

**Verhaltensbiologische und histologische
Untersuchungen zur Magnetrezeption bei
Hühnerküken (*Gallus gallus*)**

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

der Naturwissenschaften

vorgelegt beim Fachbereich Biowissenschaften

der Goethe-Universität

in Frankfurt am Main

von

Susanne Denzau

aus Frankfurt am Main

**Frankfurt 2013
(D30)**

Vom Fachbereich 15 der

Johann Wolfgang Goethe - Universität als Dissertation angenommen.

Dekan: Prof. Dr. Starzinski-Powitz

**Gutachter: Prof. Dr. Wolfgang Wiltchko
Prof. Dr. Friedemann Schrenk**

Datum der Disputation:

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung	1
1.1 Das Magnetfeld der Erde.....	1
1.2 Das Karte-Kompass-Prinzip.....	3
1.3 Der Magnetkompass	4
1.3.1 Der Inklinationskompass	5
1.3.2 Lokalisation des Magnetkompasses.....	7
1.3.3 Radikalpaar-Mechanismus.....	8
1.4 Eisenhaltige Rezeptoren zur Wahrnehmung der Magnetfeldintensität.....	11
1.5 Möglichkeiten der Dressur bei Vögeln	14
1.6 Zielsetzung der Arbeit	16
2 Material und Methoden	18
2.1 Das Versuchstier.....	18
2.2 Verwendete Hühnerrassen.....	18
2.3 Histologische Untersuchungen zu den Magnetrezeptoren	20
2.3 Cryptochrom 1a im Auge.....	20
2.3.2 Eisenhaltige Strukturen im Schnabel	21
2.3.2.1 Berliner-Blau Reaktion und Kernechtrot	22
2.4 Verhaltensversuche zum Magnetkompass	22
2.4.1 Versuchstiere und Tierhaltung	22
2.4.2 Versuchsaufbau.....	23
2.4.3 Versuche zur Richtungswahrnehmung ab dem 10. Lebenstag	24
2.4.3.1 Standard-Training und Tests	24
2.4.3.2 Modifiziertes Training und Tests	26

2.4.4 Training und Tests zur Ontogenie der Kompassorientierung vor dem 10. Lebenstag	27
2.5 Verhaltensversuche zur Wahrnehmung magnetischer Anomalien	28
2.5.1 Versuchsaufbau für die Futtermittelversuche	28
2.5.1.1 Tests für die Futtermittelversuche	29
2.5.1.2 Datenanalyse der Futtermittelversuche.....	30
2.5.2 Versuchsaufbau für die Zweiwahlversuche	31
3 Ergebnisse	33
3.1 Histologische Untersuchungen zu den Magnetfeldrezeptoren.....	33
3.1.1 Cryptochrom-Expression im Auge der Hühnerküken	33
3.1.1.1 Vorkommen von Cryptochrom 1a bei den Hühnerrassen Lohmann Brown und White Leghorn.....	33
3.1.1.2 Cryptochrom 1a-Expression bei Hühnern nach dem Schlupf.....	34
3.1.2 Entwicklung der eisenhaltigen Magnetfeldrezeptoren im Oberschnabel	36
3.2 Verhaltensversuche zur Magnetkompassorientierung.....	38
3.2.1 Verhalten von Lohmann Brown und White Leghorn Hühnern im Vergleich	38
3.2.1.1 Verhalten nach der Standard-Methode.....	38
3.2.1.2 Verhalten mit einer modifizierten Trainingsmethode	40
3.2.1.3 Vergleiche der bereits dargestellten Trainingsmethoden	43
3.2.2 Entwicklung des Kompasses ab dem 5. Lebenstag	44
3.3 Verhaltensversuche zur Wahrnehmung magnetischer Anomalien	49
3.3.1 Verknüpfung einer magnetischen Anomalie mit Futter.....	49
3.3.2 Prägung auf Magnetfeldreize	53

4 Diskussion	56
4.1 Entwicklung der Magnetfeldrezeptoren	56
4.1.1 Cryptochrom 1a im Auge bei jungen Hühnern.....	56
4.1.2 Entwicklung der eisenhaltigen Strukturen im Oberschnabel.....	59
4.2 Verhaltensversuche zur Kompassorientierung.....	63
4.2.1 Vergleich verschiedener Trainingsmethoden und die Auswirkungen auf das Lernverhalten der Hühner.....	63
4.2.2 Altersabhängige Nutzung des Magnetkompasses.....	66
4.3 Verhaltensversuche zur Erkennung von magnetischen Intensitäts-unterschieden.....	68
4.3.1 Verknüpfung von Futter mit einer magnetischen Anomalie.....	68
4.3.2 Magnetische Reize in der Prägung	71
4.4 Zusammenfassende Diskussion.....	74
4.4.1 Magnetrezeption bei Hühnern.....	74
4.5 Vergleich mit anderen Vertebraten mit ähnlicher Lebensweise	78
5 Zusammenfassung	82
6 Verzeichnisse	84
6.1 Literaturverzeichnis.....	84
6.2 Abbildungsverzeichnis	97
6.3 Tabellenverzeichnis.....	99
6.4 Abkürzungsverzeichnis	100
7 Danksagung.....	101

Anhang	I
A.1 Anhang zu Futterdressur auf magnetische Anomalien.....	I
A.2 Übersicht über die in Verhaltensversuchen verwendeten Hühner	IV
A.3 Übersicht über für die Histologie verwendete Hühner.....	IX
A.4 Materialien und Geräte	X
Curriculum Vitae.....	XII
Eidesstattliche Versicherung	XV

1 Einleitung

Lebewesen mit festem Territorium benötigen für ihre Fortbewegung ein Orientierungssystem, welches ihnen einerseits ermöglicht, einen Ort aufzusuchen und andererseits wieder zu ihrem Ursprungsort zurückzukehren. Das gilt für alle Lebensformen, zu Land, zu Wasser und in der Luft.

Dabei müssen nicht immer große Strecken zurückgelegt werden, sie brauchen auch in ihrem Heimbereich ein zuverlässiges Orientierungssystem. In der Vogelwelt finden sich verschiedene Beispiele für ein solches Verhalten: Hühner, die sich nur wenige Kilometer um ihr Nest herum bewegen; Tauben, die von einem entfernten Ort zu ihrem Nest zurückfliegen bis hin zu Zugvögel, die über weite Strecken von einem Ort zum anderen finden müssen.

Der Vorgang, wie diese Orientierungsleistung bewältigt werden kann, ist ein schon lange untersuchtes Thema. Besonders dann, wenn es sich dabei um Orientierung fernab des Heimatbereiches handelt und kein direkter Bezug mehr zum ursprünglichen Ziel hergestellt werden kann. Das wird bei ziehenden, mittlerweile auch verstärkt bei nicht-ziehenden Vogelarten, wie den Hühnern, untersucht. Alle bisher untersuchten Vogelarten orientieren sich unter anderem mit Hilfe des Magnetfelds.

1.1 Das Magnetfeld der Erde

Das Magnetfeld der Erde ist allgegenwärtig und wird durch den Eisenkern im Erdinneren erzeugt. Der aus heißem Metall bestehende Erdkern ist ca. 2.900 km unterhalb der Erdoberfläche (Gutenberg & Richter 1938) und besteht aus einem inneren und einem äußeren Teil. Der äußere Teil des Erdkerns ist flüssig, wobei der innere Teil als Festkörper bezeichnet wird. Die sogenannte Dynamotheorie sieht den Erdkern als gewaltigen Dynamo. Laut dieser Theorie muss es eine elektrische Leitfähigkeit zwischen innerem und äußerem Erdkern geben, welche wiederum ein Magnetfeld erzeugt (Haak et al. 2003). Das erzeugte Magnetfeld ist ein Dipol-Feld und verhält sich ähnlich wie das eines starken Stabmagneten, der im Mittelpunkt der Erde platziert ist (Skiles 1985). Betrachtet man Abbildung 1.1 so fällt auf, dass die magnetischen Pole nicht mit der Rotationsachse der Erde übereinstimmen. Die Abweichung, die die Rotationsachse und die Feldlinien zueinander aufweisen, nennt man *Deklination*. Infolge des Dipol-Charakters des Eisenkerns treten die Feldlinien des Magnetfeldes am südlichen magnetischen Pol aus, verlaufen um die Erde und treten am nördlichen

magnetischen Pol wieder ein (siehe Abbildung 1.1). Den Winkel, den die Feldlinien zur Horizontalen der Erdoberfläche bilden, bezeichnet man als *Inklination*. Daraus ergibt sich, dass an den jeweiligen Polen ein Winkel von 90° erreicht wird, am magnetischen Äquator ein Winkel von 0° . Per Definition ist der Wert auf der Nordhalbkugel positiv, der auf der Südhalbkugel negativ. Die Magnetfeldlinien, die über die Erde verlaufen, haben Vektoreigenschaften und können somit als Richtungsgeber in der Orientierung fungieren.

Ein weiterer Aspekt ist die Feldstärke, sie verläuft als Gradient über den gesamten Globus. An den Polen, dort wo die Feldlinien aus- bzw. eintreten, erreicht man eine Totalintensität von 60.000 nT. Erreicht man den magnetischen Äquator, so hat sich die Stärke auf ca. 30.000 nT halbiert, mit einem Minimum von ca. 25.000 nT an der Küste Südamerikas. Die Stärke des Magnetfeldes kann auch tageszeitlich bedingt schwanken, im normalen Tagesverlauf jedoch oftmals nur um 10 – 30 nT. Lokale starke Veränderungen des Magnetfeldes können vor allem bei bestimmten Gesteinsvorkommen, wie z.B. Vulkangestein, auftreten. Hierbei werden meist alle Komponenten wie Stärke, Inklination und Deklination lokal stark verändert. Insgesamt betrachtet, eignet sich das Magnetfeld der Erde gut zur Orientierung, da es allgegenwärtig ist und einen konstanten Verlauf hat. So nutzen Vögel sowohl die Richtung als auch die Intensität des Magnetfeldes zur Orientierung (siehe auch Kapitel 1.2 „Das Karte-Kompass-Prinzip“).

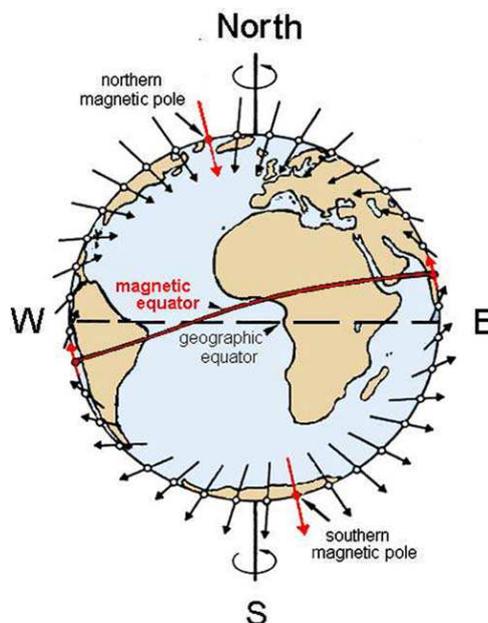


Abbildung 1.1:

Schemazeichnung der Erde mit den darauf verlaufenden Magnetfeldlinien. (entnommen aus Wiltschko & Wiltschko 1995). Die Pfeile zeigen den Verlauf der Feldlinien an; die Länge der Pfeile die Stärke des Magnetfeldes. Rot markiert sind magnetischer Nord- und Südpol, wie auch der magnetische Äquator. N: Nord, S: Süden, E: Osten, W: Westen.

Mit Hilfe eines Kompasses ist es möglich, eine bestimmte magnetische Richtung aufzusuchen. Der gebräuchliche Kompass ist eine Nadel aus magnetischem Material, die frei

drehbar aufgehängt ist. Diese Nadel kann sich anhand der sie umgebenden magnetischen Feldlinien ausrichten, sie zeigt also die nordsüdliche magnetische Achse an. Hierbei ist die Polarität der Feldlinien entscheidend, nicht deren Neigungswinkel.

1.2 Das Karte-Kompass-Prinzip

Das Karte-Kompass-Prinzip wurden erstmals im Jahr 1953 bzw. 1957 von Kramer beschrieben. Er beschreibt, dass der Orientierungsvorgang von Vögeln aus zwei Schritten bestehen muss. Zunächst bestimmt der Vogel wo er ist und setzt dies mit Hilfe einer Karte in Bezug zu Heim. Daraus leitet er ab, in welcher Richtung der Heimbereich oder das angestrebte Ziel liegt. Dieser Schritt kann auch durch eine angeborene Sollrichtung (Zugrichtung) vorgegeben sein. Es werden bei Vögeln zwei verschiedene Karten diskutiert, die Mosaikkarte und die Gradientenkarte. In der Mosaikkarte werden verschiedene, individuell unterschiedliche Landmarken in Bezug zueinander gesetzt. Allerdings wird diese Karte vermutlich nur im Heimbereich verwendet: z.B. bei Brieftauben im Umkreis von 6 – 10 km (Schiffner 2010). Die Gradientenkarte bezieht sich auf Faktoren, die über weitere Strecken vorhanden sind und sich kontinuierlich verändern. Es werden verschiedene Parameter diskutiert, wie z.B. Infraschall (Hagstrum 2000) oder Geruch (Gagliardo et al. 2009, 2011; Jorge et al. 2010). Bekannt ist aber nur, dass Vögel den kontinuierlichen Verlauf der Intensität des Magnetfeldes hierfür nutzen (Dennis et al. 2007). Beide Karten sind erlernt und werden zeitlebens durch Erfahrungen erweitert. So sind Vögel an einem unbekanntem Ort in der Lage, die Parameter zu extrapolieren und in Bezug zum Heimatort zu setzen (Zusammenfassend siehe: Wiltschko & Wiltschko 1999a). Im Falle der magnetischen Intensität kennen Vögel also die Intensität an ihrem Heimatort. Kommen sie nun an einen unbekanntem Ort, so können sie die Intensität feststellen und wissen durch Erfahrung, dass sie beispielsweise bei höherer Intensität, nördlich ihres Ursprungsortes sind.

Der zweite Schritt besteht nun darin, diese Richtung einzuschlagen und zu halten. Das bewerkstelligt der Vogel mit Hilfe eines Kompasses.

Es gibt jedoch verschiedene Möglichkeiten zu navigieren und die angestrebte Richtung einzuhalten. Zum einen fand Kramer (1950), dass Vögel einen Sonnenkompass nutzen können. Zum anderen zeigte Sauer (1957), dass Vögel sich auch mit Hilfe der Sterne orientieren können. An Indigofinken konnte gezeigt werden, dass der Sternkompass mit

Hilfe der Rotation der Sterne geeicht wird (Emlen 1967). Ergänzend dazu zeigten Wiltschko & Wiltschko (1975), dass Rotkehlchen den Sternenkompas mit Hilfe des Magnetfeldes während des Zuges nacheichen.

Der dritte bekannte Kompass ist der Magnetkompass. Bereits im Jahr 1965 fand Merkel & Wiltschko bzw. Wiltschko (1968), dass sich Rotkehlchen mit Hilfe des Magnetfeldes orientieren können. Wenige Jahre später zeigten Wiltschko & Wiltschko (1972), dass es sich hierbei jedoch um einen Kompass handelt, der sich von einem physischen Kompass unterscheidet. Er richtet sich nicht nach der Polarität des Feldes, sondern nach der Inklination der Feldlinien. (vgl. zusammenfassend: Wiltschko & Wiltschko 1999b).

Mittlerweile ist bei 20 Arten von ziehenden und nicht ziehenden Vogelarten nachgewiesen, dass sie sich mit Hilfe eines Inklinationskompasses orientieren können (Wiltschko et al. 2007; Keary et al. 2009). Jedoch ist die Untersuchung anhand von Zugvögeln bedeutend einfacher, da es sich hier um eine spontane, angeborene Reaktion handelt. Das ist ein Grund, warum es so viele Daten von Zugvogel-Versuchen gibt. Bei Vögeln, die nicht ziehen, müssen Methoden wie etwa eine Dressur angewendet werden, um die Antwort auf einen magnetischen Reiz zu bekommen. Diese ist jedoch schwieriger zu erzielen, als die angeborene, spontane Antwort der Vögel auf das Magnetfeld.

1.3 Der Magnetkompass

Die Befunde zur Orientierung am Erdmagnetfeld gehen schon zurück auf von Middendorff (1859). Einige Jahre später machte Viguiet (1882) die Annahme, dass sowohl Totalintensität, wie auch Inklination für die Orientierung benutzt werden können, doch experimentelle Nachweise blieben aus. Erste experimentelle Nachweise rund 85 Jahre später zeigten, dass Vögel sich am Magnetfeld orientieren können. Merkel & Wiltschko (1965) und Wiltschko (1968) lieferten diesen Beweis mit Hilfe von Verhaltensversuchen im Käfig. Wiltschko (1968) drehte für Rotkehlchen das Magnetfeld mit Hilfe von Helmholtz-Spulen um 90°, wobei Inklination und Intensität unverändert blieben. Die Vögel reagierten mit einer Veränderung der Antwort um 90°, das entspricht jedoch, wegen der Drehung der magnetischen Richtung weiterhin der Zugrichtung. Es wurde für die Käfigversuche die natürliche Zugruhe der Vögel im Frühling und Herbst genutzt. Während dieser Zeit zeigten sie eine spontane und angeborene Richtungsbevorzugung in Zugrichtung, ein großer Vorteil gegenüber Dressurversuchen.

1.3.1 Der Inklinationskompass

Die bisherigen Verhaltensversuche haben gezeigt, dass der Magnetkompass der Vögel sich in zwei Punkten von unserem technischen Kompass unterscheidet, der ja die Polarität des Magnetfeldes zum Auffinden der Nordrichtung nutzt. Der Magnetkompass der Vögel arbeitet ohne Polarität unter Ausnutzung der Neigung der Feldlinien und relativ zur Schwerkraftrichtung. Er unterscheidet also nicht zwischen Nord und Süd, sondern zwischen „pol- und äquatorwärts“ (Wiltschko & Wiltschko 1972). Darüber hinaus funktioniert er nur in einem engen Magnetintensitäts-Fenster um die Intensität herum, in der sich der Vogel aufhält. Dieses Fenster kann an andere Intensitäten angepasst werden (Winklhofer et al. 2013). Der Wahrnehmung der Magnetfeldrichtung liegt wahrscheinlich ein Radikalpaarprozess zugrunde, der spezifisch von Hochfrequenzfeldern gestört werden kann (Ritz et al. 2004; Thalau et al. 2005).

Bei Hühnern zeigt sich schon bei den ersten Versuchen (Freire et al. 2005), dass auch die Wahlen während der Orientierungsversuche nicht polar, sondern axial erfolgen, aber trotzdem kann man davon ausgehen, dass der Magnetkompass bei Hühner auf demselben Mechanismus beruht, wie bei den Zugvögeln.

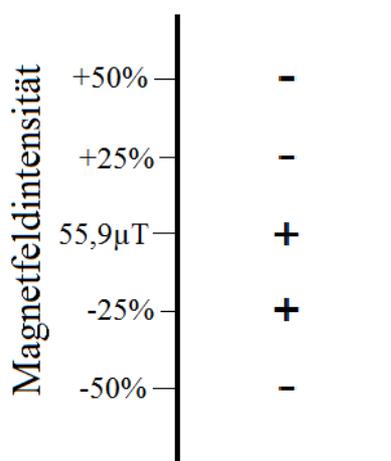


Abbildung 1.2: Übersicht über Orientierungsversuche mit Hühnerküken bei Tests mit verschiedenen Intensitäten. Die Hühner sind in der Lage sich bei 55,9µT und 25% erniedrigter Intensität zu orientieren. Erniedrigt man die Intensität um 50% oder erhöht um 25% oder 50%, so können sie sich nicht mehr orientieren. (nach Wiltschko et al. 2007)

Auch Hühner zeigen ein biologisches Fenster, setzt man die Vögel (Rotkehlchen: Wiltschko & Wiltschko 2005; Hühner: Wiltschko et al. 2007) spontan einer höheren oder erniedrigten Totalintensität aus, so können sie sich nicht orientieren. Versuche mit Rotkehlchen zeigten jedoch, dass eine einstündige Vorgewöhnung an ein erhöhtes oder abgeschwächtes Feld eine gerichtete Orientierung in der jeweiligen Intensität wieder ermöglicht (Wiltschko 1968;

Wiltschko et al. 2006). Bei Hühnern wurden bisher verschiedene Intensitäten getestet, jedoch ohne Vorgewöhnung. Allerdings bei einer Erniedrigung des Feldes um 25% können sie sich spontan noch orientieren, bei den anderen getesteten Intensitäten jedoch nicht (siehe Abbildung 1.2).

