibrada repetidamente e, aparentemente, indefinidamente, sugere que a plasticidade que caracteriza o desenvolvimento precoce persiste durante a vida dos pássaros. A rotação celestial acessada via pistas visuais parece ter grande importância no desenvolvimento precoce e nos adultos. Plasticidade em orientação migratória, portanto, não está confinada a um período sensível no início da vida de *P. sandwichensis* (Able e Able 1996).

### SISTEMAS DE ORIENTAÇÃO NO "HOMING"

"Homing" é o comportamento mais comum que envolve navegação. A palavra "homing" deriva-se de "home", lar em inglês. O problema básico consiste em como retornar ao local de origem (o "lar") após ter sido deslocado dele. O deslocamento pode ser tanto voluntário como imposto (por um experimentador, por exemplo). Devido ao fato do animal já ter visitado o local, uma estratégia para achar esse local é obter a informação necessária durante o deslocamento. A outra estratégia é obter informação nos locais em que a ave se encontra, cada vez que isto for necessário. A primeira estratégia seria baseada em informações vindas de um compasso (sistema que indica direções, análogo a uma bússola). A segunda estratégia poderia ser baseada num mapa mental da área, ou no reconhecimento de pontos de referência familiares (Dusenbery 1992).

Pombos residentes, liberados em locais não familiares, retornam para seus pombais na maioria das vezes. Este fenômeno é a base de um esporte mundial. Nos Estados Unidos, as corridas de pombos mais longas envolvem vôos de 1800 km e, devido ao alto valor do prêmio entregue ao dono do pombo mais rápido, existe uma severa seleção favorecendo pombos que retornam aos seus pombais mais rapidamente (Walcott 1996). Muitos investigadores têm usado estes pombos como modelos de navegação animal. De um ponto de vista evolutivo, os pombos residentes atuais provavelmente descenderam dos pombos selvagens dos rochedos do Mediterrâneo. Estas aves faziam ninhos em desfiladeiros e forrageavam em campos próximos. O "homing" provavelmente evoluiu a partir da necessidade de se retornar ao ninho trazendo comida para os filhotes. De várias maneiras, um pombo que volta para casa enfrenta desafios mais difíceis que uma ave migratória; ele não tem nenhum controle e, normalmente, nenhuma informação da

distância ou direção de seu deslocamento. Mesmo assim, na maioria dos casos, os pombos acham o caminho de casa (Walcott 1996).

Esta habilidade de retornar de locais desconhecidos levanta a questão de quais pistas sensoriais os pombos estariam usando para determinar a direção de casa e manter seu vôo naquela direção. Estes são dois processos distintos. No primeiro, um pombo deve determinar a direção do vôo para que possa alcançar sua casa. Este processo normalmente é denominado de "mapa". Na verdade tudo que um pombo necessita é a direção do seu pombal. Uma vez que a direção de vôo foi decidida, o pombo deve utilizar outras pistas para se manter no curso (Walcott 1996).

Pombos podem achar o caminho de casa sob uma ampla gama de condições. Eles voam quando o sol está visível ou não. Com treino, eles podem até voar à noite. Eles voam tanto contra, como a favor do vento, mas aterrizam em chuvas fortes. Certamente, o que é impressionante é que apenas algumas manipulações, como secção do nervo olfativo e soltura em determinadas localidades, impedem os pombos de chegar em casa (Walcott 1996).

Pombos jovens parecem utilizar informações obtidas durante a viagem de ida para achar o caminho de volta. Pombos mais velhos, transportados aos sítios de soltura dentro de recipientes lacrados de metal, supridos com ar engarrafado, anestesiados e colocados sobre mesas rotatórias, tudo que deveria dificultar o rastreamento do caminho percorrido, ainda assim voltam para seus pombais (Wallraff 1980). Esta habilidade sugere que estes pombos são capazes de determinar as direções de casa sem utilizar informações obtidas durante o percurso realizado. Como os pombos podem se orientar em direção a seus pombais, qualquer que seja a direção e a distância de casa (1800 km ou mais), deve-se concluir que eles podem realmente navegar, isto é, que são capazes de determinar a direção do pombal de qualquer ponto de soltura (Walcott 1996).