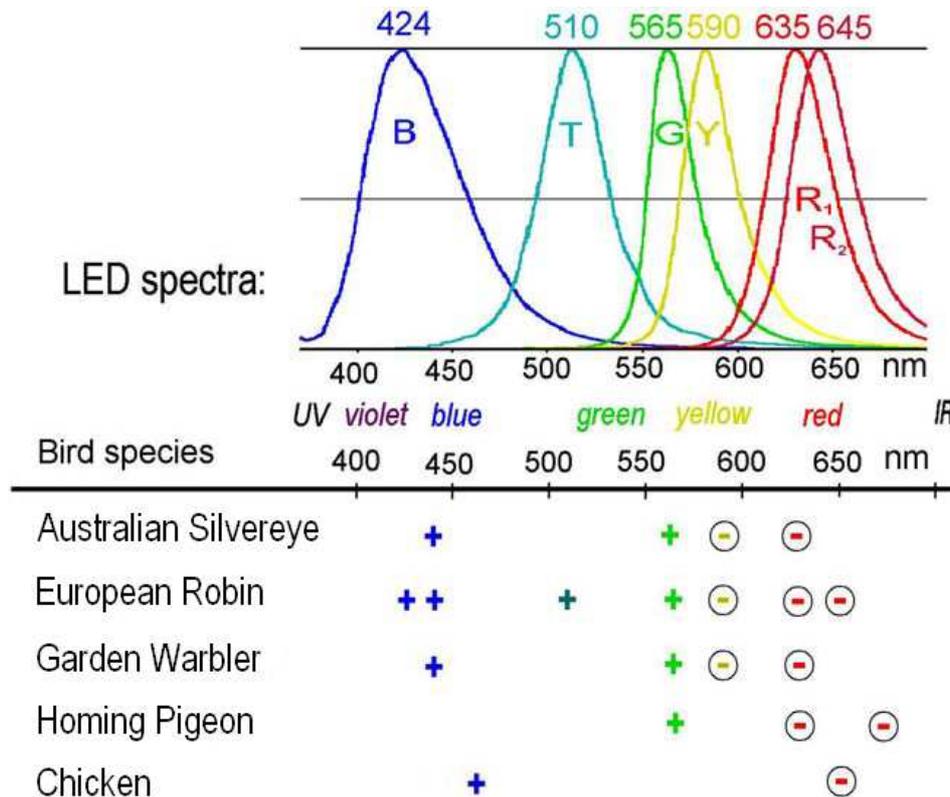


Abbildung 1.3: Wellenlängenabhängigkeit des Magnetkompasses bei Vögeln. Dargestellt sind oben das Spektrum der LEDs. Im unteren Bereich sind die getesteten Vogel-Spezies aufgeführt und die jeweiligen Wellenlängen, bei denen sie sich orientieren können (+), beziehungsweise nicht orientieren können (-). Insgesamt zeigt sich, dass bei allen Tieren zwischen UV und grün eine Orientierung möglich ist, im Bereich von gelb und rot jedoch nicht. (Abbildung aus Wiltschko & Wiltschko 2005, ergänzt durch Hühnerdaten aus Wiltschko et al. 2007)

Ein weiterer Aspekt des Inklinationskompasses ist, dass es ein lichtabhängiger Vorgang ist. Die Versuche zur Orientierung bei Licht wurden mit einer Vielzahl von Vögeln durchgeführt und zwar mit Rotkehlchen (Wiltschko & Wiltschko 2001), mit australischen Brillenvögeln, *Zosterops lateralis* (Wiltschko et al. 1993), Gartengrasmücken, *Sylvia borin* (Rappl et al. 2000) aber auch mit Tauben (*Columba livia*) (Wiltschko & Wiltschko 1981, 1998). Diese

Versuche zeigten einheitlich, dass sich die Tiere bei Licht kürzerer Wellenlänge im Bereich von UV (373nm) bis grün (565nm) gut orientieren können, wo hingegen bei gelbem (590nm) oder rotem (635nm bzw. 645nm) Licht oder in Dunkelheit keine Orientierung mehr möglich ist (vgl. Abbildung 1.3, zusammenfassend: Wiltschko & Wiltschko 2005). Auch Hühner wurden mit Hilfe der Dressurmethode hierauf untersucht: In blauem Licht konnten die Hühner das Magnetfeld zur Orientierung nutzen, in rotem Licht jedoch nicht. (Wiltschko et al. 2007).

1.3.2 Lokalisation des Magnetkompasses

Nähere Untersuchungen dieses Kompasses zeigten, dass dieser Vorgang bei erwachsenen Rotkehlchen mit Hilfe des rechten Auges (der linken Hirnhemisphäre) ausgeführt wird. Deckt man ihnen hingegen im Versuch das linke Auge ab, so findet eine normale Zugorientierung statt (Wiltschko et al. 2002). Versuche mit jungen Rotkehlchen zeigten, dass diese starke Lateralisation zugunsten der linken Hirnhälfte, bzw. des rechten Auges im ersten Frühlings- und Herbstzug noch flexibel ist. Deckt man ihnen das rechte Auge ab, so haben sie die Möglichkeit umzulernen und die Information über das linke Auge zu verarbeiten (Gehring et al. 2012). Das entspricht den Ergebnissen von Hein et al. (2011), die herausfanden, dass sich Rotkehlchen im Herbstzug mit beiden Augen orientieren können. Diese Bevorzugung des rechten Auges zur Magnetorientierung wurde ebenfalls bei australischen Brillenvögeln (*Zosterops lateralis*) im Zug (Wiltschko et al. 2003) und auch bei Hühnern (*Gallus gallus*), die kein Zugverhalten zeigen (Rogers et al. 2008), nachgewiesen.

Versuche hinsichtlich der Verarbeitung der Magnetinformation zeigten, dass auch das Sehen von Bedeutung ist. Deckt man Rotkehlchen die Augen mit milchigen Scheiben ab und lässt sie den Orientierungsvorgang durchführen, so fällt auf, dass sie dazu nicht mehr in der Lage sind. Daraus lässt sich schließen, dass die Bildverarbeitung eine weitere entscheidende Rolle in der Verarbeitung der Magnetinformation spielt (Stapput et al. 2010) und ohne diese auch die Orientierung gestört ist.

Sieht man sich nun die Verarbeitung im Gehirn an, erhält man einen weiteren sicheren Hinweis darauf, dass der Orientierungsvorgang über die Augen gesteuert wird. Bereits durch neuronale Ableitungen ließ sich zeigen, dass der nBOR (nucleus of the basal optic root) bei Tauben auf Richtungsänderungen anspricht und veränderte Aktivitätsmuster zeigt (Semm et al. 1984; Semm & Demaine 1986). Versuche mit neuronalen Markern im Gehirn von Vögeln

zeigten eine Aktivierung des Cluster Ns beim Lösen einer magnetischen Richtungsaufgabe (Mouritsen et al. 2005; Heyers et al. 2007; Liedvogel et al. 2007). Keary & Bischof (2012) konnten bei Richtungsänderung des Magnetfelds eine erhöhte Aktivität in Hippocampus und Hyperpallium nachweisen, was nicht im Widerspruch zu den vorangegangenen Versuchen steht.

Diese Ergebnisse sprechen bei Benutzung des Magnetkompasses deutlich für eine Beteiligung des Auges an der Lösung von magnetischen Richtungsaufgaben.

1.3.3 Radikalpaar-Mechanismus

Mit den physiologischen Grundlagen und Primärprozessen der Neurobiologie dieses Kompasses beschäftigen sich die Forscher schon lange. Bereits im Jahr 1986 diskutierten Schulden & Windemuth das Model eines chemischen Kompasses. Bei diesem wird angenommen, dass das umgebende Magnetfeld mit einem Radikalpaar in Wechselwirkung tritt. Diese These wurde durch Ritz et al. (2000) erweitert und in eine überprüfbare Form gebracht.

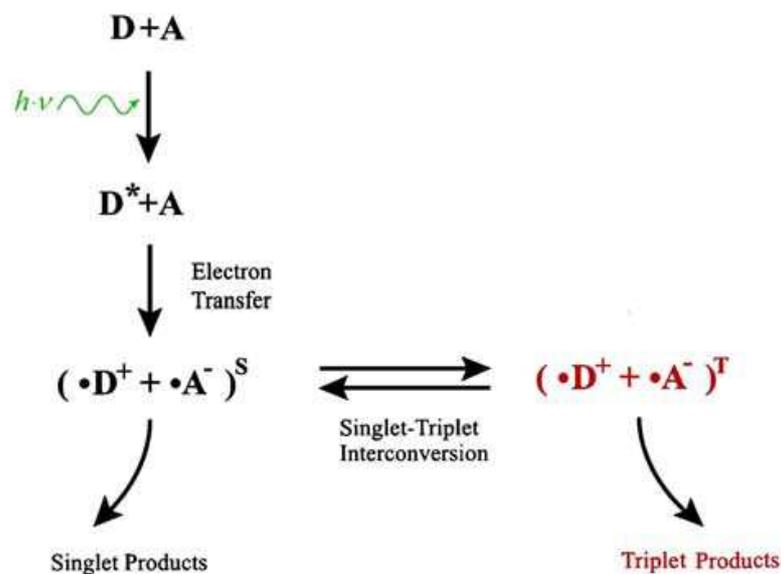


Abbildung 1.4: Der Radikalpaarmechanismus: Durch Anregung eines Photons werden ein Donor (D) und ein Akzeptor (A) in ein Singulett-Radikalpaar (S) überführt. Dieses kann in einen Triplett-Zustand (T) übergehen. Die Übergangsreaktion ist abhängig von dem vorliegenden Magnetfeld. Je nach Lage im Feld werden vermehrt Triplett- oder Singulettprodukte gebildet, die chemisch unterschiedlich reagieren (aus: Wiltshko & Wiltshko 2005).

Durch Licht werden Moleküle in einen angeregten Zustand versetzt und bilden Radikalpaare aus. Die so entstehenden ungepaarten Elektronen können in verschiedenen Formen vorliegen. Es gibt angeregte Singulett-Zustände mit entgegengesetzter Spin-Richtung und Triplett-Zustände mit gleichgerichteter Spin-Richtung. Diese beiden Reaktionsformen stehen in einem chemischen Gleichgewicht zueinander (siehe Abbildung 1.4). Welches der beiden Produkte vorherrscht, wird von der Lage zum umgebenden Magnetfeld bestimmt. Die Entstehung von Triplets ist abhängig von der Richtung des Magnetfelds zum Molekül, wobei Singulett und Triplett Produkte verschiedene chemische Eigenschaften haben. Anhand dessen kann der Verlauf der magnetischen Feldlinien bestimmt werden.

Bereits in Ritz et al. (2000) wurde das visuelle System als möglicher Reaktionsort vorgeschlagen, mit Photorezeptormolekülen als potentielle Reaktanten. Zunächst wurden Rhodopsine und andere Opsine in Erwägung gezogen, diese sind jedoch nicht in der Lage, Radikalpaare zu bilden (Schulten & Windemuth 1986).

Ritz et al. (2000, 2004) beschrieben weiterhin, dass der Radikalpaarprozess durch ein oszillierendes Feld im Megahertz Bereich gestört werden kann. Das wurde in Verhaltensversuchen von Ritz et al. (2004) und Thalau et al. (2005) untersucht. Appliziert man ein 7.0 MHz bzw. 1.315 MHz Feld in einem Winkel von 24° oder 48° zum Vektor des umgebenden Magnetfelds, so erreicht man Desorientierung bei den Vögeln, sie sind nicht mehr in der Lage sich mit dem Magnetkompass zu orientieren. Appliziert man das Feld parallel zum Magnetfeldvektor, so ist keine Desorientierung festzustellen. (Ritz et al. 2004; Thalau et al. 2005; Wiltschko et al. 2007)

Als reagierende Moleküle wurden dann Cryptochrome vorgeschlagen, welche Radikalpaare bilden können (Giovani et al. 2003) und als magnetsensitiv beschrieben sind. Cryptochrome sind bereits als blaublichtabsorbierende Photorezeptoren in Pflanzen bekannt und somit ein guter Kandidat für die Funktion des Magnetkompass-Moleküls (Ahmad & Cashmore 1993). Sie wurden bisher als einziges, für Vertebraten bekanntes Photopigment beschrieben, das Radikalpaare bilden kann (Biskup et al. 2009). Verschiedene Cryptochrome wurden bereits in Vögeln nachgewiesen (z.B. für Hühner: Bailey et al. 2002; Haque et al. 2002; für Zugvögel: Möller et al. 2004; Mouritsen et al. 2004). Im Auge der Vögel sind es alleine vier verschiedene Cryptochrome: Cryptochrom 1 mit seinen zwei Spliceprodukten, Cryptochrom

1a und 1b, Cryptochrom 2 und Cryptochrom 4 (zusammenfassend siehe Liedvogel & Mouritsen 2010). Cryptochrom 2 wurde von Möller (2006) durch seine Kernlokalisationssequenz als kernassoziiertes Protein charakterisiert. Daher ist es nicht in der Lage, ein neuronales Signal zu generieren und kommt somit nicht infrage für die Weiterleitung eines Rezeptorpotentials. Von Cryptochrom 4 ist bisher bekannt, dass es hauptsächlich in den Ganglienzellen gefunden wurde, aber auch in Interneuronen der Körnerschicht und im Pigment. Die Funktion wurde jedoch noch nicht beschrieben (Watari et al. 2012).

Im Falle von Cryptochrom 1 verhält es sich anders. In Gartengrasmücken konnte in der Zugzeit Cryptochrom 1 in den Ganglienzellen als auch in deplatzierten Ganglienzellen nachgewiesen werden. Vergleichend konnte in Zebrafinken - nomadisch lebende Tiere, keine Zugvögel - nachgewiesen werden, dass sie an dieser Stelle kein Cryptochrom 1 aufweisen (Mouritsen et al. 2004). In der genannten Studie wurde allerdings nicht zwischen Cryptochrom 1a und 1b unterschieden.

Ritz et al. formulierten schon in ihrer Studie aus dem Jahre 2000 verschiedene Charakteristika, die ein Magnetrezeptor erfüllen muss, um als Rezeptormolekül für den Kompass dienlich zu sein. Eine Voraussetzung ist, dass Licht den Rezeptor erreichen kann, denn dadurch wird die Radikalpaarbildung induziert. Eine zweite ist, dass die Rezeptoren in alle Raumrichtungen ausgerichtet sein müssen, daher ist das Auge, als runder Körper, gut geeignet. Die dritte Voraussetzung ist, dass die Moleküle innerhalb der Zelle gleichmäßig in einer bestimmten Richtung fixiert sein müssen. Über diese letzte Voraussetzung wurde in einer aktuellen Veröffentlichung intensiv diskutiert (Lau et al. 2012).

Nießner (2013) beschreibt in ihrer Dissertation das Vorhandensein von Cryptochrom 1b in den Ganglienzellen bei zugaktiven Rotkehlchen. Rotkehlchen, die sich außerhalb der Zugzeit befanden, wiesen keine oder nur eine sehr schwache Markierung in den Ganglienzellen auf. Die Lokalisation innerhalb der Zelle wurde mit Hilfe einer elektronenmikroskopischen Studie untersucht, die sowohl ein Vorhandensein von Cryptochrom 1b im Zytosol, als auch gebunden an das endoplasmatische Retikulum, zeigte. Das erfüllt jedoch nicht vollständig die von Ritz et al. (2000) geforderte Voraussetzung: die gleichmäßige Ausrichtung der Moleküle innerhalb der Zelle ist nicht gewährleistet. Zudem ist bereits bekannt, dass die Möglichkeit, das Magnetfeld wahrzunehmen und als Kompass zu benutzen, nicht an den Zug geknüpft ist. So zeigen diese Ergebnisse, dass Cryptochrom 1b als potentiell Magnetrezeptormolekül

nicht geeignet ist. Nießner (2013) folgert daraus, dass es sich vielmehr um ein circa-annuales Protein handelt, welches an der Steuerung der Zugaktivität beteiligt sein könnte.

Eine andere Studie von Nießner et al. (2011) beschäftigt sich mit dem zweiten Spliceprodukt des Cryptochrom 1, nämlich Cryptochrom 1a. Hier wurde gezeigt, dass sich die Lokalisation von Cryptochrom 1a in den Augen von Hühnern und Rotkehlchen entspricht. Im Unterschied zu den anderen untersuchten Cryptochromen ist dieses in den Außensegmenten der UV/Violett-Zapfen lokalisiert, die gleichmäßig über die gesamte Retina verteilt sind. Die durchgeführte elektronenmikroskopische Studie zeigte eine Anordnung von Cryptochrom 1a entlang der Disk-Membranen in den Außensegmenten. Damit erfüllt Cryptochrom 1a alle von Ritz et al. (2000) geforderten Voraussetzungen für das Magnetrezeptormolekül: es ist innerhalb der Zelle in die gleiche Richtung fixiert, deckt alle Rezeptoren und damit gesamt betrachtet, alle Raumrichtungen ab, Licht erreicht die Rezeptoren und zudem ist es in ziehenden, wie nicht-ziehenden Tieren gefunden worden. Einen weiteren Hinweis, dass dieses Molekül als Magnetrezeptor fungiert, liefern Untersuchungen zur Lichtabhängigkeit. Wie in Kapitel 1.3.2 („Lokalisation des Magnetkompasses“) bereits beschrieben, können Vögel den Magnetkompass bei langwelligem Licht nicht mehr nutzen, bei kürzeren Wellenlängen jedoch schon. In einer aktuellen histologischen Studie von Nießner et al. (2013), konnte die Aktivierung von Cryptochrom mit Hilfe eines Antikörpers untersucht werden. Die hier gewonnenen Ergebnisse korrelieren mit den zuvor erhobenen Verhaltensergebnissen. Aktiviertes Cryptochrom liegt in den Wellenlängenbereichen vor, in denen der Magnetkompass von Vögeln benutzt werden kann. Diese Tatsache ist ein weiterer Punkt, der Cryptochrom 1a als Kandidaten für das Magnetrezeptormolekül sehr wahrscheinlich macht.

1.4 Eisenhaltige Rezeptoren zur Wahrnehmung der Magnetfeldintensität

Vögel besitzen neben dem lichtabhängigen Kompass im Auge noch eine zweite Besonderheit, den Magnetrezeptor, der wahrscheinlich die Totalintensität misst und an der Karte beteiligt ist. Dieser ist eisenmineralbasiert und im Schnabel der Tiere lokalisiert. Magnetit (Fe_3O_4), ein stark magnetisches Eisenoxid, wurde bereits in den Geweben verschiedenster Tiere nachgewiesen (zusammenfassend Kirschvink et al. 1985). Schon im Jahr 1979 stellten Yorke und auch Kirschvink & Gould (1981) Hypothesen auf, wie diese auf Magnetitpartikeln basierenden Rezeptoren, arbeiten könnten. Es wird unterschieden zwischen verschiedenen Partikelgrößen des Magnetits. Zum einen gibt es superparamagnetische Teilchen, diese sind

unter 50 nm groß und haben kein magnetisches Moment, d.h. sie lassen sich durch Anlegen an ein Magnetfeld in eine bestimmte Richtung ausrichten und können sich magnetisieren. Die Ausrichtung erfolgt parallel zu dem angelegten Feld. Zum anderen gibt es die nächstgrößeren Eisenpartikel, die Single-Domain-Partikel. Diese verhalten sich anders als die superparamagnetischen Partikel. Sie haben bereits ein magnetisches Moment und wirken wie kleine Permanentmagnete. Ihre Größe schwankt zwischen 50 und 70 nm.

Bei beiden ist anzunehmen, dass sie an der Rezeption von Intensität oder Richtung des Magnetfelds in Tieren beteiligt sind (z.B. Kirschvink & Gould 1981; Kirschvink & Walker 1985; Shcherbakov & Winklhofer 1999). Holtkamp-Rötzler et al. (1997) beschrieben bereits, dass Magnetit in einer bestimmten Anordnung im Oberschnabel zu finden ist. Es handelt sich um superparamagnetisches Magnetit, das in den Nervenendigungen im Oberschnabel lokalisiert ist (Hanzlik et al. 2000; Winklhofer et al. 2001; Fleissner et al. 2003, 2007; Falkenberg et al. 2010). Die Nervenendigungen, die den Oberschnabel innervieren, sind Dendriten aus dem trigeminalen System (Dubbeldam 1998). Der Nervus trigeminus ist einer der 12-paarigen Hirnnerven, er verlässt das Stammhirn am kaudalen Ende des Lobus opticus und teilt sich auf in Nervus ophthalmicus und den gemeinsamen Stamm von Nervus maxillaris und mandibularis. Hierbei innerviert jedoch nur der N. ophthalmicus den Bereich des Oberschnabels (King & McLelland 1978).

Versuche von Beason und Semm (1987) zeigten mit Hilfe von Ableitungen, dass genau in diesem trigeminalen System Neurone auf Änderungen der Magnetfeldstärke reagieren. Sie fanden, dass eine Änderung von 200 nT bereits wahrgenommen werden kann (Semm & Beason 1990). Im Jahr 1974 fanden Keeton et al., dass sich die Abflugrichtung von Tauben im Laufe eines Tages ändert. Vergleicht man dies mit den täglichen Schwankungen des Erdmagnetfelds, so lässt sich eine Korrelation erkennen. Die täglichen Schwankungen betragen jedoch nicht mehr als 70 nT; daraus kann man schließen, dass Tauben Änderungen dieser Intensität wahrnehmen können. In neuerer Zeit wurden diese Erkenntnisse durch weitere Freilandversuche bestätigt und erweitert. Schiffner & Wiltschko (2011) zeigten, dass Tauben bereits Änderungen des Magnetfeldes im Bereich von 20 nT wahrnehmen können, dies setzt einen sehr sensitiven Rezeptor voraus, wenn man darüber hinaus bedenkt, dass die Stärke des Magnetfelds im Versuchsgebiet Frankfurt um 2.5 nT/km ansteigt (Wiltschko et al. 2010).

Der eisenhaltige Magnetrezeptor im Schnabel kann auch auf andere Weise gestört werden. Setzt man die Vögel einem starken magnetischen Puls aus, so ändern diese in Käfig- (erstmal Australische Brillenvögel: Wiltschko et al. 1994) wie auch in Freilandversuchen (Rotkehlchen: Holland & Helm 2013) ihre Abflugrichtung. Bereits Beason & Semm (1996) führten Versuche mit Pulsen durch; hier wurden Reisstärlinge auf ihre Abflugrichtung getestet. Der Puls kann sowohl Single-Domain Magnetit als auch Cluster oder Ketten aus superparamagnetischen Magnetit remagnetisieren (Davila et al. 2005). Die Antwort des eisenmineralbasierten Magnetrezeptors in den Nervenzellen müsste sich verändern und die Vögel dementsprechend ein geändertes Verhalten bei der Orientierung zeigen. Reisstärlinge zeigten nach dem Puls die erwartete Abweichung der Zugrichtung. Betäubte man ihnen jedoch den ophthalmischen Nerv, also den Nerv, in dem die eisenhaltigen Partikel zu finden sind, so trat keine Abweichung der Zugrichtung ein, die Tiere orientierten sich in Zugrichtung (Beason & Semm 1996). Bei australischen Brillenvögeln wurde dieser Effekt ebenfalls gefunden, jedoch nur bei älteren Tieren. Vögel, die auf ihrem ersten Zug waren, zeigten keine Reaktion auf den magnetischen Puls (Munro et al. 1997). Aus den Versuchen von Munro et al. (1997) kann man schließen, dass die Information, die der eisenhaltige Magnetrezeptor liefert, in die Karte eingeht und die Vögel diese Karte während des ersten Zuges anhand der Zugroute anlegen. Wenn Vögel noch keine Karte haben, kann man sie auch nicht mit dem Puls stören.

Ein weiterer verhaltensbiologischer Hinweis auf einen Magnetrezeptor im trigeminalen System lieferten Mora et al. (2004), die zeigten, dass Tiere mit intaktem Nervus ophthalmicus in der Lage sind, eine magnetische Anomalie mit Futter zu verknüpfen. Betäubte man jedoch den Oberschnabel oder durchtrennte den Nerv, so konnten sie diese Aufgabe nicht mehr lösen. Freire et al. (2012) haben bei Enten ein entsprechendes Ergebnis erzielt. Auch hier konnten die Tiere am Tag nach der Durchtrennung des Nervs die magnetische Anomalie nicht mehr erkennen.

Betrachtet man die Verarbeitung dieser Information im Gehirn, stellt sich folgendes dar: bei stetigen, alle 30 s wechselnden Magnetfeldbedingungen über drei Stunden, ist mit Hilfe von ZENK eine erhöhte Aktivität in den Gehirnanalen zu erkennen, die vom Nervus trigeminus innerviert werden. Durchtrennt man aber vor diesem Versuch diesen Nerv, so kann keine erhöhte Aktivität festgestellt werden (Heyers et al. 2010).

Die Summe dieser Hinweise sprechen dafür, dass die Intensitäts-Informationen des Magnetfelds vom trigeminalen System aufgenommen und verarbeitet werden und Teil der Karte und nicht des Kompasses sind.

Falkenberg et al. (2010) zeigten in einer aktuellen Studie, dass Rotkehlchen, Gartengrasmücken, Tauben wie auch Hühner alle identische eisenhaltige Strukturen im Oberschnabel aufweisen und diese sich in ihrer chemischen Zusammensetzung nicht unterscheiden. Nießner (2013) erbrachte den Nachweis, dass die eisenhaltigen Dendriten der adulten Hühner dieselbe Ultrastruktur aufweisen wie die der Tauben (Fleissner et al. 2007).

Treiber et al. (2012) untersuchten die magnethaltigen Strukturen im Oberschnabel von Tauben. Auch sie fanden eisenhaltige Strukturen im Gewebe des Oberschnabels, jedoch beschrieben sie diese als Makrophagen, die nicht in Nervengewebe vorkommen.

1.5 Möglichkeiten der Dressur bei Vögeln

Bisher wurden verschiedene Möglichkeiten beschrieben, die Magnetwahrnehmung bei Vögeln zu testen. Zum einen gibt es Versuche mit Zugvögeln, die spontan und mit angeborenem Instinkt die angestrebte Richtung aufsuchen. Das geschieht sowohl im Freiland, wie auch im Käfig, da diese Zugunruhe, ist sie einmal ausgelöst, sehr stark ist.

Eine weitere Möglichkeit ist die Dressur auf einen magnetischen Reiz, wenn kein angeborenes Verhalten gezeigt wird. Im Fall der Hühner (Freire et al. 2005), Enten (Freire & Birch 2010) oder Zebrafinken (Voss et al. 2007) musste man sich diese Methode zunutze machen.

Hühner und auch Enten werden als Nestflüchter bezeichnet. Direkt nach dem Schlupf sind sie in der Lage, sich aufzurichten und das Nest zu verlassen. Andere Vögel, wie z.B. Tauben, sind Nesthocker, die erst nach 3-4 Wochen zum ersten Mal das Nest verlassen. Bis zu diesem Zeitpunkt werden sie von den Eltern gefüttert.

Nestflüchter öffnen nach kurzer Zeit die Augen und sind in der Lage, ihre Umwelt zu erkennen. Das ist sehr wichtig für die Prägung dieser Tiere. Nach dem Öffnen der Augen sehen sie die Mutter und prägen sich darauf (Lorenz 1935). Diese Prägungsphase ist in den ersten zwei Tagen nach dem Schlupf am stärksten (Hess 1959; Bateson 1966). Ist die Mutter zu diesem Zeitpunkt nicht verfügbar, so sind die Küken auch auf andere Gegenstände (Salzen und Meyer 1968) oder Lebewesen prägar. Wie beispielsweise Lorenz (1935) zeigte, ist es

möglich, eine Graugans auf einen Menschen zu prägen. Es gibt für den Fall der Prägung auf Gegenstände auch hier Präferenzen, wie der Vorzug runder Gegenstände vor eckigen (Salzen & Meyer 1968) und roten Gegenständen vor gelben (Kovach 1971; Bateson & Jaeckel 1976). Ist dieser beweglich und für das Küken zugänglich (Salzen 1969), so kann eine sehr starke Prägung erzielt werden.

Die visuellen Reize sind jedoch nicht allein entscheidend für die Prägung. Auch Geräusche (Vallortigara & Andrew 1994) und die Art der Bewegung (Vallortigara et al. 2005) tragen zu einer erfolgreichen Prägung bei. Ein weiterer Aspekt, so zeigten Gier et al. (1967), ist das Lernen auditorischer Reize in Verbindung mit der Mutter. Nach dem Schlupf lenkt die Mutter durch Laute die Aufmerksamkeit des Kükens auf sich (van Kampen & Bolhuis 1991).

Die Bindung an die Mutter ist sehr stark, dies kann man sich in Dressurversuchen zunutze machen. Verhaltensversuche zeigten, dass man eine erfolgreiche Dressur erreichen kann, wenn man das Prägungsobjekt als Belohnung einsetzt (z.B. Vallortigara et al. 1998).

Eine weitere Möglichkeit der Dressur bietet die Suche nach Futter in Verbindung mit einem bestimmten Reiz. Zum Beispiel wurden Tauben in einer quadratischen Arena darauf trainiert, in einer bestimmten Himmelsrichtung Futter zu finden. Bei Drehung des Magnetfelds drehten auch sie sich und suchten das Futter in der richtigen magnetischen Richtung (Wilzeck et al. 2010). Entsprechende Versuche wurden von Voss et al. (2007) mit Zebrafinken durchgeführt. Auch sie lernten in einer quadratischen Arena das Futter in der richtigen magnetischen Richtung zu suchen.

Die bisher beschriebenen Versuche hatten alle zum Ziel, den Magnetkompass zu untersuchen. Die Vögel wurden darauf trainiert, eine bestimmte magnetische Richtung aufzusuchen. Man kann jedoch nicht nur Kompass-Mechanismen mit Hilfe von Futter untersuchen; auch die Karten-Funktion und das Erkennen magnetischer Anomalien, kann mit Hilfe von Dressur erforscht werden. In meinen Versuchen geht es darum einen Ort anhand einer magnetischen Anomalie zu erkennen und diese veränderte Magnetbedingung mit einem Stimulus zu verknüpfen. Beispielsweise wurden Tauben darauf trainiert, dass sie Futter immer im Zusammenhang mit einem starken Magneten oder einer Magnetspule angeboten bekamen (Mora et al. 2004; Thalau et al. 2007). Die Verknüpfung zwischen Futter und dem magnetischen Reiz des Stabmagneten war so stark, dass die Tauben im unbelohnten Test zu picken begannen, wenn sie die magnetische Anomalie spürten (Thalau et al. 2007).

Die bisher aufgeführten Versuche sind Beispiele für gelungene Dressuren. Es gibt jedoch auch Hinweise, dass nicht alle Dressurversuche erfolgreich waren. Schon Delius & Emmerton (1978) zeigten, dass man nicht jeden beliebigen Reiz mit jeder Trainingsmethode verknüpfen kann. Es muss jedoch nicht nur an der Kombination der Reize liegen. Ein weiteres Beispiel für verschiedene Ergebnisse mit gleicher Dressurmethode sind die Versuche von Freire et al. (2005) im Gegensatz zu Liedvogel & Mouritsen (2010). Beide Forschergruppen versuchten Hühner auf eine magnetische Richtung zu dressieren, jedoch nur eine Gruppe war erfolgreich. Es gibt eine Vielzahl von Dressurversuchen, die an einem Ort erfolgreich waren, an einem anderen nicht (zusammenfassend siehe: Wiltschko & Wiltschko 1996). Bereits Gibbs et al. (2008) zeigten, dass eine identische Versuchsdurchführung nicht zwingend zu einem identischen Ergebnis führen muss. In diesem Fall zeigte sich, dass sowohl Hühnerrasse, wie auch Aufzucht und Ort des Schlupfs entscheidend waren für den Ausgang der Versuche.

1.6 Zielsetzung der Arbeit

Zu Beginn meiner Arbeit war bereits bekannt, dass Hühner in der Lage sind, Magnetfelder zur Orientierung zu nutzen (Freire et al. 2005, 2008; Wiltschko et al. 2007; Rogers et al. 2008). Die Untersuchungen stützten sich jedoch bisher auf verhaltensbiologische Versuche mit Hühnern, die älter als 10 Tage waren.

In Bezug auf die Struktur der beiden Magnetrezeptoren ist es ähnlich: sowohl der Magnetkompass im Auge, wie auch der Magnetrezeptor im Schnabel sind histologisch untersucht und deren detaillierte Strukturen bekannt. Bisher wurden diese beiden Rezeptoren allerdings nur an erwachsenen Tieren untersucht.

Das Ziel meiner vorliegenden Arbeit ist, die Magnetwahrnehmung von Hühnern und speziell deren Entwicklung histologisch wie auch verhaltensbiologisch zu untersuchen:

1. Zunächst habe ich untersucht, ab welchem Zeitpunkt der Magnetrezeptor im Auge der Hühner voll ausgebildet ist und danach, ob dieser Rezeptor in Verhaltensversuchen auch schon genutzt werden kann.
2. Meine Arbeit soll klären, ob es einen Unterschied im Lernverhalten von verschiedenen Hühnerrassen gibt. In einer vorangegangenen Arbeit konnte gezeigt werden, dass eine braune Legehennen-Rasse (eine Zuchtform der ISA brown layer) in der Lage ist, eine magnetische Kompassaufgabe zu lösen, eine andere weiße Fleischhuhn-Rasse

(gekreuzt aus White Leghorn und Australorps) hingegen nicht (Freire et al. 2008). Die hier durchgeführte Folgestudie soll klären, ob es einen generellen Unterschied im Lernverhalten der Hühnerrassen in Bezug auf magnetische Richtungen gibt und ob durch modifiziertes Training ein Lernerfolg erzielt werden kann. Außerdem soll histologisch geklärt werden, ob es einen Unterschied zwischen den verschiedenen Hühnerrassen in Bezug auf den Rezeptor des Magnetkompasses gibt, wenn dieser z.B. bei einer Rasse nicht vorhanden oder ausgebildet ist.

3. Ein weiterer Aspekt dieser Arbeit ist die Wahrnehmung magnetischer Intensitäten mit Hilfe von eisenhaltigen Partikeln im Schnabel der Vögel. Hierbei soll in Verhaltensversuchen geklärt werden, ob Hühner ebenso wie Tauben, Intensitätsunterschiede des Magnetfelds wahrnehmen können. Ergänzend dazu soll ebenfalls die Entwicklung des dafür vorgesehenen Rezeptors im Oberschnabel histologisch untersucht werden, um zu klären, ab wann dieser Rezeptor ausgebildet ist. Diese Versuche sollen zeigen, ob der Rezeptor schon zum Zeitpunkt des Schlupfs ausgebildet ist und ob die Ergebnisse der Verhaltensversuche mit der Entwicklung des Rezeptors korrelieren.
4. In einem abschließenden Versuch möchte ich klären, ob magnetische Eigenschaften in die Prägung eingefügt werden können. Gelingt dies, so erzielt man eine sehr aussagekräftige Methode zur Untersuchung der Magnetfeldparameter mit relevantem biologischem Bezug.

Insgesamt gilt es also zu klären, ab welchem Zeitpunkt die beiden Magnetrezeptoren voll entwickelt sind und wann das Huhn diese auch benutzen kann.

2 Material und Methoden

2.1 Das Versuchstier

Das Versuchstier der vorliegenden Arbeit ist das Haushuhn (*Gallus gallus domesticus*). Es gehört zur Familie der Phasianidae (Fasanenartige) und der Ordnung Galliformes (Hühnerartige). Ursprünglich stammen Haushühner aus dem Süden Asiens. Sie gehören zu einer Zuchtform eines Wildhuhns, dem Bakivahuhn (*Gallus gallus*), welches in Indien, Südostasien und bis zu den Philippinen verbreitet ist (Bierschenk et al. 1995).

Das Huhn selbst ist ein Organismus, der in vielen Bereichen der Wissenschaft genutzt wird. Als Versuchstier kann man es ganzjährig von Brütereien beziehen. Für verhaltensbiologische Ansätze ist es ebenfalls von Vorteil, da man nicht, wie z.B. bei Rotkehlchen, abhängig von Jahreszeiten oder Brutzeiten der Vögel ist.

Die Tierhaltung selbst stellt keine großen Anforderungen, das vorgefertigte Futter, das bereits in der Tierwirtschaft Verwendung findet, sorgt für eine ausgewogene Ernährung. Auf dem natürlichen Ernährungsplan der Hühner stehen Grün- und Samenpflanzen, oft ergänzt durch tierische Nahrung, wie z.B. Würmer. (Hein 1961)

2.2 Verwendete Hühnerrassen

Erstmals wurden Orientierungsversuche mit Hühnern in Australien durchgeführt (Freire et al. 2005, 2008; Wiltschko et al. 2007; Rogers et al. 2008). Hierbei wurden zwei verschiedene Hühnerrassen getestet. Zum einen eine braune Legehuhn-Rasse (gekreuzt aus männlichen Rhodeländern und einer braunen Legehenne), zum anderen eine weiße Fleischhuhn-Rasse (gekreuzt aus Australorps, Sussex und White Leghorn). Es zeigte sich, dass sich das Verhalten der beiden Rassen im Test unterschied. Die braunen Hühner waren in der Lage, eine magnetische Richtung aufzusuchen, die weißen Hühner hingegen nicht. Aus diesem Grund war es wichtig, in den nachfolgenden Versuchen immer mehr als nur eine Hühnerrasse zu testen. Um die Versuchsansätze besser vergleichen zu können, wurden Hühnerrassen gewählt, die zu den ursprünglich benutzten möglichst nahe verwandt sind (vgl. hierzu Tabelle 2.1).

Da die in Australien verwendeten Hühnerrassen in Deutschland nicht zu beziehen waren, entschied ich mich für nah verwandte Arten.

Das Äquivalent zu den braunen australischen Hühnern waren Tiere der Rasse Lohmann Brown. Diese Rasse ist eine Kreuzung aus roten Rhodeländern und weißen Plymouth Rock. Als zweite Hühnerrasse wurden für die Versuche in Deutschland White Leghorn Hühner verwendet. Diese Rasse ist eingekreuzt in die in Australien verwendeten weißen Hühnerrassen. Beide Hühnerrassen sind aus der LSL Brüterei in Schaafheim/Hessen ganzjährig zu beziehen.

Die in Australien durchgeführten Futtermittelversuche (vgl. Kapitel 2.5.1 „Versuchsaufbau für die Futtermittelversuche“) konnten nicht mit den zuvor verwendeten Hühnerrassen durchgeführt werden, da diese in Australien zu diesem Zeitpunkt nicht zu beziehen waren. Die daher verwendeten braunen Hühner, waren ISA brown layer; diese sind eine Kreuzung aus roten Rhodeländer Hennen und weißen Rhodeländer Hähnen und ähneln somit den zuvor verwendeten Rassen. Sie wurden bezogen aus der Baiada Poultry, Marsden Park, NSW, Australia.

Die weißen in Australien verwendeten Hühner waren eine Kreuzung aus der Legehuhnrasse White Leghorn und der Fleischhuhn-Rasse Australorps. Bezogen wurden diese Tiere aus Barter and Sons Hatchery, Luddenham, NSW, Australia. (Zusammenfassend siehe Tabelle 2.1.)

Tabelle 2.1: Übersicht über die verwendeten unterschiedlichen Hühnerrassen in den einzelnen Versuchsansätzen. Der Name der Rasse ist aufgeführt, wie auch die darin eingekreuzten Hühnerrassen.

Versuchsansatz	Hühnerrasse braun	Hühnerrasse weiß
Dressurversuche Australien (Freire et al. 2008)	<u>Braunes Legehuhn</u> (Rhodeländer, braune Legehennen)	<u>Weißes Fleischhuhn</u> (White Leghorn, Sussex, Australorps)
Versuche in Deutschland	<u>Lohmann Brown</u> (rote Rhodeländer, weiße Plymouth Rock)	<u>White Leghorn</u>
Futtermittelversuch in Australien	<u>ISA brown layer</u> (rote Rhodeländer, weiße Rhodeländer)	<u>White Leghorn X</u> <u>Australorps</u>

2.3 Histologische Untersuchungen zu den Magnetrezeptoren

2.3 Cryptochrom 1a im Auge (vgl. Nießner et al. 2011)

Für histologische Studien am Auge wurden acht Lohmann Brown und zwei White Leghorn Hühner verwendet (siehe Tabelle 2.2). Diese wurden aus der LSL Brüterei in Schaafheim/Hessen bezogen. Aufzucht und Haltung der Tiere entspricht dem der Verhaltensversuche (siehe Kapitel 2.4.1 „Versuchstiere und Tierhaltung“). Alle Tiere wurden mit einer Überdosis Narcoren (Merial GmbH, Hallbergmoos) abgetötet und direkt nach dem Tod präpariert. Der Glaskörper wurde entfernt und die Retina im Augenbecher für vier Stunden bei Raumtemperatur in 4% Paraformaldehyd (PFA) in 0,1 M Phosphatpuffer (PBS, pH 7,4) fixiert. Nach dieser Zeit wurden die Proben dreimal in PBS gewaschen und bis zur Verarbeitung im Kühlschrank gelagert. Die Proben wurden nicht geschnitten, sondern als „Whole Mounts“ gefärbt. Hierzu wurden die Retinae aus den Augenbechern herausgelöst und das Pecten entfernt. Das Gewebe wurde frei schwimmend gefärbt, also nicht auf einem Objektträger fixiert.

Verwendete Antikörper (vgl. Nießner et al. 2011):

1. Guinea pig Cryptochrom 1a Antiserum (produziert speziell für unser Labor von GENOVAC GmbH, Freiburg, Germany), spezifisch gegen Aminosäure 601–621 von Cryptochrome 1a: (N-) RPNPE EETQS VGPKV QRQST (-C).
2. Goat Antiserum sc-14363 spezifisch auf das 20-aa N-Terminal Epitope des humanen S Zapfen-Opisin (blau) (Santa Cruz Biotechnology Inc., Santa Cruz, USA), charakterisiert von Schiviz et al. (2008).

Für lichtmikroskopische Untersuchungen am Whole Mount wird das Pigmentepithel an der Oberfläche der Photorezeptoren zunächst gebleicht. Verwendet wurde eine Lösung aus 5 ml 1,8% NaCl in aqua dest., 4 ml 30% H₂O₂, 1 ml aqua dest, 1 Tropfen NH₃ (Hemmi & Grünert 1999), die Retinae verblieben 20 – 30 Minuten in dieser Lösung. Nach dem Bleichen war das Pigmentepithel nahezu farblos, die Immunreaktion wurde dadurch nicht beeinflusst. Nach dem Bleichen wurde mit PBS gewaschen. Anschließend wurde das Gewebe in 10% Donkey Normalserum (NDS) in 0,25% Triton und 2% Bovin-Albumin-Serum (BSA) für eine Stunde bei Raum-Temperatur (RT) präinkubiert. Anschließend wurden die Whole Mounts über Nacht

bei 4°C in den Erstantikörpern anti-Cryptochrom 1a (1:100) und SC-14363 (1:500) mit 3% NDS, 0,25% Triton-X-100 und 2% BSA in PBS inkubiert.

Nach dem Waschen mit PBS wurden die Gewebe für eine Stunde in einem Zweitantikörper bei Raumtemperatur (RT) inkubiert. In diesem Fall waren diese an die Fluoreszenzfarbstoffe CY3 und CY5 gekoppelt (Dianova, Hamburg) in 3% NDS mit 0,25% Triton-X-100 und 2% BSA in PBS.

Nach erneutem Waschen wurden die Gewebe auf Superfrost-Plus Objektträger gebracht und mit Aqua-Poly-Mount (Polyscience, Europe) eingedeckt. Die Auswertung erfolgte mit Hilfe des Konfokalen-Laserscan-Mikroskops (Zeiss Typ 510 META).

Tabelle 2.2: Übersicht über die Anzahl und das Alter der Hühner, die für histologische Untersuchungen am Auge verwendet wurden. Die Hühnerrassen sind ebenfalls aufgeführt.