Antes de completar cerca de 6 semanas de vida, um pombo irá adotar qualquer pombal como sua casa. Após este período, torna-se difícil treinar pombos a adotarem novos pombais. Resultados obtidos em diversos experimentos de rastreamento de pombos não manipulados, mostram que estes animais voam em rotas relativamente retas, diretamente para casa. As rotas sugerem que um pombo deslocado ou perdido tem uma clara idéia a respeito da direção de sua casa ao iniciar seu vôo de retorno. É exatamente esta direção inicial que é registrada por observadores de binóculos, quando um pombo desaparece no horizonte (Walcott 1996).

Se alguém observar a direção na qual um grande grupo de pombos desaparece no horizonte, em diferentes sítios de soltura, verá que raramente todos os pombos escolherão a mesma direção; existe uma dispersão de direção nas escolhas dos pombos. Além do mais, existem diferenças relacionadas com determinados sítios de soltura que foram chamadas por Keeton (1973) de "tendências do sítio de soltura". A orientação de um pombo seria função tanto da localização do pombal quanto do sítio de soltura (Walcott 1996).



*Pistas utilizadas no "homing".* Pombos munidos de lentes de contato opacas, portanto privados de informações visuais, conseguem se orientar; alguns até mesmo encontram o pombal (Schmidt-Koenig e Walcott 1978). Informação visual clara e detalhada não é essencial para a navegação. O mesmo é verdade para aves cujas cócleas tenham sido destruídas; a orientação não foi afetada. Aparentemente, informação acústica também não é necessária (Walcott 1996).

Alterações no relógio biológico, no qual o senso interno da ave foi alterado, somente possuem efeito em condições ensolaradas. Um pombo com o relógio alterado em 6 horas comete uma média de 90° de erro no seu "homing"; a direção do erro depende da direção da alteração. Este erro acontece até mesmo a pequenas distâncias do pombal, apesar dos pontos de referência provavelmente estarem visíveis. Isto ocorre tanto em sítios de soltura conhecidos, quanto desconhecidos (Fuller *et al.* 1983). Algo surpreendente, é que a magnitude exata dos erros pode variar, dependendo do ponto de soltura utilizado. Existem lugares em volta de Ithaca, NY, onde uma alteração de 6 horas no relógio biológico resulta em um erro de menos de 40° até mais de 110° na direção inicial de vôo. Muitas aves com alterações de 6 horas no relógio biológico nunca chegam a encontrar seus pombais. Aves com alterações menores exibem erros menores e uma maior taxa de retorno aos pombais (Walcott 1996). Keeton (1969) demonstrou que pombos com seus relógios alterados em 6 horas, soltos sob céus nublados, se orientaram corretamente em direção aos pombais. Este sucesso implica na incapacidade dos pombos verem o sol através das nuvens e, conseqüentemente, no fato da visualização do sol não ser essencial ao sucesso de sua orientação e retorno ao pombal.

Keeton (1969) concluiu que se seus pombos orientavam-se bem sob céus nublados, eles deveriam estar utilizando outra pista que não o compasso solar. Ele encontrou que pombos com imãs acoplados em suas costas desorientavam-se quando soltos sob tempo nublado (Keeton 1971). Pombos equipados com pares de solenóides em volta de suas cabeças, gerando campos magnéticos de mesma força que o campo magnético terrestre, apresentavam deflexões suaves nas direções em que sumiam no horizonte em dias ensolarados (Walcott 1977). Quando o sol não era visível, aves utilizando solenóides com uma polaridade magnética (SUP; a agulha de uma bússola disposta entre as solenóides apontava para cima, em direção à cabeça do pombo) voavam na direção do pombal, enquanto que aves com solenóides com polaridade invertida (NUP) voavam em direção oposta à direção do pombal (Walcott e Green 1974). O comportamento de um pombo usando um conjunto de solenóides depende em muito da visualização do sol. Sob céus ensolarados, as solenóides, qualquer que fossem suas polaridades, destorciam as direções de vôo dos pombos em apenas alguns graus. Se um pombo usando uma solenóide NUP começa seu vôo sob céu nublado, ele irá sumir no horizonte na direção oposta a do seu pombal. Se o sol aparecer, quer seja momentaneamente através de um buraco nas nuvens, ele irá reverter o curso e voar diretamente para casa.