Rasse	Alter (Tage)	Anzahl Hühner
Lohmann Brown	10	2
White Leghorn	10	2
Lohmann Brown	5	3
Lohmann Brown	1	3

2.3.2 Eisenhaltige Strukturen im Schnabel

Histologische Untersuchungen am Schnabel wurden mit 16 Hühnern durchgeführt. Auch diese Tiere wurden aus der Brüterei in Schaafheim/Hessen bezogen.

Die Tiere wurden für die für sie vorgesehene Anzahl der Tage gehalten und ebenfalls, wie die Tiere der Verhaltensversuche (außer 2.5.1 „Versuchsaufbau für die Futtermittelversuche“) mit Futter und Wasser versorgt. War das vorgesehene Alter erreicht, wurden die Tiere mit Narcoren (Merial GmbH, Hallbergmoos) abgetötet und der Oberschnabel direkt am Schädel abgetrennt (Methodenteil nach Fleissner et al. 2003, 2007). Der vollständige Oberschnabel wurde in 4% Paraformaldehyd (PFA) in Phosphatpuffer (PBS) für 4 Stunden bei Raumtemperatur oder über Nacht bei 4°C fixiert. Nach abgeschlossener Fixierzeit wurde der Schnabel mit PBS gewaschen. Bei der anschließenden Präparation wurde darauf geachtet, dass kein Metallbesteck zum Einsatz kam, um Verunreinigungen durch Eisenspäne in der Probe zu vermeiden. Es wurden Keramikmesser und Titan-Pinzetten verwendet. Vorsichtig, am Schnabelrand beginnend, wurde die Haut des Gaumens herauspräpariert. Die

herauspräparierte Haut wurde in Paraffin eingebettet und mit einem Mikrotom horizontal in je 10 µm dicke Scheiben geschnitten und auf Superfrost-Plus Objektträgern fixiert.

Nach Trocknung, mindestens über Nacht, wurden nun die Objektträger entparaffiniert. Zunächst wurden sie angeschmolzen und dann zweimal 10 min in Xylol getaucht. Anschließend wurden sie durch die absteigende Alkoholreihe für je 10 min (96%, 80%, 70%, 60%) geführt und endeten in doppelt destilliertem Wasser.

2.3.2.1 Berliner-Blau Reaktion und Kernechtrot

Die Objektträger wurden nun in 5% Kaliumhexacyanoferrat bei 40°C für 5 Minuten inkubiert. Danach wurden sie für 1 Stunde in ein 1:1 Verhältnis von 5% Kaliumhexacyanoferrat und 5% Salzsäure (HCl) gestellt (Chemikalien: Morphisto GmbH, Frankfurt). Nach der Hälfte der Zeit wurde die Lösung erneuert. Anschließend wurde in doppelt destilliertem Wasser gewaschen und die Objektträger wurden eingedeckt.

Bei manchen Proben erfolgte eine Gegenfärbung mit Kernechtrot. In diesem Fall, wurden die Objektträger vor dem Eindecken für 30 s in 0,1%ige Kernechtrot-Lösung (Morphisto GmbH, Frankfurt) getaucht und danach mit doppelt destilliertem Wasser gewaschen.

Die anschließende Auswertung der Schnabelproben erfolgte mit einem Reichert Polyvar Mikroskop (Reichert, Österreich).

2.4 Verhaltensversuche zum Magnetkompass

2.4.1 Versuchstiere und Tierhaltung

Einer der Versuchsansätze dieser Arbeit wurde in Australien durchgeführt. Es wurden Tieren der Rasse ISA brown layer (einer Legehuhn-Rasse) und einer zweiten Rasse, einer Kreuzung aus White Leghorn (einer Legehuhn-Rasse) und Australorps (einer Fleischhuhn-Rasse) verwendet. Sie wurden am 2. Lebenstag an den Versuchsort geliefert. Die Tierhaltung in Australien unterscheidet sich von der Tierhaltung in Deutschland. (siehe Kapitel 2.5.1 „Versuchsaufbau für die Futtermittelversuche“)

Die weiteren, in Deutschland durchgeführten Versuche wurden mit Tieren aus der LSL Brüterei in Schaafheim/Hessen gemacht. Alle Versuche wurden mit den beiden unterschiedlichen Rassen Lohmann Brown und White Leghorn durchgeführt. Für zwei Versuchsansätze, die die Prägung zum Inhalt hatten, wurden die jeweiligen Tiere im Ei geholt

und mit Hilfe eines Bebrüters ausgebrütet. Einen Tag vor dem Schlupf wurden die Tiere in eine Klimakammer gebracht, in der die gleichen Bedingungen herrschten, wie in dem Brutautomaten. Die Eier wurden einzeln in Kartons, die mit weißem Küchenkrepp ausgekleidet waren, gelegt (Maße: 30 x 25 x 30 cm). Vom Schlupf an wurde den Tieren eine Schale (Durchmesser 6 cm) mit Wasser bereitgestellt. Ab dem zweiten Lebenstag wurde Futter (Muscator, Kükenmehl KA plus) auf den Boden des Kartons gestreut.

Für die Orientierungs- und Zweiwahlversuche hing ab Zeitpunkt des Schlupfs in der Mitte des Kartons ein roter Tischtennisball an einem Nylonfaden, ca. 10 cm über dem Boden. Dieser wurde nach dem Schlupf von den Tieren als „Mutter“ akzeptiert. Ab dem dritten Lebenstag wurde in den Karton je ein weißer Schirm (12 x 22 cm) neben den roten Ball gestellt. Die Tiere sollten so daran gewöhnt werden hinter den Schirm zu laufen und aktiv nach dem roten Ball zu suchen.

Ab dem 5. Lebenstag wurden die Tiere in größere Kartons mit den Maßen 50 x 35 x 40 cm umgesiedelt. Der Schirm verblieb in der Mitte dieses Wohnkartons. Statt mit Küchenkrepp wurde der Boden mit Zeitungspapier und Einstreu ausgelegt. Das Mehlfutter wurde weiterhin auf einem Stück Küchenkrepp platziert. Die Wasserschale wurde durch einen, an der Außenseite angebrachten Wasserspender ersetzt. Ab dem zehnten bis 12. Lebenstag der Hühner wurde zu dem Mehlfutter Pelletfutter (Muscator, Kükenkorn KA plus) zugefüttert und nach ca. weiteren drei Tagen das Mehlfutter vollständig durch Pellets ersetzt.

Während der gesamten Versuchszeit betrug der Tag-Nacht-Rhythmus 13:11 Stunden.

Die Halogenleuchten im Haltungsraum ergaben in den Wohnkästen eine Lichtintensität zwischen 0.46 und 0.84 W/m².

2.4.2 Versuchsaufbau

Der Versuchsaufbau bestand aus einem quadratischen Kasten mit den Maßen 80 x 80 x 90 cm. Die Decke bildete ein Diffusor, in dessen Mitte sich ein Auslass von 3 cm Durchmesser für die Kameralinse befand. Es handelte sich hier um eine CCD Kamera der Firma Conrad. Diese ist zum Beobachten der Hühner mit einem Fernsehgerät verbunden. In den vier Ecken der Versuchsarena sind jeweils vier Schirme der Größe 12 x 22,5 cm angebracht. Oberhalb dieser vier Schirme sind hinter dem Diffusor vier Weißlichtlampen (Osram Stiftsockellampe, 12 V, 20 W) platziert. Diese leuchteten die Arena mit einer Intensität von 5.63 und 6.2 W/m² gleichmäßig aus (vgl. Abbildung 2.1 A).

Zum Einsetzen der Hühner in den Kasten sind an allen vier Außenseiten der Arena Klappen mit den Maßen 65 x 40 cm angebracht. Zu Beginn des Versuchs wurde ein durchsichtiger, quadratischer Kunststoffkasten in der Mitte der Arena platziert, mit dem Flächen parallel zu den Schirmen (siehe Abbildung 2.1. B).

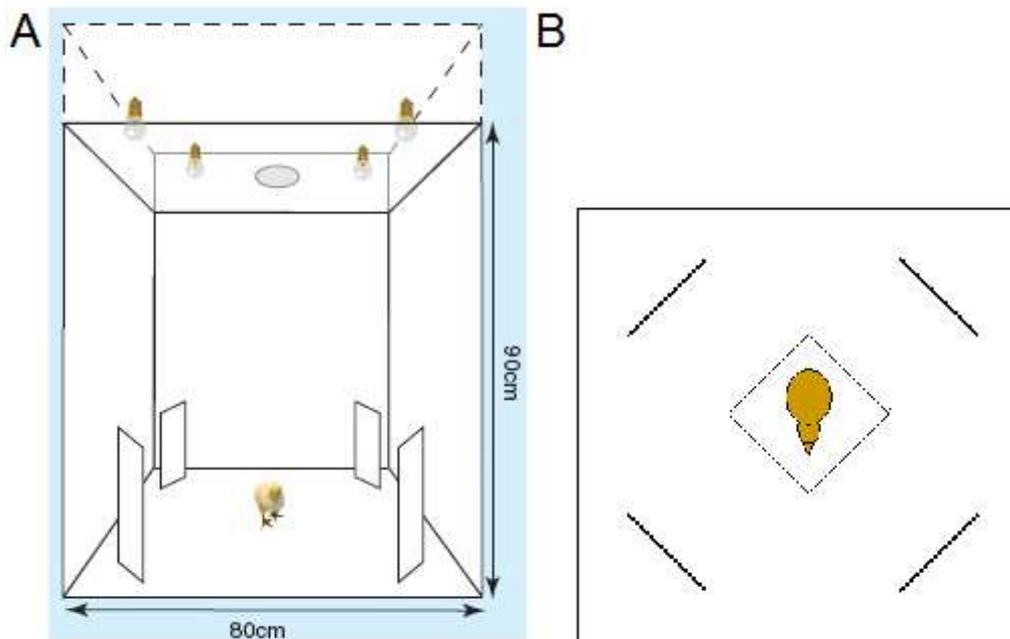


Abbildung 2.1: Versuchsaufbau der Orientierungsversuche, **A** Frontalansicht des Versuchskastens: in den vier Ecken stehen jeweils die vier Schirme, oberhalb des Kastens ist die Beleuchtung zu sehen (entnommen aus Freire et al. 2005) **B** Ansicht von oben, zu sehen sind die vier Schirme in jeder Ecke, sowie das Huhn im Auflasskasten.

2.4.3 Versuche zur Richtungswahrnehmung ab dem 10. Lebenstag

2.4.3.1 Standard-Training und Tests (vgl. Denzau et al. 2013a)

Für diesen Versuchsansatz wurden im November 2007 11 Lohmann Brown Hühner und 13 White Leghorn Hühner nach Schlupf in Einzelboxen gehalten und auf rote Tischtennisbälle geprägt. Die Tests erfolgten zwischen Tag 12 und Tag 25.

Zu Beginn der Trainingsphase wurden sogenannte „Visual Displacements“ (Vis) durchgeführt. Zunächst wurde das Huhn in den durchsichtigen, quadratischen Auflasskasten gesetzt (Maße: 15 x 15 x 23 cm). Der rote Ball wurde zunächst so gehalten, dass das Huhn ihn sehen und sich in dem Auflasskasten beruhigen konnte. Danach wurde der Ball vorsichtig über den Boden hinter einen der Schirme geführt. Es wurde darauf geachtet, dass das Huhn

aufmerksam dem Verschwinden des Balles zuschaut. War der Ball hinter einem Schirm versteckt, wurde der Auflasskasten zügig herausgenommen und das Huhn hatte die Möglichkeit, den Ball zu suchen. Wurde der Ball nach drei Minuten nicht gefunden, erfolgt ein Neustart. Das Huhn wurde erneut in den Auflasskasten gesetzt und der Ball hinter den Schirm geführt. Hat das Huhn nun das Prägungsobjekt innerhalb der drei Minuten gefunden, durfte es als Belohnung noch eine Minute mit dem Ball hinter dem Schirm bleiben und wurde anschließend mit Ball zurück in den Wohnkasten gesetzt.

Dieses Training wurde so lange durchgeführt, bis das Huhn die Prozedur verstanden hatte und den Ball zügig in der richtigen Ecke suchte. Darauf folgten sogenannte „Relokationen“ (Rel). Für dieses Training wurde der Mutterball bereits versteckt, bevor das Huhn in den Kasten gesetzt wurde. Freire et al. (2005) fanden bereits, dass Hühner nicht in der Lage sind, eine unimodale Richtung aufzusuchen; sie können nur entlang der Achsen entscheiden. Daher wurde der Mutterball in Trainingsrichtung hinter einem Schirm versteckt und ein zweiter Ball in der gegenüber liegenden Ecke platziert. Das Huhn wurde in den Auflasskasten gesetzt. Nach 20 Sekunden Eingewöhnungszeit wurde der Kasten entfernt und das Huhn hatte die Möglichkeit, den Ball zu suchen.

Fand es innerhalb von zwei Minuten den Ball, durfte es, wie auch zuvor bei den „Visual Displacements“, noch eine Minute mit dem Ball hinter dem Schirm bleiben. Danach kamen Huhn und Ball zurück in den Wohnkasten. Fand das Huhn den Ball nicht innerhalb der vorgegebenen Zeit, wurde auch hier ein Neustart gemacht, d.h. es wurde nochmals in den Auflasskasten gesetzt, um sich erneut 20 Sekunden lang zu orientieren, bevor es aufgelassen wurde. Schlug die „Relokation“ zu Beginn dieser Trainingsphase dreimal fehl, wurde nochmals ein „Visual Displacement“ durchgeführt. Schlagen diese drei Relokationen zu einem späteren Zeitpunkt fehl, so wurde das Huhn mit Ball für einige Minuten in den Wohnkasten zurückgesetzt.

Es wurden zu jeder Zeit je zwei Hühner alternierend getestet, da die Ermüdung bei dauerhaftem Trainieren und Testen sehr schnell einsetzte.

Es wurden mindestens sieben Relokationen (in einem Fall versehentlich nur sechs Relokationen) durchgeführt und waren davon die letzten drei erfolgreich, so war das Huhn bereit für den ersten Test. Dafür wurden Helmholtz-Spulen (Durchmesser 2 m), die den Kasten umgeben, in 1 m Abstand zueinander aufgestellt. Nach dem Einschalten war die

Magnetfeldrichtung somit um 90°gedreht, jedoch blieben Inklination und Intensität unverändert. Geographisch Ost war nun innerhalb der Versuchsanordnung magnetisch Nord.

Wichtig war hierbei, dass sich bei Testbeginn kein Ball in der Arena befand, da dies ein unbelohnter Test war. Kurz vor dem Test wurde der Mutterball aus dem Wohnkasten entfernt. Das Huhn wurde in den Auflasskasten der Arena gesetzt; nach 20 Sekunden wurde der Kasten entfernt und das Huhn hatte die Möglichkeit die „Mutter“ hinter den Schirmen zu suchen. Sobald das Huhn hinter einen Schirm geschaut hatte oder hinter diesem saß, wurde es aus dem Kasten entfernt und mit dem Ball zurück in den Wohnkasten gesetzt.

Vor dem nächsten Test musste je eine richtige Relokation durchgeführt werden. Insgesamt wurde jedes Huhn zehn Mal getestet.

2.4.3.2 Modifiziertes Training und Tests (vgl. Denzau et al. 2013a)

Im Februar 2009 wurden weitere Orientierungsversuche durchgeführt. Es wurden erneut 19 Tiere der Rasse Lohmann Brown und 17 Tiere White Leghorn zwischen dem 10. und 16. Lebensstag getestet.

Im Unterschied zu den zuvor durchgeführten Versuchen wurden hier die Trainings- und Testphase modifiziert. In der Trainingsphase wurden erst „Visual Displacements“ durchgeführt. Darauf folgten ebenfalls „Relokationen“. Die Unterscheidung bestand nun darin, dass nach der zweiten richtigen „Relokation“ Bestrafungen folgten, wenn das Huhn eine falsche Ecke aufsuchte. Als „Bestrafung“ wurde für ca. drei Sekunden das Licht ausgeschaltet. Wurde das Licht wieder eingeschaltet, konnte das Huhn weiter nach der „Mutter“ suchen.

Nach erfolgreicher Relokation wurde das Training um die sogenannte „Shifted-Relokation“ erweitert. Das Magnetfeld wurde, wie auch in der Testsituation, mit Hilfe der Helmholtz-Spulen um 90° gedreht und die zwei Bälle in die jeweiligen Ecken der magnetisch richtigen Achse gehängt. Auch jetzt wurde bei falscher Wahl das Licht ausgeschaltet. Die Hühner hatten, wie auch im vorhergehenden Versuch, drei Minuten Zeit, die richtige „Mutter“ zu suchen. Fanden sie sie nicht innerhalb der drei Minuten, wurde das Huhn mit dem Ball zurück in den Wohnkasten gesetzt und nach einigen Minuten noch einmal getestet.

Hatten die Tiere zwei Relokationen und eine Shifted-Relokation (oder zwei Shifted-Relokationen und eine Relokation) hintereinander richtig gelöst, so kamen sie in die Testphase. Insgesamt mussten auch hier vor dem ersten Test mindestens sieben Relokationen

durchgeführt werden (in zwei Fällen versehentlich sechs). Getestet wurde - wie im vorangegangenen Versuch - ohne Belohnung und mit um 90° gedrehtem Magnetfeld. Nach einem Test musste je eine Relokation und eine Shifted-Relokation richtig gelöst werden, bevor es zum nächsten Test kam. Insgesamt wurden nur fünf Tests pro Huhn absolviert.

2.4.4 Training und Tests zur Ontogenie der Kompassorientierung vor dem 10. Lebenstag (vgl. Denzau et al. 2013b)

Dieser Versuchsansatz erfolgte ausschließlich mit Hühnern der Rasse Lohmann Brown, da diese in den ursprünglich von Denzau et al. (2013a) durchgeführten Versuchen eine spontane Reaktion auf das Magnetfeld zeigten. Insgesamt wurden für diesen Versuch 72 Hühner dieser Rasse verwendet.

Die Versuchsdurchführung entsprach dem der vorangegangenen Orientierungsversuche (siehe Kapitel 2.4.3 „Versuche zur Richtungswahrnehmung ab dem 10. Lebenstag“) mit Visual Displacements, Relokationen und Tests. Im Unterschied zu den bisherigen Versuchen wurden hier Tiere jüngerer Alters verwendet. Es sollte untersucht werden, ob der Magnetkompass auch schon vor dem 10. Lebenstag funktioniert. Die ersten Tests fanden vom 5. bis 9. und am 12. Lebenstag statt. Mit jedem Tier wurden nur fünf Tests durchgeführt. Das war erforderlich, da die Tiere besonders in den ersten Tagen sehr schnell müde wurden und die Versuche verweigerten. Es kam bei zu langen Testphasen vor, dass die Hühner nach Entlassen aus dem Auflasskasten Fluchtreaktionen zeigten, hinter einen Schirm flohen, sich dort hinlegten und/oder verharrten.

Dieselben Tiere wurden jeweils eine Woche später noch einmal getestet, also vom 12. bis 16. und am 19. Lebenstag. Es wurden zu Beginn wieder Relokationen durchgeführt, wenn nötig auch Visual Displacements. Bei Erreichen der kritischen Anzahl an Relokationen gingen die Tiere nun in die Testphase. Es erfolgten erneut fünf Tests im Wechsel mit je einer richtigen Relokation.

Ein weiterer wichtiger Aspekt war hier, dass die Tiere das Training und die Tests innerhalb eines einzigen Tages absolvieren sollten und nicht - wie bei vorangegangenen Versuchen - über zwei oder mehrere Tage. Das war wichtig, da hier die Entwicklung der Hühner an den einzelnen Tagen untersucht werden konnte.

Die statistische Auswertung der Versuche erfolgte mit Hilfe von T-Tests. Zum einen wurde getestet, ob das Ergebnis der einzelnen Tage signifikant vom Zufall abwich, zum anderen, ob sich die verschiedenen Altersgruppen signifikant voneinander unterschieden.

Des Weiteren wurde anhand eines T-Tests überprüft, ob sich die Ergebnisse der beiden Testtage, an denen die Hühner 12 Tage alt waren, signifikant voneinander unterschieden.

2.5 Verhaltensversuche zur Wahrnehmung magnetischer Anomalien

2.5.1 Versuchsaufbau für die Futtermessungen (vgl. Denzau et al. 2011)

Die Versuche wurden im Januar und Februar 2009 an der Charles Sturt University in Wagga Wagga / New South Wales (Australien) von meiner Kollegin Dany Kuriakose durchgeführt.

Die Futtermessungen wurden in zwei Ansätzen mit je einer Hühnerrasse gemacht. Für die erste Versuchsreihe im Januar 2009 wurden 44 männlichen Küken der Legehennen-Rasse „ISA brown layer“ getestet. Für die zweite Versuchsreihe im Februar 2009 wurden nur 26, ebenfalls ausschließlich männliche Küken verwendet, die gekreuzt waren aus einem Fleischhuhn-Stamm „Australorps“ und einem Legehennen-Stamm „White Leghorn“.

Die Tiere wurden am Tag 2 nach Schlupf an den Versuchsort der Universität geliefert und jeweils in vier Gruppen aufgeteilt. Man verteilte die Tiere wie folgt auf Wohnboxen:

- im Januar 2009 in Gruppen von zehn bis zwölf Tieren,
- im Februar 2009 fünf bis sieben Tieren.

Die Boxen hatten eine Größe von 94 x 44.5 x 63 cm. In der Mitte der jeweiligen Box stand zu jeder Zeit ein gefüllter Wasserbehälter (Durchmesser 10 cm). Der Boden der Boxen war mit Zeitungspapier und Holzspänen ausgelegt.