*Mapa e compasso.* Alterações, tanto no relógio biológico, quanto na polaridade magnética produzida pelos solenóides, parecem desviar a direção de vôo dos pombos. Esta observação subsidia a idéia de que a volta dos pombos para casa é um processo de duas etapas: um mapa para determinar a direção de casa e um compasso para guiar a ave naquela direção (Walcott 1996). A interpretação mais aceita acerca dos experimentos de alteração de relógio biológico é que, através das manipulações, introduziu-se um erro no compasso solar dos pombos, mas como os pombos levantaram vôo num ângulo relacionado à direção do pombal, as aves obviamente ainda sabiam a direção de casa. Surge no entanto uma pergunta: um pombo que voa para casa com uma alteração de 6 horas no seu relógio biológico (e assim 90° de desvio) seria capaz de corrigir seu curso após um período de vôo? Para respondê-la, rastreou-se um pequeno número de pombos com um avião e, aparentemente, eles alcançaram o pombal numa espiral convergente. Isto deve significar que eles continuaram a atualizar a direção de casa à medida que voavam, sempre com o mesmo erro de 90°. Se o erro fosse maior que 90°, a espiral nunca convergiria para casa. Se fosse menor, como numa alteração de 2 horas no relógio biológico, a convergência seria mais rápida. Talvez seja por isto que muitos pombos com relógios alterados em 2 horas chegam em casa mais frequentemente que pombos com desvios de 6 horas. Analisando a forma da espiral, pode-se calcular que as aves com 6 horas de alteração devem recompilar a direção de casa a cada 15-30 minutos (Walcott 1996).

*Pistas utilizadas na construção de mapas.* Pombos com seus nervos olfativos seccionados nem orientam-se nem acham o caminho de casa a partir de locais desconhecidos. Pombos cuja exposição a correntes naturais de ar tenham sido manipuladas por defletores nos pombais, ou em túneis de ar, mostraram desvios previstos nas direções de seu vôos. Aves transportadas por longas distâncias não se orientam a não ser que possam amostrar o ar durante o transporte, e filtrar o ar utilizando-se carvão mineral elimina a habilidade de orientação dos pombos (Wallraff e Foà 1981). Estas e muitas observações tornam convincentes o argumento de que pombos utilizam informações olfativas na sua orientação (Walcott 1996).

O campo magnético da Terra é outra pista potencial de mapa. O campo varia tanto em força quanto em direção sobre a superfície da Terra. Um pombo capaz de medir pequenas diferenças, tanto em ângulo quanto em força do campo, poderia, ao menos em teoria, predizer o local na superfície da Terra onde ele se encontra (Walcott 1996). Infra-som também tem sido sugerido como uma pista potencial para mapas. Pombos são sensíveis a sons muito baixos, menores que 0,1 Hz e talvez possam usar recursos de tais sons como pontos para guiá-los (Kreithen e Keeton 1974). Também existe evidência de que podem detectar luz ultravioleta (Kreithen e Eisner 1978). A função que estas habilidades exercem na orientação é completamente desconhecida (Walcott 1996).

*Multiplicidade de interação entre as pistas.* A orientação de pombos expostos tanto a alterações de seus relógios biológicos quanto a manipulações magnéticas sugere que as aves sabem o caminho de casa e que as manipulações experimentais estão desviando o seu "homing". Alterações de relógios biológicos e solenóides magnéticos fizeram os pombos escolherem uma direção errada, mas os erros que eles cometeram mostram que as aves tratadas, não obstante, possuem informação direcional da posição de seus pombais (Walcott 1996).

Encontrar a direção correta de casa não requer uma visualização do sol. Pombos escolhem a direção de casa em presença de campos magnéticos estáticos fracos, e campos magnéticos estáticos tão fortes como os da Terra, e campos magnéticos variantes (Lednor e Walcott 1983). Esta performance também não requer pistas acústicas. A determinação da direção de casa está baseada em pistas redundantes, como no caso da utilização de compassos. O mapa ou sentido de direção parecem basear-se na comparação de alguns fatores que podem depender da localização do pombal, do sítio de soltura e das pistas disponíveis (Walcott 1996).

## CONCLUSÃO

O quadro geral que surge a partir dos dados disponíveis é o da existência de um sistema de navegação baseado em muitos mecanismos e compassos que interagem durante a vida do indivíduo. A plasticidade comportamental, que parece persistir indefinidamente, oferece às aves uma flexibilidade de resposta a variações temporais e espaciais que elas poderão encontrar durante a rota.

Variação espacial com qualidade orientacional pode existir de várias maneiras. As aves podem encontrar mudanças substanciais nas deformações magnéticas à medida que elas se locomovem. A capacidade de recalibrar o compasso magnético com base nas pistas visuais é um meio de lidar com este problema. O compasso de inclinação das aves não funcionará adequadamente no equador magnético, onde as linhas de campo magnético são paralelas à superfície da Terra, e a inclinação das linhas irá se reverter quando o animal passar do hemisfério norte magnético para o hemisfério sul magnético, ou vice-versa. Tudo indica que a exposição das aves ao campo horizontal do equador reverte a resposta delas à inclinação do campo magnético. Para aves migratórias que se locomovem por grandes distâncias em latitude, padrões familiares de estrelas irão desaparecer sob o horizonte e novos padrões não familiares estarão visíveis às aves migratórias inexperientes que estão migrando pela primeira vez. Nesta situação, a calibragem do padrão de estrelas através do compasso magnético pode ser essencial. Variabilidade temporal pode ocorrer na forma de cobertura de nuvens, que temporariamente pode obscurecer as pistas visuais. Nestes momentos, pode ser importante possuir mecanismos alternativos disponíveis. Pistas visuais, como a

posição do pôr do sol, irão mudar durante o período de migração. A azimuta do pôr do sol muda mais rapidamente durante o equinócio, uma época do ano em que muitas aves estão migrando. Em algumas espécies a calibragem da posição do pôr do sol pode ser realizada através dos padrões de luz polarizada.

É possível que a plasticidade nos sistemas de navegação, presente durante toda a vida do indivíduo, identificada em algumas espécies de aves, seja uma característica universal entre as aves migratórias. Somente a calibragem inicial dos padrões de estrelas, através da rotação estelar, parece ser irreversível uma vez atingida a idade migratória da ave. Este fato não é surpreendente porque, sob condições naturais, rotação estelar provê uma fonte invariante de direções cardeais e, desta forma, padrões de estrelas estabelecidos através desta rotação estelar não exigiriam calibragem.

Está claro que os mesmos estímulos podem ser utilizados para funções diferentes na operação diária dos compassos de orientação. Por exemplo, rotação celestial monitorada através das estrelas, padrões de luz polarizada ou, talvez, o sol, possuem uma importante função na calibragem dos mecanismos de orientação. Estes mesmos estímulos visuais podem ser utilizados de maneira instantânea, de forma que a observação da rotação não seja requerida. Desta maneira, estas informações instantâneas são essencialmente pontos fixos de referência que somente adquirem algum significado quando sujeitos a calibrações freqüentes baseadas em outras pistas direcionais.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço à Profa. Dra. Regina Macedo, pelas críticas e sugestões ao manuscrito. Agradeço também ao PET/Biologia - UnB, por ceder a infra-estrutura necessária à redação do trabalho.