Unter der Mitte einer Längsseite des Wohnkartons lag eine Spule von 14 cm Durchmesser und 60 Windungen Kupferdraht (Magnetspule). In der Mitte der kürzeren Seite lag eine Spule mit jeweils 30 Windungen in die eine Richtung und 30 Windungen in die andere Richtung (Kontrollspule). Diese wurden mit je 1 Ampere Strom versorgt, was dazu führte, dass die einseitig gewundene Magnetspule ein Magnetfeld erzeugte. Sie lag so, dass die Inklination nach unten gerichtet war und nicht nach oben, wie sie natürlicherweise in Australien vorkommt. Die Kontrollspule bewirkte keine Änderungen des Erdfeldes. Andere Eigenschaften, wie z.B. die Wärmeentwicklung, entsprechen sich aber. Für die Futtergabe

wurden die Spulen eingeschaltet. Nach drei Minuten Wartezeit wurde eine Schale mit Futter oberhalb der Magnetspule platziert, über der Kontrollspule jedoch nicht. Die Hühner hatten nun die Möglichkeit zu fressen. Nahm das Fressverhalten nach ca. 10 – 20 Minuten ab, so wurde die Schale wieder herausgenommen und die Spulen ausgeschaltet. Das verbleibende Futter wurde aus der Box entfernt. Von Tag 2 bis 9 wurde diese Verfahrensweise sechsmal täglich wiederholt, ab dem 9. Lebenstag aber auf fünf Fütterungen reduziert.

Von Tag 5 bis zu ihrem 9. Lebenstag wurden die Tiere täglich in Zweiergruppen in die spätere Test-Arena gesetzt, um sie an die Apparatur zu gewöhnen. Es befand sich jedoch zu keiner Zeit Futter in der Arena.

2.5.1.1 Tests für die Futtermessungen

Diese Tests wurden von mir zwischen dem 9. und 20. Lebenstag der Hühner durchgeführt. Es wurde dieselbe Arena benutzt wie bereits für die Orientierungsversuche (siehe Freire et al. 2005 und Abbildung 2.1), jedoch wurden die weißen Schirme entfernt. Zu keiner Zeit befand sich eine Futterschale oder Futter in der Test-Arena.

Zunächst wurden die Tiere paarweise in einen quadratischen, durchsichtigen Auflasskasten gesetzt. Nach 20 Sekunden wurde der Kasten herausgenommen und die Tiere konnten sich nun für fünf Minuten frei in der Arena bewegen. In einer Ecke unterhalb der Arena lag eine Magnetspule, in der gegenüberliegenden Ecke eine Kontrollspule (siehe Abbildung 2.2). Ein Huhn war mit einem Punkt markiert, das andere lief als Beiläufer mit und wurde zufällig aus dem gleichen Wohnkasten gegriffen, jedoch ohne Wertung im Test.

Die Versuche wurden mit einer Videokamera überwacht und für die spätere Auswertung aufgezeichnet. Die Auswertung erfolgte durch Dany Kuriakose. Zum Zeitpunkt der Auswertung wusste sie nicht, in welcher Ecke sich die Magnetspule befindet.

Der Bildschirm war mit einer durchsichtigen Folie beklebt, um so optisch die Versuchsbox in vier Quadrate zu unterteilen (siehe Abbildung 2.2.). Beim Ansehen der Videos dokumentierte sie alle zehn Sekunden, in welchem Quadranten sich das Huhn gerade befand. Aus fünf Minuten Testzeit ergab sich eine Summe von 31 Einzelwerten. War z.B. ein Huhn eingeschlafen und blieb es bei zehn aufeinander folgenden Einzelwerten ausschließlich in einem der vier Quadrate, wurde die Sequenz aus dem Test entfernt. Blieb das Huhn in 20 Fällen innerhalb eines Quadrates, so wurde der gesamte Test nicht gewertet, da es vermutlich auch eingeschlafen war.

Ab dem 9. Lebenstag wurde täglich morgens zum Zeitpunkt der ersten Fütterung ein Test durchgeführt, da jetzt die Motivation zur Futtersuche am intensivsten war. Im Januar 2009 wurden täglich sieben Hühner getestet, im Februar fünf Hühner. Insgesamt wurde jedes Huhn bis zu dreimal in den 11 Tagen getestet.

Die Position, unter der sich die Magnetspule befand, wurde nach einem Zufallsprinzip festgelegt. Der Kasten wurde jeden Tag nach Beendigung der Tests nach dem Zufallsprinzip neu ausgerichtet. Dadurch sollte verhindert werden, dass die Tiere sich an Richtungen oder Marken im Raum orientieren, um die Ecke mit der Magnetspule zu finden.

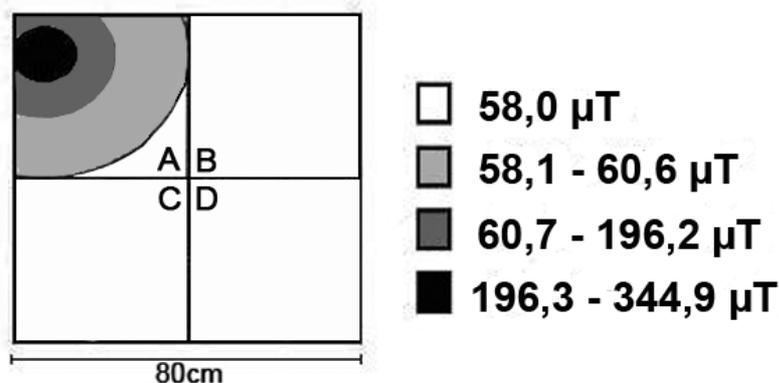


Abbildung 2.2: Unterschiede in der Magnetfeldintensität, verursacht durch die Magnetspule unter der Versuchsapparatur. Intensität gemessen alle 5 cm, beginnend bei der Spule. Der weiße Bereich zeigt das Grundfeld am Versuchsort mit 58 μT .

Beim Auswerten der Daten wurde festgelegt, dass die Magnetspule immer unter Ecke A zu finden ist, die Kontrollspule immer unter Ecke D. Nach dem Einsetzen der Hühner in die Test-Arena mussten diese umherlaufen, um die magnetische Anomalie überhaupt wahrnehmen zu können. Im Fall der Rasse ISA brown layer waren alle Hühner in allen Tests aktiv und lieferten je 31 Einzelwerte. Die Hühner der Rasse White Leghorn X Australorps hingegen waren im Test weniger aktiv. Einige Sequenzen wurden herausgeschnitten und in fünf Fällen erreichten die Tiere nicht die geforderten Testkriterien und wurden somit nicht gewertet.

2.5.1.2 Datenanalyse der Futtersuche

Durch die Inaktivität der Einzelvögel ergibt sich eine Varianz zwischen 12 und 31 Einzelwerten pro Test. Wenn ein Huhn mehr als einmal getestet wurde, so wurde der

Durchschnitt dieser Werte ermittelt und in der Auswertung verwendet. Um festzustellen, ob es eine signifikante Abweichung zufälliger Bevorzugung von Ecken gibt, wurde ein einseitiger T-Test angewendet. Ein T-Test für gepaarte Stichproben wurde benutzt, um zu überprüfen, ob Ecke A signifikant den anderen Ecken vorgezogen wurde.

2.5.2 Versuchsaufbau für die Zweiwahlversuche

Für die Zweiwahlversuche wurden je 10 Lohmann Brown und 10 White Leghorn Küken verwendet. Die Tierhaltung für die unterschiedlichen Versuche war immer gleich (mit Ausnahme der Futtermittelversuche). Der einzige Unterschied bestand im Prägungsobjekt. In sechs der roten Prägungsbälle jeder Hühnerrasse wurde ein Stabmagnet befestigt. Dieser hatte eine Größe von 30 x 6 mm und wurde, mit dem Südpol nach oben zeigend, in der Mitte des Balles fixiert (AlNiCo 500 Magnete, $1.15 \times 10^6 \mu\text{T}$, siehe Thalau et al. 2007). Die durch den Magneten hervorgerufenen Änderungen der Intensität sind in Tabelle 2.3 gezeigt. In den verbleibenden acht Bällen wurde je ein Messingstab befestigt, der in Gewicht und Gestalt mit dem Magneten identisch war.

Tabelle 2.3: Änderung der Magnetfeldintensität in verschiedenen Abständen zum Ball mit eingepasstem Magneten. Die Änderungen beziehen sich auf das Magnetfeld im Versuchsraum ($40 \mu\text{T}$).

Abstand zum Ball	Änderung der Magnetfeldintensität
40 cm	+ 0.62 μT
20 cm	+ 5.50 μT
10 cm	+ 29.20 μT
5 cm	+ 175.89 μT
Berührung des Balls	+ 724.22 μT

Ab einem Alter von 5 Tagen wurden die Tiere an jedem zweiten Tag getestet. Der Versuchskasten bestand aus einer rechteckigen Box (50 x 30 x 40 cm) mit zwei Schirmen (12 x 22 cm), die 20 cm voneinander entfernt standen (siehe Abbildung 2.3). Hinter jedem der Schirme hing ein roter Ball. Ein Ball war mit einem Magnetstab, der andere mit einem Messingstab versehen.

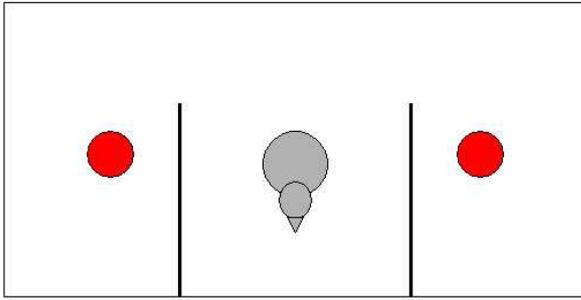


Abbildung 2.3: Versuchsaufbau der Zweiwahlversuche, Ansicht von oben. Das Huhn wird in die Mitte zweier weißer Trennwände gesetzt. Dahinter befinden sich ein roter Tischtennisball mit Messingstab und ein weiterer mit eingepasstem Magnetstab.

Für den Test wurde das Huhn in die Mitte des Kastens zwischen die beiden Schirme gesetzt. Es verblieb nun für drei Minuten in der Arena. Wenn sich das Huhn der „Mutter“ auf fünf Zentimeter näherte und innerhalb dieser Distanz mit Sichtkontakt zu dem Ball verblieb, wurde die Zeit mit der Stoppuhr zwar aufgenommen, für die Auswertung jedoch wurde die Zeit in der Nähe des Balls bzw. bei Sichtkontakt mit dem Ball herangezogen. Die Zeit, die das Huhn in der Mitte der Arena ohne Sichtkontakt zum Ball verbrachte, wurde nicht einbezogen. Zudem wurde die Anzahl der Wahlen jedes Balles registriert, wie auch die Erstwahl des jeweiligen Huhns im Test. Jedes Huhn wurde jeden zweiten Tag zehn Mal getestet. Der letzte Test wurde am 19. Lebenstag durchgeführt. Die Position des Magnetballs und des Messingballs wurde nach einer Random-Sequenz von Versuch zu Versuch variiert, ebenso die Position des Kastens.

Statistische Auswertungen wurden für die Zeit am Prägungsobjekt, wie auch die Erstwahl gegen Zufall, mit dem T-Test berechnet (siehe Abbildung 3.14). Für einen Vergleich der beiden Rassen und der zwei Prägungsobjekte, wurde eine ANOVA angewendet.

Die Mittelwerte der Erstwahlen für die acht Testtage wurden mit dem χ^2 Test verglichen.

3 Ergebnisse

3.1 Histologische Untersuchungen zu den Magnetfeldrezeptoren

3.1.1 Cryptochrom-Expression im Auge der Hühnerküken

Da Cryptochrom 1a in den Violett-Zapfen bei Hühnern vorkommt (Nießner et al. 2011) habe ich das Protein selbst und auch das S-Opsin der Violett-Zapfen angefärbt. Anhand der Färbung gegen die Violett-Zapfen kann man sehen, dass die Außensegmente der Photorezeptoren intakt und nicht bei der Präparation abgerissen sind. Das ist besonders in den Fällen entscheidend, in denen keine Cryptochrom 1a Färbung auftritt. Generell kann man sagen, dass ein stärkeres Färbeergebnis Rückschlüsse auf die Menge an vorhandenem Protein zulässt.

3.1.1.1 Vorkommen von Cryptochrom 1a bei den Hühnerrassen Lohmann Brown und White Leghorn

Abbildung 3.1. zeigt im Vergleich die Retinae zweier Hühnerrassen, einerseits die der Rasse Lohmann Brown, andererseits die der Rasse White Leghorn. Zum Zeitpunkt der Entnahme waren beide Hühnerrassen 10 Tage alt. Die Färbung erfolgte an Whole Mounts, d.h. nicht an Schnitten, sondern die Retina als Vollpräparat wurde angefärbt. Dargestellt ist die Aufsicht auf die Außensegmente der Photorezeptoren.

Vergleicht man in Abbildung 3.1. nun die Expression von Cryptochrom 1a (grüne Fluoreszenz A1, B1) bei beiden Hühnern, so kann man keinen Färbeunterschied feststellen. An derselben Stelle wurde eine Aufnahme der S-Opsin-Färbung (blaue Fluoreszenz A2, B2) gemacht und auch hier lassen sich keine Unterschiede feststellen. Im übereinander gelegten Bild wird deutlich, dass in allen mit S-Opsin angefärbten Außensegmenten auch Cryptochrom 1a vorhanden ist. Das entspricht den Ergebnissen von Nießner et al. (2011).

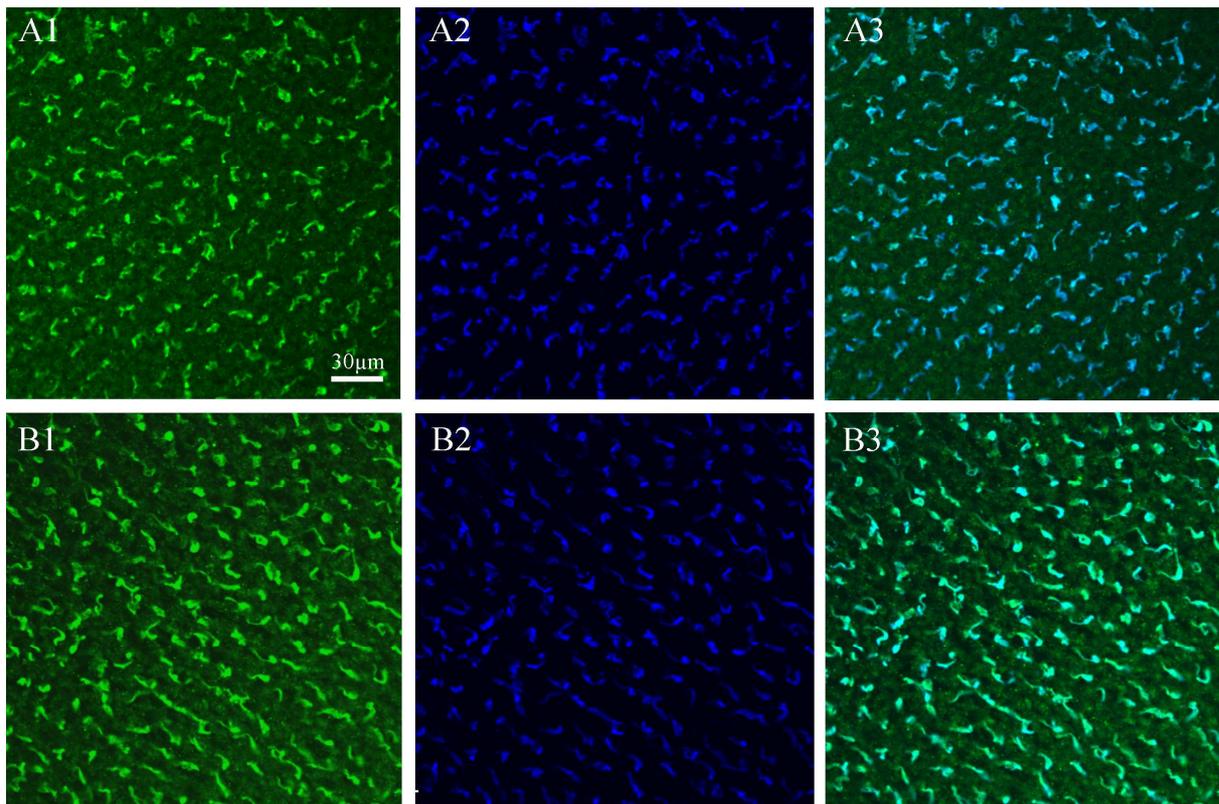


Abbildung 3.1: Whole Mount einer Hühnerretina von Lohmann Brown (A) und White Leghorn (B), 10 Tage alt, gefärbt mit Anti-Cryptochrom 1a und Anti-S-Opsin. A1, B1: Cry1a Immunfluoreszenz in grün, A2, B2: S-Opsin Immunfluoreszenz in blau im selben Schnitt oder Präparat. A3, B3: beide Bilder übereinander gelegt zeigen, dass Cryptochrom 1a in allen Violett-Zapfen zu finden ist. Es gibt keine Unterschiede in den Färbungen zwischen den beiden Hühnerrassen. (entnommen aus Denzau et al. 2013b)

3.1.1.2 Cryptochrom 1a-Expression bei Hühnern nach dem Schlupf

Die vorhergehende Studie an zwei verschiedenen Hühnerrassen zeigte keinen Farbeunterschied am 10. Lebenstag der Hühner. Das bedeutete also, an diesem Tag war das Protein bereits in den Außensegmenten exprimiert. Aufgrund des ausbleibenden Farbeunterschieds wurde für die Studie im Hinblick auf die Entwicklung des Magnetrezeptormoleküls, nur noch eine einzige Rasse verwendet, die Lohmann Brown Hühner.

Hierbei wurde untersucht, ob das Rezeptormolekül bereits nach dem Schlupf vorhanden ist oder sich erst entwickeln muss. Es hat sich folgendes ergeben (siehe Abbildung 3.2):

Am ersten Tag nach Schlupf ist keine Markierung des Cryptochroms sichtbar (Abbildung 3.2, A1). Betrachtet man jedoch die dazugehörige S-Opsin Markierung, so sieht man hier ein

deutliches Signal. Daraus lässt sich folgern, dass die Außensegmente der Violett-Rezeptoren vorhanden sind, sich aber kein nachweisliches Cryptochrom 1a in diesen befindet.

Anders verhält es sich bei dem 5 Tage alten Huhn (Abbildung 3.2, B1-3). Im Falle der Cryptochrom 1a Färbung wie auch in der S-Opsin Färbung, ist ein deutliches Signal zu erkennen. Legt man die Bilder übereinander, so entspricht es dem Ergebnis der 10 Tage alten Hühner. Cryptochrom 1a ist in allen Außensegmenten der Violett-Zapfen des Auges zu finden. So scheint sich die Produktion und das Einlagern des Proteins innerhalb der ersten 5 Tage nach Schlupf zu vollziehen.

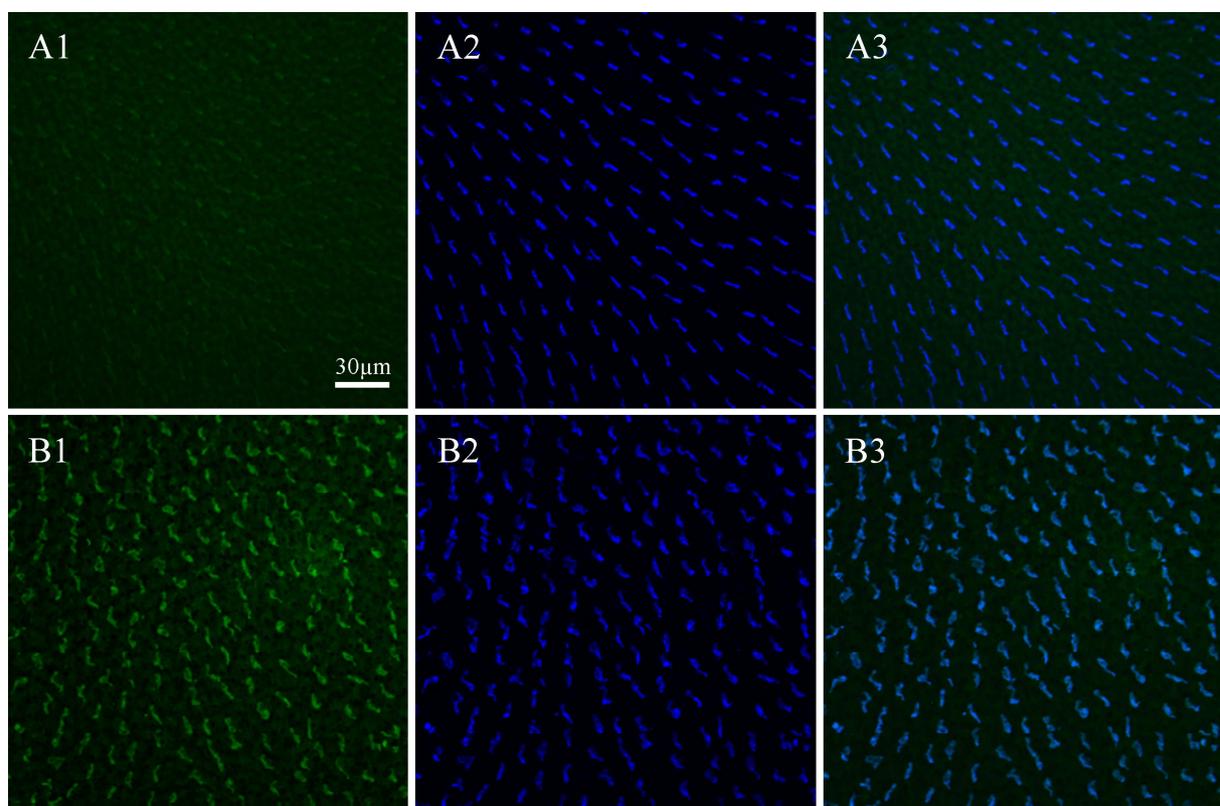


Abbildung 3.2: Whole Mount einer Hühnerretina von einem frisch geschlüpften (A) und einem 5 Tage alten Lohmann Brown Huhn (B). A1, B1: Cryptochrom 1a Immunfluoreszenz in grün, A2, B2: S-Opsin Immunfluoreszenz in Blau. A3, B3: beide Bilder übereinander gelegt. Am Tag des Schlupfs ist noch kein oder nur sehr wenig Cryptochrom 1a vorhanden. Am 5 Tag gibt es bereits keinen Unterschied mehr zu adulten Hühnern oder auch zu den 10 Tage alten Hühnern aus Abb. 3.1 (entnommen aus Denzau et al. 2013a)

3.1.2 Entwicklung der eisenhaltigen Magnetfeldrezeptoren im Oberschnabel

(diese Daten habe ich mit Christine Nießner gemeinsam erhoben und sie gingen daher auch in ihre Dissertation ein)

Die Entwicklung der eisenhaltigen Strukturen in Dendriten wurde mit Hilfe von lichtmikroskopischen Untersuchungen durchgeführt. Hierbei wurden die Strukturen in Hühnerschnäbeln verschiedenen Alters untersucht; beginnend vom Tag des Schlupfs, bis hin zu drei Wochen.

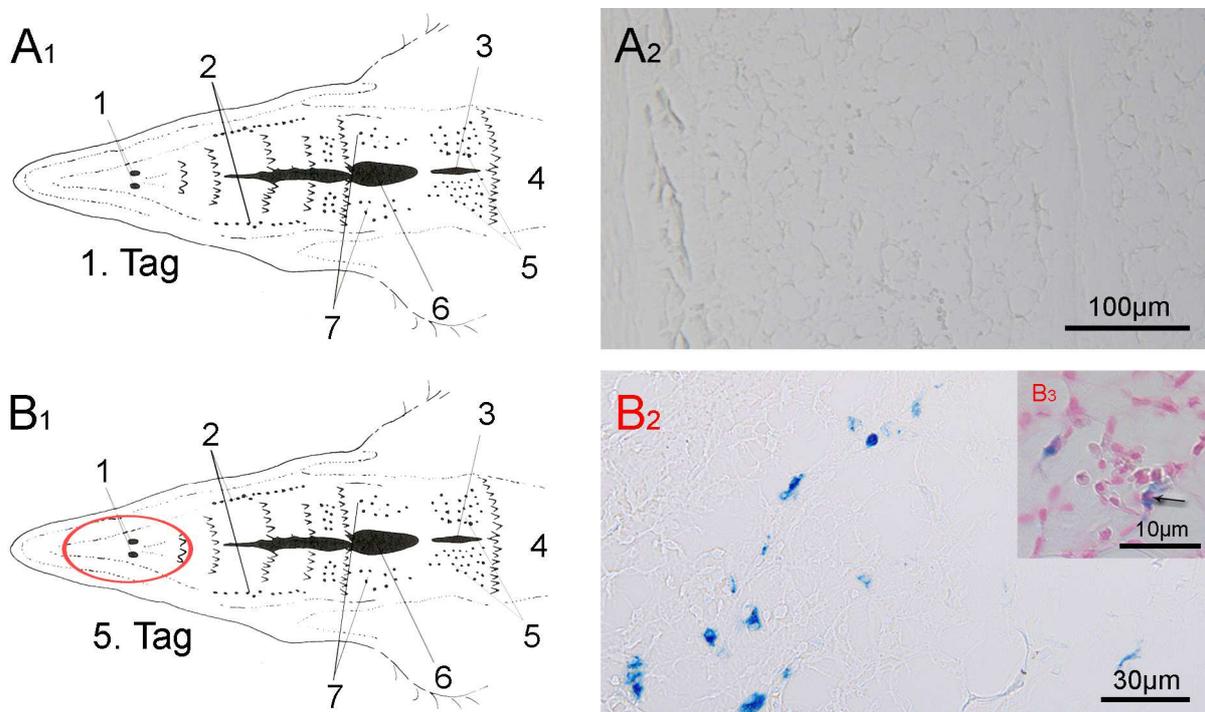


Abbildung 3.3: Eisenhaltige Strukturen im Oberschnabel von Hühnerküken im Alter von 1 und 5 Tagen. (A1-B1) In der linken Spalte ist ein Schema des Schnabels zu sehen (Schnabelanatomie aus King & McLelland 1978). Das Alter der Tiere ist jeweils angegeben. Der rote Kreis markiert den Bereich in dem eisenhaltige Makrophagen vorkommen. Am ersten Tag gibt es noch keine eisenhaltigen Strukturen im Oberschnabel, natürlich bis auf eisenhaltige Blutkörperchen. Am 5. Tag haben sich viele eisenhaltige Makrophagen in der Schnabelspitze gebildet, die sich dann allerdings wieder reduzieren. In der rechten Spalte (A2-B2) sind aus dem markierten Bereich des Schemas der linken Seite Paraffinschnitte mit Berliner-Blau angefärbt. In (B3) wurden dazu noch Zellkerne durch eine Kernechtrot-Färbung angefärbt die deutlich zeigen, dass die eisenhaltigen Makrophagen einen Zellkern haben. 1 Mündung der Oberkieferspeicheldrüsen, 2 Gaumenspeicheldrüsen, 3 Infudibular-Spalt, 4 Speiseröhre, 5 Rachenspeicheldrüsen, 6 Choanen-Spalt, 7 mediale Gaumenspeicheldrüse.

Am Tag des Schlupfs sind keine eisenhaltigen Strukturen in Dendriten mit Hilfe einer Berliner-Blau Färbung nachzuweisen (siehe Abbildung 3.3, A2). Die Berliner-Blau Färbung zeigte eine Reaktion in den Blutzellen der Hühner, die jedoch wesentlich größer war, als die von Fleissner et al. (2003) und Falkenberg et al. (2010) gezeigten Strukturen für Tauben und Hühner. Diese Zellen werden daher nicht für die Auswertung herangezogen. Blutgefäße lassen sich im Gewebe eindeutig identifizieren. Mit Eisen gefüllte Blutkörperchen sind zu jeder Zeit im Schnabel zu finden, da dieser insgesamt sehr gut durchblutet ist.

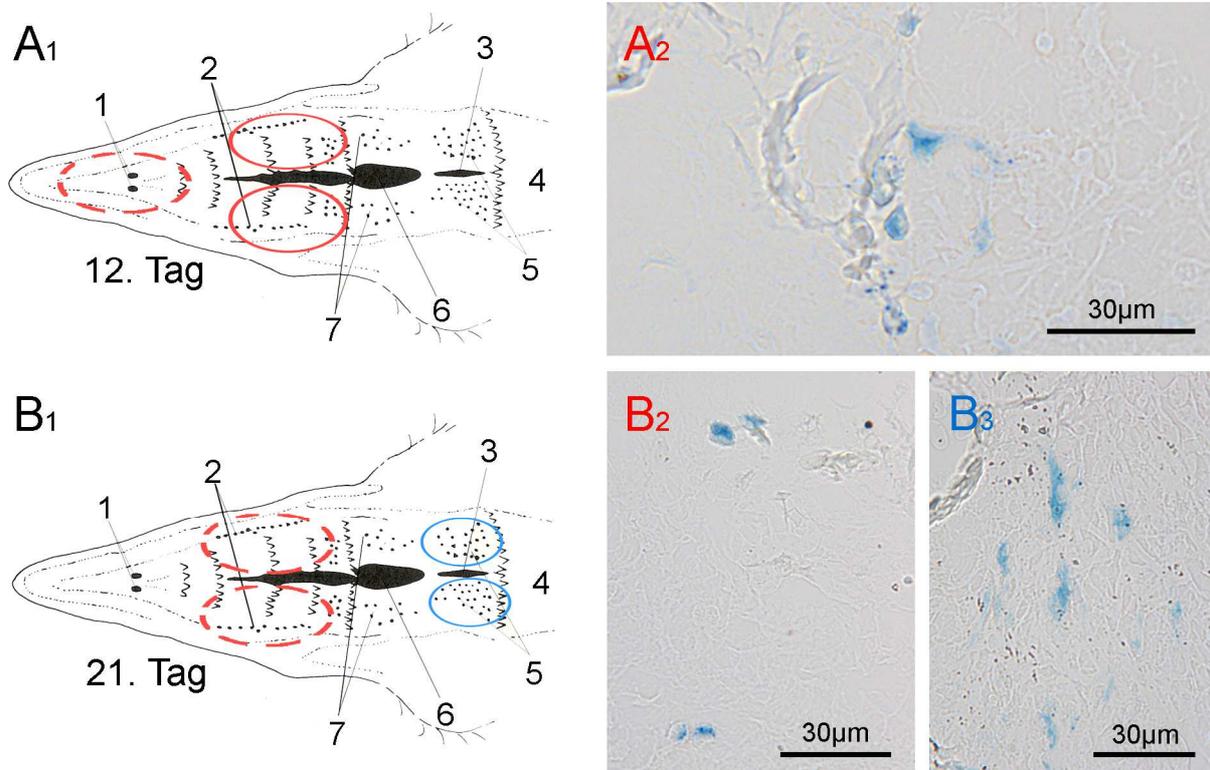


Abbildung 3.4: Eisenhaltige Strukturen im Oberschnabel von Hühnerküken im Alter von 12 und 21 Tagen. (A1-B1) Schema des Schnabels, farbige Kreise markieren die Stellen mit eisenhaltigen Strukturen (vgl. hierzu Abbildung 3.3) Die roten Kreise markieren Bereiche in denen eisenhaltige Makrophagen, die blauen, in denen eisenhaltige Strukturen in Nervenfasern vorkommen. In gestrichelten Kreisen ist die Anzahl der vorhandenen Strukturen stark reduziert. Die Anzahl der eisenhaltigen Makrophagen in der Schnabelspitze verringert sich gegenüber Tag 5. Dafür treten an Tag 12 im lateralen Bereich neben der Gaumenspalte eisenhaltige Makrophagen auf, die aber wiederum bis Tag 21 fast abgebaut werden. An Tag 21 gibt es ein erstes Feld von eisenhaltigen Strukturen in Nervenfasern. In der rechten Spalte sind aus den markierten Bereichen in den jeweiligen Schemata der linken Seite Paraffinschnitte mit Berliner-Blau angefärbt. B2 zeigt eisenhaltige Makrophagen aus dem vorderen Bereich des Schnabels, B3 eisenhaltige Dendriten aus dem hinteren Bereich des Schnabels. Beschriftung des Schemas siehe Abbildung 3.3.

Die Untersuchungen bei Hühnern am Tag 5 nach dem Schlupf ergaben jedoch ein anderes Bild. Im Apex des Schnabels sind viele blau angefärbte Strukturen zu finden. Diese sehen jedoch nicht aus, wie die in Falkenberg et al. (2010) beschriebenen Strukturen. Sie sind rund und sind ausschließlich im Bindegewebe der Schnabelspitze zu finden. In der Mitte dieser blauen, runden Struktur ist eine Aussparung, die nicht blau angefärbt ist (siehe Abbildung 3.3 B2). Färbt man einen Parallelschnitt mit Berliner-Blau und Kernechtrot (siehe Abbildung 3.3 B3) für den Nachweis von Zellkernen an, so kann man deutlich eine rötliche Färbung in den runden, von Berliner-Blau ausgesparten Bereichen erkennen. Diese runden Strukturen lassen sich somit als Zellkern nachweisen. Diese Zellen können als eisenhaltige Makrophagen identifiziert werden, jedoch nicht als eisenhaltige Strukturen in Dendriten.

In der weiteren Entwicklung bis zum 12. Lebenstag der Hühner verringert sich die Anzahl der Makrophagen in der Schnabelspitze. Zusätzlich werden jedoch einzelne Makrophagen im lateralen Bereich des Schnabels eingelagert, auch hier liegen sie im Bindegewebe (siehe Abbildung 3.4, B2). Erste, vereinzelt längliche Strukturen, die morphologisch denen der erwachsenen Hühner aus Nießner (2013) entsprechen, treten ab Tag 12 auf. Diese sind an der Basis, also am kaudalen Ende des Schnabels lokalisiert.

Betrachtet man die Ergebnisse am 21. Lebenstag (Abbildung 3.4 B), so verändert sich das Bild der Berliner-Blau Färbung. Die Zahl der Makrophagen geht weiter zurück. In der Schnabelspitze sind keine runden, eisenhaltigen Strukturen mehr zu finden und lateral nur noch vereinzelt. Der basale Bereich des Schnabels weist nun deutliche längliche Strukturen auf, die nicht nur vereinzelt, sondern jetzt zu Clustern aus mehreren dieser Strukturen zusammengesetzt sind (Abbildung 3.4 B3). Diese weisen den charakteristischen, länglichen Bereich in ihrem Zentrum auf, der nicht gefärbt und somit eisenfrei ist. Dies wurde bereits bei Fleissner et al. (2003) als Vesikel beschrieben.

3.2 Verhaltensversuche zur Magnetkompassorientierung

3.2.1 Verhalten von Lohmann Brown und White Leghorn Hühnern im Vergleich

3.2.1.1 Verhalten nach der Standard-Methode (veröffentlicht in Denzau et al. 2013a)

In dieser Versuchsreihe wurden 11 Lohmann Brown und 13 White Leghorn Hühner getestet. Vergleicht man die Ergebnisse der Hühner so fällt auf, dass Lohmann Brown Hühner in allen

Versuchen mindestens in der Hälfte der Tests die erwartete magnetische Achse aufzusuchen. Im Mittel bekommt man eine richtige Wahl von $76\% \pm 14\%$. Insgesamt wählen 5 von 11 Hühnern schon innerhalb ihrer 10 Tests signifikant die richtige Achse, mit zwischen 80% 100% richtiger Wahlen.

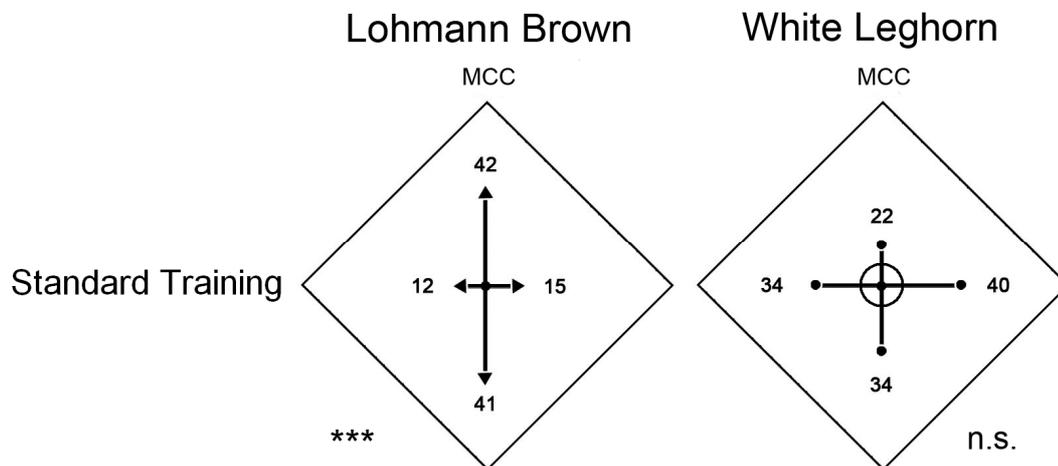


Abbildung 3.5: Ergebnisse der Richtungsdressuren mit der Standard-Trainingsmethode für braune und weiße Hühner. Gezeigt ist die Anzahl der Wahlen für die jeweilige magnetische Richtung. Signifikante Unterschiede vom Zufall, ermittelt mit dem T-Test: n.s. = nicht signifikant; $P \leq 0.001^{***}$; MCC = Magnetisch korrekte Richtung. Pfeile im Diagramm der Lohmann Brown Hühner stellen signifikante Werte dar, Kreise im Diagramm der White Leghorn eine zufällige Verteilung.

Die weißen Hühner hingegen erreichen einen Mittelwert von $43\% \pm 20\%$ richtiger Wahlen. Das spiegelt sich auch in den einzelnen Testergebnissen wider. Keines der 13 Hühner erreichte einen Wert, der eine signifikante Bevorzugung der richtigen Achse erkennen lässt, aber vier Hühner, die signifikant die Trainingsachse wählten. Das bedeutet, dass diese weiterhin die Trainingsachse bevorzugten. Die verbleibenden 9 Hühner zeigten keine Bevorzugung der magnetisch richtigen Achse und wählten 30% - 70%. (vgl. Tabelle 3.1)

Fasst man die Ergebnisse für beide Hühnerrassen nun zusammen, so ergibt sich, dass die braunen Hühner wesentlich häufiger die magnetisch richtige Achse wählten als die weißen Hühner. Die richtige Achse wird 83-mal von 110 Möglichkeiten die falsche dagegen nur 27-mal aufgesucht. Damit ergibt sich mit dem T-Test ein signifikanter Unterschied von $p \leq 0.001^{***}$. Die weißen Hühner suchten von 130 Versuchen nur 48-mal die richtige magnetische Achse auf. Es zeigte sich, dass die Achse entgegen der Trainingsachse leicht

bevorzugt wurde. Insgesamt ergab sich kein signifikanter Unterschied von zufälligen Wahlen (T-Test: $p = 0.218$). (vgl. Abbildung 3.5)

Tabelle 3.1: Richtungswahlen der einzelnen Hühner in je zehn Tests mit Standard-Trainingsmethode. Die richtigen Wahlen werden mit Großbuchstaben angegeben, falsche Wahlen mit kleinen Buchstaben. Fett gedruckte Werte sind nach Auswertung mit dem sign-Test signifikant.

Huhn	Trainings- richtung	Wahlen in 10 Tests											% richtige Wahlen
Lohmann Brown													
B1	♀	E	S	N	N	w	w	S	w	N	N	S	70
B2	♀	E	e	e	S	N	N	S	S	S	N	S	80
B3	♀	E	N	S	S	N	N	N	N	S	N	S	100
B4	♂	W	N	N	N	S	S	w	N	N	S	S	90
B5	♀	W	S	N	S	w	N	S	N	N	N	S	90
B6	♀	W	S	N	N	e	S	w	e	N	w	w	50
B7	♀	N	W	n	E	W	W	E	s	W	n	W	70
B8	♀	N	E	s	W	n	W	W	W	n	E	E	70
B9	♀	S	s	E	W	n	n	E	W	E	n	E	60
B10	♀	S	E	n	W	E	E	s	W	W	W	W	80
B11	♀	S	n	W	W	E	s	W	W	W	s	E	70
White Leghorn													
W1	♂	E	N	N	e	N	N	N	N	w	S	w	70
W2	♀	E	S	e	w	w	S	N	w	S	w	e	40
W3	♂	E	e	w	w	e	w	w	w	N	N	N	30
W4	♀	W	e	S	w	w	w	w	e	e	w	S	20
W5	♀	W	N	N	w	e	S	N	w	w	e	N	50
W6	♂	W	e	e	N	S	S	S	e	N	S	e	60
W7	♀	N	n	W	s	s	n	n	W	s	n	n	20
W8	♂	N	n	E	n	n	n	n	s	n	E	n	20
W9	♀	N	n	n	W	E	E	E	E	s	W	W	70
W10	♂	S	E	s	n	s	s	E	W	W	E	E	60
W11	♀	S	s	n	s	n	E	n	n	n	E	n	20
W12	♂	S	E	E	n	n	n	W	E	E	s	W	60
W13	♀	S	n	n	E	n	n	W	W	n	s	E	40

3.2.1.2 Verhalten mit einer modifizierten Trainingsmethode (bereits veröffentlicht in Denzau et al. 2013a)

Im Fall der modifizierten Trainingsmethode wurden 19 Lohmann Brown und 17 White Leghorn Hühner getestet. Es wurden wegen des erhöhten Zeitbedarfs im Training nur fünf Tests durchgeführt. Die Hühner ermüdeten schneller und somit war es nicht möglich zehn Tests an einem Tag durchzuführen.

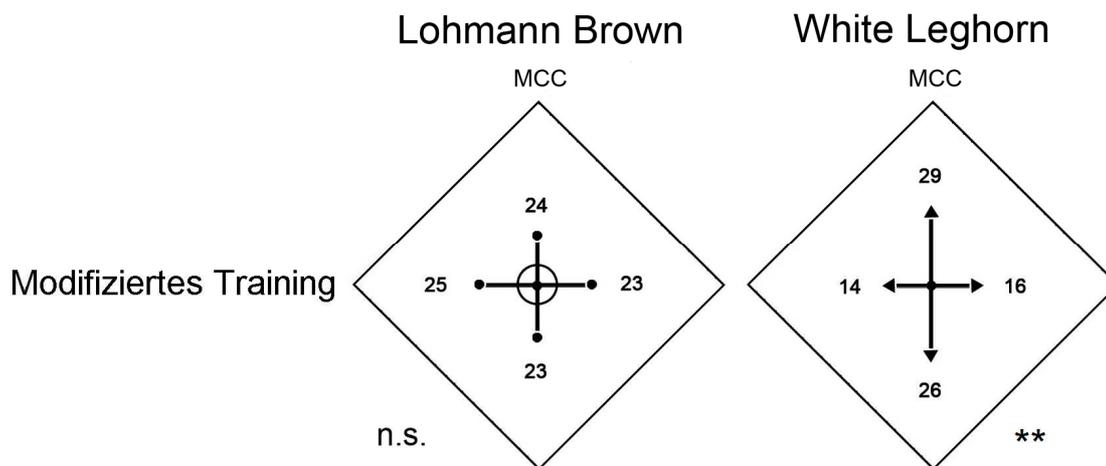


Abbildung 3.6: Ergebnisse der Orientierungsversuche nach der modifizierten Methode, d.h., während des Trainings wurde mit Bestrafung und gedrehtem Magnetfeld gearbeitet. Signifikante Unterschiede vom Zufall, ermittelt mit dem T-Test: n.s. = nicht signifikant; $P \leq 0.05^*$; MCC = Magnetisch korrekte Richtung. Runde Enden symbolisieren nicht signifikante Verteilung, Pfeile hingegen eine signifikante Bevorzugung. Lohmann Brown Hühner sind nach dem modifizierten Training nicht mehr in der Lage, die richtige magnetische Richtung aufzusuchen, White Leghorn Hühner hingegen lernen unter diesen Bedingungen das Magnetfeld zu benutzen.