## REFERÊNCIAS

- Able, K. P. (1993) Orientation cues used by migratory birds: A review of cue-conflict experiments. *Trends Ecol. Evol.* 8:367-371.
- \_\_\_\_\_ e M. A. Able (1990a) Ontogeny of migratory orientation in the Savannah Sparrow, *Passerculus sandwichensis*: calibration of the magnetic compass. *Anim. Behav.* 39:905-913.
- \_\_\_\_\_ e \_\_\_\_\_ (1990b) Calibration of the magnetic compass of a migratory bird by celestial rotation. *Nature* 347:378-380.
- \_\_\_\_\_ e \_\_\_\_\_ (1990c) Ontogeny of migratory orientation in the Savannah Sparrow, *Passerculus sandwichensis*: mechanisms at sunset. *Anim. Behav.* 39:1189-1198.
- \_\_\_\_\_ e \_\_\_\_\_ (1993a) Magnetic orientation in the Savannah Sparrow. *Ethology* 93:337-343.



- \_\_\_\_\_ e \_\_\_\_\_ (1993b) Daytime calibration of magnetic orientation in a migratory bird requires a view of skylight polarization. *Nature* 364:523-525.
- \_\_\_\_\_ e \_\_\_\_\_ (1995) Manipulations of polarized skylight calibrate magnetic orientation on a migratory bird. *J. Comp. Physiol.* 177:351-356.
- \_\_\_\_\_ e \_\_\_\_\_ (1996) The flexible migratory orientation system of the Savannah Sparrow (*Passerculus sandwichensis*). *J. Exp. Biol.* 199:3-8.
- \_\_\_\_\_ e V. P. Bingman (1987) The development of orientation and navigation behavior in birds. *Q. Rev. Biol.* 62:1-29.
- Beason, R. C. (1992) You can get there from here: responses to simulated magnetic equator crossing by the Bobolink (*Dolichonyx oryzivorus*). *Ethology* 91:75-80.
- Bingman, V. P. (1983) Magnetic field orientation of migratory naive Savannah Sparrows with different first summer experience. *Behavior* 87:43-53.
- \_\_\_\_\_ e W. Wiltschko (1988) Orientation of Dunnocks (*Prunella modularis*) at sunset. *Ethology* 77:1-9.
- Dusenbery, D. B. (1992) *Sensory ecology*. New York: W. H. Freeman and Company.
- Frei, U. (1982) Homing pigeons' behavior in the irregular magnetic field of western Switzerland, p. 129-139. *Em*: F. Papi e H. G. Wallraff (eds.) *Avian navigation*. Berlin: Springer-Verlag.
- Fuller, E., U. Kowalski e R. Wiltschko (1983) Orientation of homing pigeons: compass orientation vs. piloting by familiar landmarks. *J. Comp. Physiol.* 153:55-58.
- Helbig, A. J. (1990) Depolarization of natural skylight disrupts orientation of an avian nocturnal migrant. *Experientia* 46:755-758.
- \_\_\_\_\_ (1991) Dusk orientation of migratory European Robins, *Erithacus rubecula*: the role of sun-related directional information. *Anim. Behav.* 41:313-322.
- Ioalè, P. e A. Teyssèdre (1989) Pigeon homing: effects of magnetic disturbances before release in initial orientation. *Ethol. Ecol. Evol.* 1:65-80.
- Keeton, W. T. (1969) Orientation by pigeons: is the sun necessary? *Science* 165:922-928.
- \_\_\_\_\_ (1971) Magnets interfere with pigeon homing. *Proc. Natn. Acad. Sci.* 68:102-106.
- \_\_\_\_\_ (1973) Release-site bias as a possible guide to the map component in pigeon homing. *J. Comp. Physiol.* 86:1-16.
- Kreithen, M. L. e T. Eisner (1978) Ultraviolet light detection by the homing pigeon. *Nature* 272:347-348.
- \_\_\_\_\_ e W. T. Keeton (1974) Detection of polarized light by the homing pigeon, *Columba livia*. *J. Comp. Physiol.* 89:83-92.
- Lednor, A. J. e C. Walcott (1983) Homing pigeon navigation: the effects of in-flight exposure to a varying magnetic field. *Comp. Biochem. Physiol.* 76A:665-671.
- Moore, F. R. (1978) Sunset and the orientation of a nocturnally migrating bird. *Nature* 274:154-156.