Die Ergebnisse der Lohmann Brown Hühner zeigten, dass fünf Hühner mit einem deutlich höheren Prozentsatz die erwartete Achse und zwei Hühner bevorzugt die Trainingsachse wählten. Der sign Test ist bei fünf Einzelwerten noch nicht anzuwenden, jedoch kann man doch von Bevorzugung einer Achse sprechen. Die verbleibenden Hühner wiesen keine deutliche Achsenbevorzugung auf, jedoch blieben 9 der 12 Hühner unter dem Zufall. Im Mittel erreichten die Lohmann Brown Hühner im Test einen Wert von $52\% \pm 20\%$ richtiger Wahlen. In der Gruppe der White Leghorn Hühner wählten 6 der 17 Hühner häufiger öfter die magnetisch richtige Achse. Auffällig ist, dass keines der Hühner einen Wert unter 40% erreichte. Daraus kann man folgern, dass sie entweder zufällig oder gleich die richtige magnetische Achse wählten, während die Trainingsachse nicht bevorzugt wurde. Hier wurde ein Mittelwert von $65\% \pm 19\%$ richtiger Wahlen erreicht. (siehe Tabelle 3.2)

Tabelle 3.2: Richtungswahlen der einzelnen Hühner mit der modifizierten Trainingsmethode. Großbuchstaben zeigen richtige Wahlen, kleine Buchstaben zeigen falsche Wahlen an. Fett gedruckte Werte zeigen eine prozentual höhere Bevorzugung einer Achse an.

Huhn	Trainings- richtung	Wahlen in 5 Tests						% richtige Wahlen
Lohmann Brown								
B12	+	E	w	S	S	w	N	60
B13	+	E	e	S	S	N	S	80
B14	+	W	w	N	e	S	e	40
B15	+	W	e	S	N	e	N	60
B16	+	W	S	e	w	w	w	20
B17	+	W	S	w	w	e	S	40
B18	+	W	S	S	S	w	S	80
B19	+	W	w	w	N	N	e	40
B20	+	W	N	N	w	e	e	80
B21	+	N	E	s	n	W	s	40
B22	+	N	W	s	n	s	E	40
B23	+	N	s	n	E	s	W	40
B24	+	N	W	W	E	n	W	80
B25	+	S	s	n	E	n	s	20
B26	+	S	W	E	W	s	s	60
B27	+	S	W	E	W	E	s	80
B28	+	S	E	n	s	W	s	40
B29	+	S	W	n	s	s	W	40
B30	+	S	W	E	n	s	n	40
White Leghorn								
W14	+	E	S	S	S	N	N	100
W15	+	E	w	S	S	w	N	60
W16	+	E	N	S	e	S	S	80
W17	+	E	w	N	S	w	e	40
W18	+	E	e	N	w	N	S	60
W19	+	E	N	N	S	w	w	60
W20	+	E	w	N	e	N	e	40
W21	+	E	e	N	e	N	S	60
W22	+	W	w	S	S	S	S	80
W23	+	W	e	S	N	N	N	80
W24	+	N	E	W	W	E	E	100
W25	+	N	s	E	s	s	E	40
W26	+	N	W	E	E	s	s	60
W27	+	N	E	W	s	W	n	60
W28	+	N	n	E	W	E	E	80
W29	+	S	W	W	s	s	E	60
W30	+	S	s	E	s	W	n	40

Fasst man die einzelnen Werte nun zusammen (siehe Abbildung 3.6), so ist offenkundig, dass die braunen Hühner eher zufällig die vier Ecken aufsuchten. Es ist keine signifikante

Bevorzugung einer Ecke oder Achse zu erkennen (T-Test: $p = 0.737$ n.s.). Alle Ecken wurden nahezu gleich häufig aufgesucht. Die Bevorzugung der magnetisch richtigen Achse war bei den weißen Hühner signifikant (T-Test: $p = 0.004^{**}$). Von insgesamt 85 Tests wurde in 55 Fällen die richtige magnetische Achse aufgesucht.

3.2.1.3 Vergleiche der bereits dargestellten Trainingsmethoden

Man kann nun Vergleiche zwischen den zwei Hühnerrassen sowie den Trainingsmethoden anstellen. Vergleicht man innerhalb einer Hühnerrasse die beiden unterschiedlichen Trainingsmethoden, so weist das Ergebnis in beiden Fällen einen signifikanten Unterschied auf. Im modifizierten Training verschlechtern sich Lohmann Brown Hühner signifikant, die weißen Hühner dagegen verbessern sich signifikant gegenüber dem Standard-Training. (siehe Tabelle 3.3)

Betrachtet man jetzt die beiden Hühnerrassen innerhalb einer Trainingsmethode, ist im Fall des Standard-Trainings ein signifikanter Unterschied zu erkennen: die braunen Hühner wählten signifikant häufiger die richtige Achse, als die White Leghorn Hühner. Im modifizierten Training verhält es sich anders: die weißen Hühner wählten häufiger die richtige Achse, jedoch nicht signifikant, es wurde nur ein Wert von $p = 0.056$ erreicht.

Tabelle 3.3: Dargestellt ist eine Übersicht über die Testergebnisse der zwei Hühnerrassen mit beiden Trainingsmethoden. Dargestellt sind die Mittelwerte der Testergebnisse. Anhand des T-Tests wurden folgende Signifikanzen überprüft: Liegen die Mittelwerte der Hühner signifikant über dem Zufall, besteht ein Unterschied zwischen den zwei Trainingsmethoden innerhalb einer Rasse und gibt es einen Unterschied zwischen den zwei Rassen in der jeweiligen Trainingsmethode. n.s. nicht signifikant, Signifikanzen: $+ 0.10 > p > 0.05$; $** p < 0.01$; $*** p < 0.001$, N Anzahl der Hühner, SD Standardabweichung.

Trainings- methode	Lohmann Brown			White Leghorn			Signifikanter Unterschied zwischen den Rassen?
	N	% richtige Wahlen (Mittelwert \pm SD)	signifikant über Zufall?	N	% richtige Wahlen (Mittelwert \pm SD)	signifikant über Zufall?	
Standard	11	75.5 \pm 14.4	$t_{10} = 5.9^{***}$	13	43.1 \pm 19.7	$t_{12} = 1.13$ n.s.	$t_{22} = 4.51^{***}$
Modifiziert	19	51.6 \pm 20.4	$t_{18} = 0.34$ n.s.	17	64.7 \pm 19.4	$t_{16} = 3.13^{**}$	$t_{34} = 1.98^+$
verglichen		$t_{28} = 3.42^{**}$			$t_{28} = 3.00^{**}$		

3.2.2 Entwicklung des Kompasses ab dem 5. Lebenstag (bereits veröffentlicht in Denzau et al. 2013b)

In diesem Versuchsansatz durchliefen die Hühner einen normalen Testzyklus nach der zuvor beschriebenen Standardmethode, um dann sieben Tage später noch einmal getestet zu werden. Die Tests begannen am 5. Lebenstag der Hühner. In Tabelle 3.4 ist vergleichend die erste und zweite Testrunde dargestellt. Wichtig war hierbei, dass die Tests jeweils innerhalb eines einzigen Tages durchgeführt wurden, damit die Vergleichbarkeit gewährleistet werden kann. Diese Regelung hatte zur Folge, dass nur fünf Tests pro Huhn möglich waren. Besonders in der frühen Testphase ermüdeten, die Tiere schnell, schliefen ein oder verweigerten die Mitarbeit.

Betrachtet man die einzelnen Ergebnisse, so fällt auf, dass es keinen bleibenden Lerneffekt gibt. Man könnte annehmen, dass Hühner, die bereits bei vorherigen Tests positiv abschnitten, in der darauffolgenden Woche ebenso gute Ergebnisse liefern würden. Das war jedoch nicht der Fall. In 24 von 72 Fällen gab es eine Verbesserung vom ersten zum zweiten Test, in 31 Fällen jedoch eine Verschlechterung. Diese Ergebnisse sind unabhängig vom Alter der Tiere. Betrachtet man die ersten drei Tage (Tag 5 – 7, gesamt 72 Hühner), so lag das Verhältnis von Verbesserung zu Verschlechterung bei 11:14; die verbleibenden 11 Hühner veränderten das Gesamtergebnis ihrer Testgruppe nicht. Die ältere Gruppe (Tag 8, 9 und 12) lag bei einem Verhältnis von 13:17, hier lieferten 6 Hühner im ersten und zweiten Test dasselbe Ergebnis.

Betrachtet man die prozentualen Mittelwerte der richtigen Wahlen (Abbildung 3.7), so wird deutlich, dass alle Werte auf oder oberhalb der 50% Zufallsgrenze liegen. Nur in den erneuten Tests mit den 5 Tage alten Hühnern ergab sich ein Wert von 43%. Eine signifikante Abweichung von Zufall wurde jedoch erst ab dem 8. Tag erreicht. Auch in der zweiten Testrunde (Tag 12 – 19) wurde erst ab Tag 15 ein signifikanter Wert erreicht, das entsprach einem erneuten Testen der 8 Tage alten Hühner. Nur am 19. Lebenstag war keine signifikante Bevorzugung der richtigen Achse mehr zu erkennen.

Tabelle 3.4: Richtungswahlen der einzelnen Hühner in den ersten fünf Tests und erster Test-Durchlauf sowie zweiter Test-Durchlauf (Re-Test) 7 Tage später. Großbuchstaben zeigen richtige Wahlen an, kleine Buchstaben falsche Wahlen. Fett gedruckte Werte zeigen eine prozentual höhere Bevorzugung einer Achse an.

Huhn	Alter	Trainings- richtung	Richtungen erste Woche					% Tests	Richtungen Retest (7 Tage später)					% Retests	
5-01	♂	5	W	N	S	S	N	e	80	w	N	N	N	w	60
5-02	♂	5	W	e	e	S	N	w	40	S	w	S	e	e	40
5-03	♂	5	W	e	e	N	e	e	20	w	e	e	e	S	20
5-04	♂	5	E	w	S	S	e	N	60	S	S	N	w	N	80
5-05	♀	5	E	w	e	S	S	N	60	w	e	w	S	e	20
5-06	♀	5	E	S	e	e	S	e	40	w	S	e	e	N	40
5-07	♀	5	N	n	n	W	n	W	40	W	s	E	W	n	60
5-08	♀	5	N	W	s	s	n	E	40	W	E	s	s	n	40
5-09	♀	5	N	E	W	s	W	W	80	n	W	n	W	s	40
5-10	♂	5	S	E	s	E	s	n	40	E	n	s	s	W	40
5-11	♀	5	S	W	n	E	W	W	80	W	s	E	s	E	60
5-12	♂	5	S	s	E	n	W	E	60	n	n	n	W	n	20
6-01	♂	6	W	N	e	w	N	w	40	e	N	e	w	N	40
6-02	♂	6	W	e	e	w	N	S	40	N	N	S	N	w	80
6-03	♀	6	W	S	S	e	w	S	60	e	e	e	e	e	0
6-04	♂	6	E	e	e	e	N	S	40	e	S	e	e	S	40
6-05	♀	6	E	S	N	w	N	S	80	w	S	S	N	N	80
6-06	♀	6	E	w	w	N	N	w	40	w	N	N	N	e	60
6-07	♂	6	N	W	E	W	E	s	80	E	s	n	s	W	40
6-08	♀	6	N	E	E	W	W	E	100	s	W	s	s	E	40
6-09	♂	6	N	n	n	n	n	E	20	E	n	W	E	E	80
6-10	♀	6	S	W	n	E	n	n	40	E	W	W	s	n	60
6-11	♂	6	S	E	n	s	s	E	40	n	s	E	s	E	40
6-12	♂	6	S	n	n	n	W	n	20	E	E	E	n	W	80
7-01	♀	7	W	w	N	S	S	S	80	S	S	w	N	w	60
7-02	♀	7	W	N	e	S	e	N	60	w	e	S	e	S	40
7-03	♀	7	W	N	e	w	w	N	40	N	w	e	N	w	40
7-04	♂	7	E	w	N	w	S	S	60	N	S	N	S	N	100
7-05	♀	7	E	N	w	w	N	N	60	S	w	N	w	S	60
7-06	♂	7	E	e	N	S	S	e	60	N	S	S	w	N	80
7-07	♂	7	N	E	E	E	n	W	80	s	s	W	E	E	60
7-08	♀	7	N	s	n	n	n	s	0	W	E	E	n	s	60
7-09	♀	7	N	n	n	E	W	s	40	s	s	W	n	s	20
7-10	♀	7	S	W	E	s	W	E	80	E	W	s	n	W	60
7-11	♂	7	S	s	s	n	s	E	20	W	E	s	s	W	60

Fortsetzung **Tabelle 3.4**

Huhn	Alter	Trainings- richtung	Richtungen erste Woche					% Tests	Richtungen Retest (7 Tage später)					% Retests
7-12	♂ 7	S	E	E	s	E	s	60	E	n	n	s	W	40
8-01	♀ 8	W	w	N	S	N	N	80	S	S	N	N	S	100
8-02	♀ 8	W	w	w	w	w	w	0	N	N	N	S	e	80
8-03	♂ 8	W	N	e	w	S	S	60	w	S	N	w	e	40
8-04	♂ 8	E	N	N	e	S	N	80	N	N	e	w	w	40
8-05	♀ 8	E	N	N	w	N	S	80	w	w	N	e	S	40
8-06	♀ 8	E	N	w	e	w	w	20	e	e	e	S	e	20
8-07	♂ 8	N	W	E	W	W	W	100	W	n	W	n	W	60
8-08	♂ 8	N	W	n	W	W	s	60	W	E	W	E	W	100
8-09	♂ 8	N	W	s	W	s	W	60	W	s	W	W	W	80
8-10	♀ 8	S	W	s	n	W	E	60	E	E	W	s	n	60
8-11	♀ 8	S	E	E	E	W	E	100	E	W	E	W	n	80
8-12	♀ 8	S	W	n	W	s	s	40	E	s	E	W	s	60
9-01	♂ 9	W	S	N	w	S	S	80	e	N	N	N	e	60
9-02	♂ 9	W	N	N	w	e	w	40	S	e	N	N	N	80
9-03	♂ 9	W	N	N	N	e	e	60	N	N	N	N	S	100
9-04	♀ 9	E	e	e	w	e	e	0	N	e	e	N	S	60
9-05	♀ 9	E	e	N	S	N	e	60	N	N	e	N	N	80
9-06	♀ 9	E	N	w	w	e	S	40	e	e	N	w	e	20
9-07	♂ 9	N	E	E	E	E	s	80	W	E	E	s	s	60
9-08	♂ 9	N	E	W	W	W	W	100	n	n	n	W	n	20
9-09	♀ 9	N	n	s	E	E	E	60	n	s	E	s	W	40
9-10	♂ 9	S	E	s	E	W	W	80	E	s	E	E	E	80
9-11	♀ 9	S	W	s	n	E	E	60	E	s	s	n	n	20
9-12	♂ 9	S	W	W	W	W	W	100	E	W	E	E	n	80
12-01	♀ 12	W	e	S	e	N	N	60	w	S	S	S	e	60
12-02	♂ 12	W	e	N	e	N	w	40	S	N	e	N	N	80
12-03	♂ 12	W	N	S	S	w	S	80	e	e	w	w	w	0
12-04	♂ 12	E	e	e	N	e	N	40	N	S	w	w	N	60
12-05	♀ 12	E	S	w	e	w	N	40	S	S	w	e	S	60
12-06	♂ 12	E	N	N	S	S	N	100	w	w	N	w	e	20
12-07	♂ 12	N	W	E	n	n	W	60	s	E	W	W	s	60
12-08	♀ 12	N	W	W	E	n	E	80	s	E	s	W	n	40
12-09	♂ 12	N	n	E	n	s	W	40	W	W	W	W	W	100
12-10	♀ 12	S	E	s	E	W	W	80	E	s	s	E	s	40
12-11	♂ 12	S	E	s	W	E	s	60	n	s	W	W	W	60
12-12	♂ 12	S	W	W	E	W	W	100	s	n	W	W	W	60

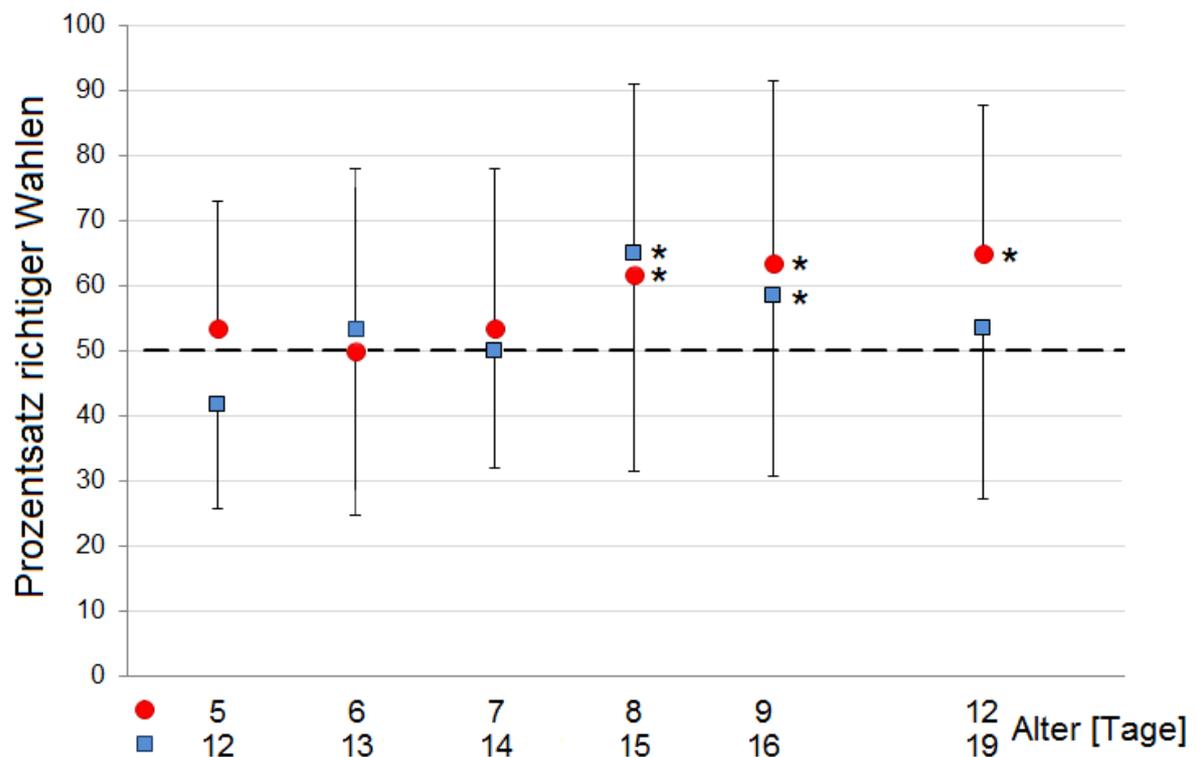


Abbildung 3.7: Mittelwert des Prozentsatzes richtiger Wahlen mit Standardabweichung vergleichend für beide Trainingsmethoden. Rot eingezeichnet sind die Tests der ersten Woche, blau der wiederholte Test 7 Tage später. Signifikante Abweichungen von Zufall (gestrichelte Linie) sind angegeben (* $p \leq 0.05$). Die Daten der ersten drei Testtage liegen im Bereich von zufälligen Wahlen um 50%, einzig der erneute Test der 5 Tage alten Hühner liegt deutlich darunter. Die älteren Hühner wählen signifikant oft die richtige Achse, sowohl in der ersten Testwoche, wie auch eine Woche später. Nur der erneute Test der 12 Tage alten Hühner ergibt keine signifikante Bevorzugung der magnetisch richtigen Achse.

Aufgrund der vorangegangenen Datenanalyse ist es sinnvoll, die Werte in Blöcken zusammen zu fassen. Tag 5 – 7 bzw. 12 – 14 und Tag 8, 9 & 12 bzw. 15, 16 & 19 (siehe Abbildung 3.8). Vergleicht man nun die Richtungswahlen in den vier Gruppen, so wird deutlich, dass die jüngere Gruppe (Tag 5, 6, 7) im Test und im erneuten Test eine Woche später nicht in der Lage ist, die richtige magnetische Achse zu erkennen und aufzusuchen. Es besteht keine signifikante Bevorzugung der einen gegenüber der anderen Achse (T-Test: erster Testzyklus: $p = 0.558$, zweiter Testzyklus: $p = 0.760$). Vergleicht man hierzu die Ergebnisse der Hühner der älteren Gruppe (Tag 8, 9 & 12), so erkennt man eine signifikante Bevorzugung der richtigen magnetischen Achse ($p = 0.005$). Testet man diese Hühner eine Woche später erneut (Tag 15, 16 & 19), so ergibt sich nur ein Wert von $p = 0.062$, der jedoch nicht signifikant ist. Die Bevorzugung der richtigen magnetischen Achse ist nicht mehr signifikant, das ist anhand

der Darstellung in Abbildung 3.7 zu erklären. An Tag 15 und 16 ist die Bevorzugung der magnetisch richtigen Achse noch sehr stark, an Tag 19 fällt diese rapide ab. Fasst man die drei Tage zusammen, so ergibt sich keine signifikante Bevorzugung für die richtige Achse mehr.