- \_\_\_\_\_ (1985) Integration of environmental stimuli in the migratory orientation of the Savannah Sparrow, *Passerculus sandwichensis*. *Anim. Behav.* 28:657-663.
- Munro, U. H. e W. Wiltschko (1993) Magnetic compass orientation in the Yellow-faced Honeyeater, *Lichenostomus chrysops*, a day-migrating bird from Australia. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32:141-145.
- Papi, F., E. Meschini e N. E. Baldaccini (1983) Homing behavior of pigeons released after having been placed in an alternating magnetic field. *Comp. Biochem. Physiol.* 76:673-682.
- Phillips, J. B. e J. A. Waldvogel (1988) Celestial polarized light patterns as a calibration reference for sun compass of homing pigeons. *J. Theor. Biol.* 131:55-67.
- Schmidt-Koenig, K. e C. Walcott (1978) Tracks of pigeons homing with frosted lenses. *Anim. Behav.* 26:480-486.
- Skiles, D. D. (1985) The geomagnetic field: its nature, history and biological relevance, p. 43-102. *Em*: Kirschvink, J. L., D. S. Jones e B. J. MacFadden (eds.) *Magnetite biomineralization and magnetoreception in organisms*. New York: Plenum Press.
- Walcott, C. (1977) Magnetic fields and orientation of homing pigeon under sun. *J. Exp. Biol.* 70:105-123.
- \_\_\_\_\_ (1996) Pigeon homing: observations, experiments and confusions. *J. Exp. Biol.* 199:21-27.
- \_\_\_\_\_ e R. P. Green (1974) Orientation of homing pigeons altered by a change in the direction of an applied magnetic field. *Science* 184:180-182.
- Wallraff, H. G. (1980) Does pigeon homing depend on stimuli perceived during displacement? I. Experiments in Germany. *J. Comp. Physiol.* 139:193-201.
- \_\_\_\_\_ e A. Foà (1981) Pigeon navigation: Charcoal filter removes relevant information from environmental air. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 9:67-77.
- Weindler, P., W. Beck, V. Liepa e W. Wiltschko (1995) Development of migratory orientation in Pied Flycatcher in different magnetic inclinations. *Anim. Behav.* 49:227-234.
- Wiltschko, W. (1978) Further analysis of the magnetic compass of migratory birds, p. 302-310. *Em*: Schmidt-Koenig, K. e W. T. Keeton (eds.) *Animal migration, navigation, and homing*. Berlin: Springer-Verlag.
- \_\_\_\_\_ e R. Wiltschko (1972) Magnetic compass of European robins. *Science* 176:62-64.
- \_\_\_\_\_ e \_\_\_\_\_ (1976) Interrelations of magnetic compass and star orientation in night-migrating birds. *J. Comp. Physiol.* 109:91-99.
- \_\_\_\_\_ e \_\_\_\_\_ (1992) Migratory orientation: magnetic compass orientation of Garden Warblers (*Sylvia borin*) after a simulated crossing of the magnetic equator. *Ethology* 91:70-79.
- \_\_\_\_\_ e \_\_\_\_\_ (1995) Migratory orientation of European Robins is affected by the wavelength of light as well as by a magnetic pulse. *J. Comp. Physiol.* 177:363-369.

- \_\_\_\_\_ e \_\_\_\_\_ (1996) Magnetic orientation in birds. *J. Exp. Biol.* 199:29-38.
- \_\_\_\_\_, E. Gwinner e R. Wiltschko (1980) The effect of celestial cues on the ontogeny of non-visual orientation in the Garden Warbler (*Sylvia borin*). *Z. Tierpsychol.* 53:1-8.
- \_\_\_\_\_, P. Daum, A. Fergenbauer-Kimmel e R. Wiltschko (1987) The development of the star compass in Garden Warblers, *Sylvia borin*. *Ethology* 74:285-292.
- \_\_\_\_\_, U. Munro, H. Ford e R. Wiltschko (1993) Magnetic inclination compass: a basis for the migrating orientation of birds from the northern and southern hemisphere. *Experientia* 49:167-170.