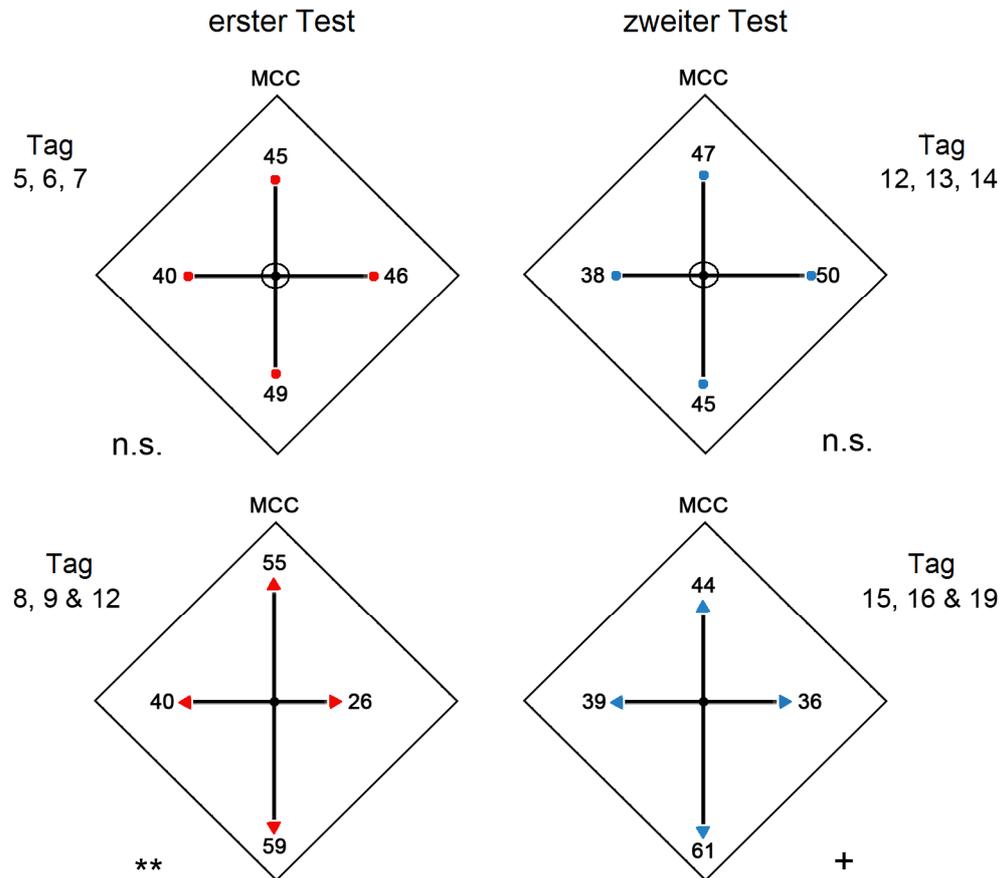


Abbildung 3.8: Dargestellt sind die Wahlen der einzelnen Ecken im Test. Es wurden je drei Testtage zusammengefasst. Rote Symbole zeigen Ergebnisse der ersten Test-Woche (links), blaue die der zweiten Woche (rechts). Kreise am Ende und am Schnittpunkt der Achsen symbolisieren keine signifikante Bevorzugung einer Achse. Die absolute Anzahl der Wahlen ist in der jeweiligen Ecke dargestellt. Pfeile hingegen symbolisieren signifikante Bevorzugung. Die Gruppe der jüngeren Tiere wählt im Test und im erneuten Test eine Woche später zufällig; die Tiere der älteren Gruppe wählen in beiden Fällen signifikant die richtige magnetische Achse. MCC: Magnetisch richtige Richtung, n.s. nicht signifikant, + $p \leq 0.1$, ** $p \leq 0.01$.

Das Testdesign erlaubt einen direkten Vergleich zweier Hühnergruppen, die beide am 12. Lebensstag getestet wurden. Der Unterschied der zwei Gruppen besteht darin, dass die eine

Gruppe das erste Mal am 12. Tag getestet wurde, die andere an diesem Tag bereits ein erneutes Training und Tests durchlief. Es wäre zu vermuten, dass diese sich gleich verhalten. Abbildung 3.9 zeigt jedoch deutlich, dass es einen Unterschied gibt. Tiere, die das Training zum ersten Mal an Tag 12 absolvieren, erlernen die Aufgabe und sind in der Lage, die erlernte magnetische Richtung aufzusuchen (T-Test: $p = 0.0433^*$). Die Tiere, die die Aufgabe zum zweiten Mal lösen, orientieren sich eher in Richtung der ursprünglichen Trainingsachse. Diese Bevorzugung ist jedoch nicht signifikant (T-Test: $p = 0.244$). Vergleicht man die Verteilung der beiden Testergebnisse, so erhält man einen signifikanten Unterschied von (T-Test: $p = 0.019$).

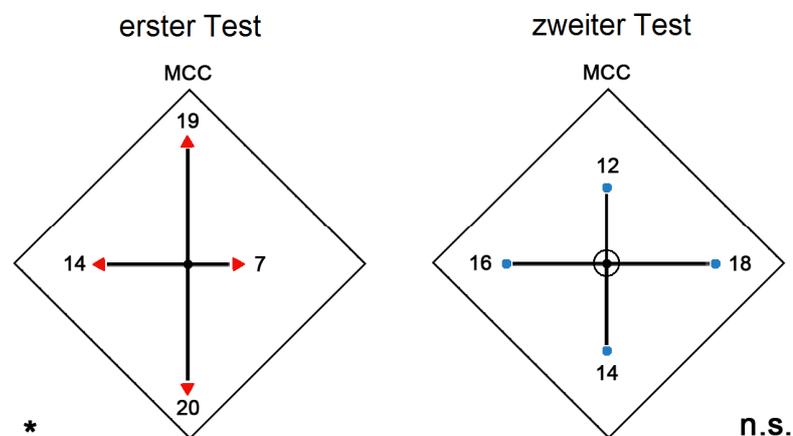


Abbildung 3.9: Dargestellt sind die Ergebnisse des 12. Test-Tages. Die Werte der erstmals getesteten Hühner sind rot dargestellt (links). Die Hühner, die bereits am 5. und nun am 12. Tag erneut getestet wurden, sind blau dargestellt (rechts). Hühner, die zum ersten Mal am 12. Tag getestet wurden sind in der Lage, die erwartete magnetische Achse zu wählen, wo hingegen Tiere, die einen erneuten Test am 12. Tag absolvieren, zufällig wählen. Abkürzungen und Bezeichnungen siehe Abbildung 3.8.

3.3 Verhaltensversuche zur Wahrnehmung magnetischer Anomalien

3.3.1 Verknüpfung einer magnetischen Anomalie mit Futter (bereits veröffentlicht in Denzau et al. 2011)

Die Auswertung der Futtermessungen bezieht sich auf die Aufenthaltsdauer der Hühner in den einzelnen Ecken der Versuchsarena. Abbildung 3.10 zeigt die mittlere Anzahl der einzelnen Wahlen jeder Ecke in Prozenten ausgedrückt mit Standardabweichung. An der Basis der Balken ist jeweils die Summe der Anzahl der einzelnen Wahlen dargestellt. Bei mehrfachen Testläufen eines Huhnes in einer Bedingung wurde der Mittelwert verwendet. Betrachtet man

nun die Ergebnisse so zeigt sich, dass braune wie auch weiße Hühner signifikant häufiger die Ecke A mit der Magnetspule aufsuchen (T-Test: braun: $p = 0.008^{**}$; weiß: $p = 0.005^{**}$). Ecke D wird am wenigsten aufgesucht, auch hier unterscheidet sich der Prozentsatz signifikant vom Zufall (T-Test: braun: $p = 0.049^{*}$; weiß: $p < 0.001^{***}$). Die beiden Quadranten ohne Spule werden entsprechend dem Zufall aufgesucht (T-Test: braun: B: $p = 0.53$, C: $p = 0.65$; weiß: B: $p = 0.40$, C: $p = 0.19$) (vgl. Abbildung 3.10)

Betrachtet man nun das Aufsuchen der einzelnen Ecken der Rasse ISA brown layer, so erkennt man eine signifikante Bevorzugung von Ecke A über die anderen Ecken. Am stärksten ist diese jedoch über Quadrant D (T-Test: A–B: $p = 0.027$; A–C: $p = 0.042$; A–D: $p = 0.007^{**}$).

Die White Leghorn X Australorps Hühner zeigen ein entsprechendes Verhalten. Die Ecke A wird über D signifikant bevorzugt (T-Test: $p < 0.001^{***}$), wo hingegen A gegen B und A gegen C keine signifikanten Unterschiede aufweisen (T-Test: A-B: $p = 0.051$, A-C: $p = 0.052$).

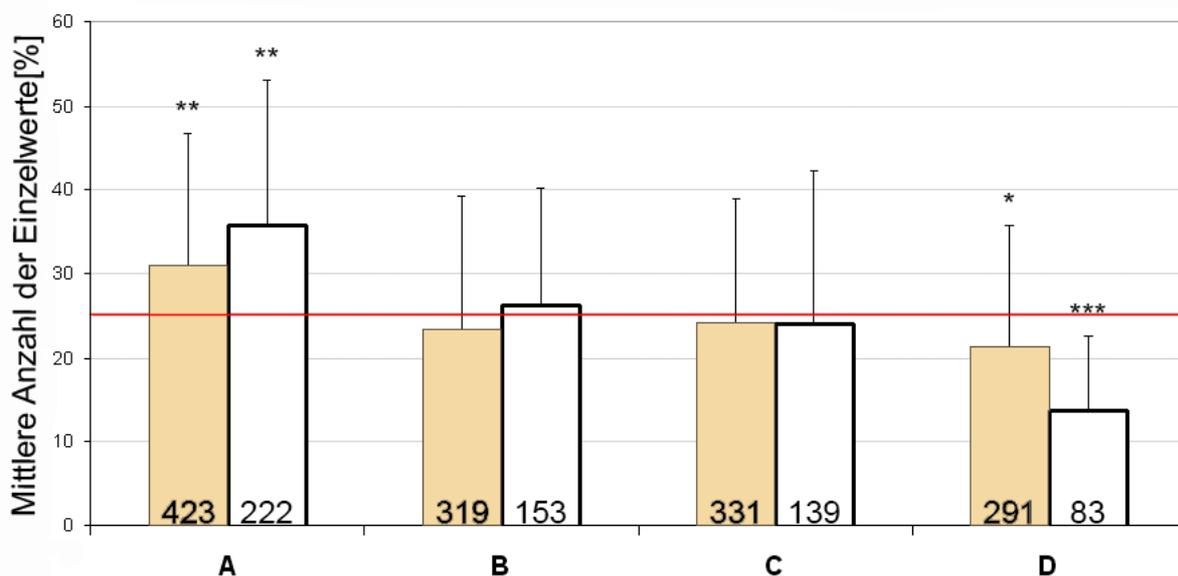


Abbildung 3.10: Mittlere Anzahl der Einzelwahlen in den vier Quadranten (Angaben in Prozent) mit Standardabweichung. Die Daten der ISA brown layer sind braun dargestellt, die der White Leghorn X Australorps weiß. Die Anzahl aller Einzelwahlen (bei mehrfach getesteten Hühnern der Mittelwert) sind an der Basis der Balken dargestellt. Zufällige Wahlen liegen bei 25%. Signifikante Unterschiede des T-Tests sind dargestellt: $*p \leq 0.05$, $**p \leq 0.01$, $***p \leq 0.001$. A: Ecke mit Magnetspule, D: Ecke mit Kontrollspule. (verändert nach Denzau et al. 2011)

Die Überprüfung wie konstant die Hühner über die gesamten Tage die Ecke mit Magnetspule bevorzugen, stelle ich - nach Tagen getrennt - im Folgenden grafisch dar.

Die Einzelwerte jedes Huhns an jedem Tag sind in Tabelle A.1.1 und A.1.2. im Anhang aufgelistet.

Abbildung 3.11 zeigt die mittlere Aufenthaltsdauer der Hühner in den einzelnen Ecken und an den einzelnen Tagen. Es ist erkennbar, dass die braunen Hühner alle Ecken aufsuchen, jedoch die Ecke mit der Magnetspule häufiger als Zufall gewählt wird, bis auf eine Ausnahme am 20. Tag. Vergleicht man nun die Ecke mit der Kontrollspule, so sieht man, dass die Hühner diese in allen Fällen seltener als Zufall wählen, nur nicht am ersten Testtag. Der Verbleib in den beiden anderen Ecken liegt nur am 10. und 18. Tag über 50%, in allen anderen Fällen halten sich die Hühner häufiger in der Magnet- oder Kontrollecke auf. Diese Werte sind aus der Gesamtzahl aller Hühner gemittelt. Es wurden täglich 8 braune Hühner getestet (am Tag 9 und 17 nur je 7 Hühner). Bis zum 15. Tag scheint bei dieser Rasse die Bevorzugung der Magnetecke anzusteigen, danach schwindet allmählich die Bevorzugung.

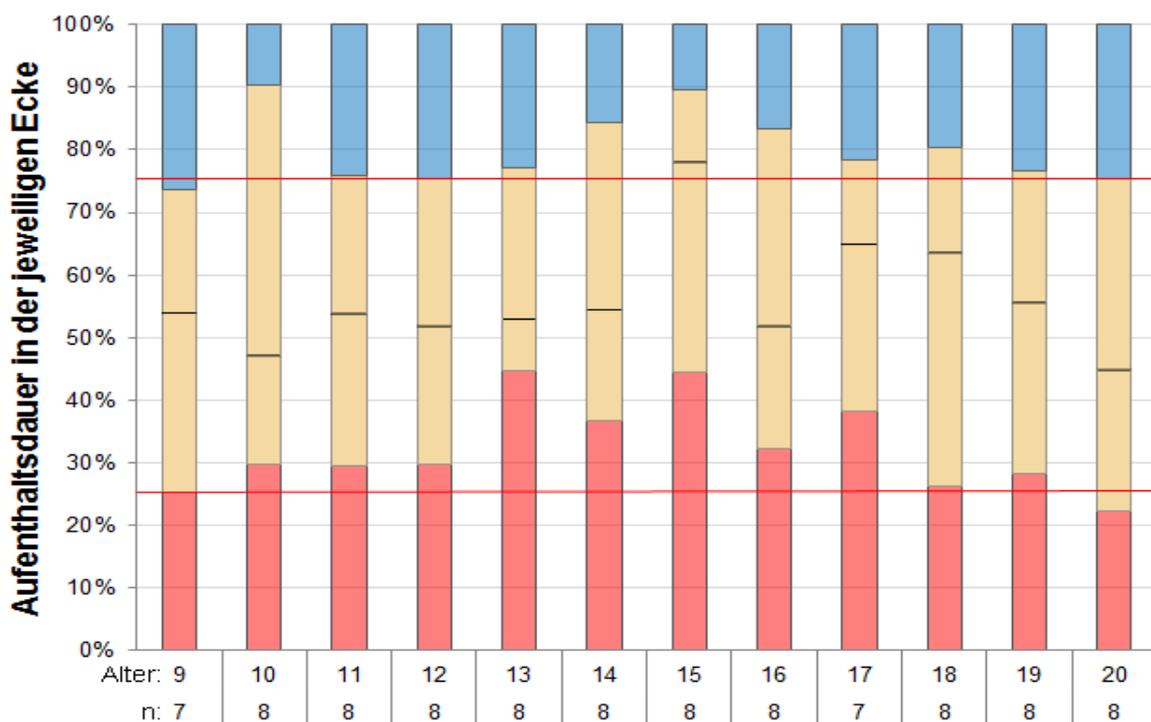


Abbildung 3.11: Dargestellt ist die mittlere Aufenthaltsdauer der ISA brown layer Hühner in den einzelnen Ecken an den jeweiligen Testtagen. Rot dargestellt ist die Magnetecke A, hellbraun symbolisiert von unten nach oben B und C und in blau die Kontrollecke D. Der erwartete Zufallswert ist für Ecke A und D mit einer roten Linie markiert. Die Magnetecke wird nur in einem Fall seltener als Zufall, also unter 25%, aufgesucht, die Kontrollecke nur einmal häufiger als Zufall. Auf der Abszisse sind Alter der Hühner in Tagen und Anzahl der getesteten Hühner pro Tag angegeben.

Vergleicht man hierzu die Verteilung der weißen Hühner (siehe Abbildung 3.12), so ergibt sich ein deutlich anderes Bild. Die Anzahl der getesteten Hühner pro Tag schwankt zwischen zwei und fünf. Eine Bevorzugung der Magnetecke ist jedoch trotzdem zu erkennen, nur an Tag 15 liegt sie deutlich unter dem Zufall von 25%; im Vergleich zur Kontrollecke zeigt sich jedoch, dass auch diese nicht häufig aufgesucht wurde. An Tag 17 und 19 liegen sowohl Magnet-, wie auch Kontrollecke ebenfalls unter dem Zufallswert von 25%. An drei Testtagen liegt die Bevorzugung der Magnetecke über 50%. Es hat den Anschein, dass Phasen der Bevorzugung mit Nichtbeachtung der Magnetecke abwechseln.

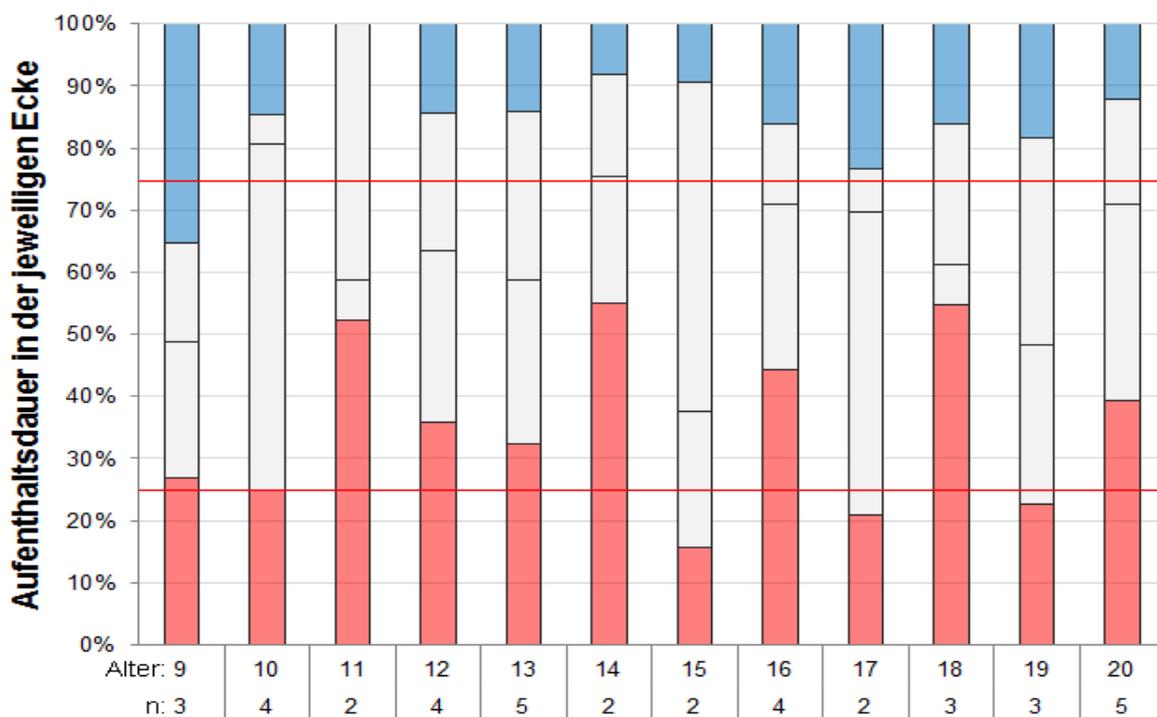


Abbildung 3.12: Dargestellt ist die mittlere Aufenthaltsdauer der White Leghorn X Australorps Hühner in den einzelnen Ecken und an den jeweiligen Testtagen. Rot dargestellt ist die Magnetecke A, grau symbolisiert von unten nach oben B und C und blau die Kontrollecke D. Der erwartete Zufallswert ist für Ecke A und D mit einer roten Linie markiert. Die Magnetecke wird hier in drei Fällen seltener als Zufall aufgesucht, die Kontrollecke nur einmal mehr als Zufall. Auf der Abszisse sind Alter der Hühner in Tagen und Anzahl der getesteten Hühner pro Tag angegeben.

Im Allgemeinen kann man eine Bevorzugung der Magnetecke über den gesamten Versuchszeitraum feststellen; aber bei beiden Gruppen ist am ersten Testtag noch keine Bevorzugung zu erkennen. Da die Tiere seit dem 5. Lebenstag täglich für fünf Minuten zum Gewöhnen und Kennenlernen ohne Futter in die Testbox gesetzt wurden, ist das Ausbleiben

der Bevorzugung am 9. Lebenstag nicht auf Angstverhalten zurückzuführen. Der Unterschied zwischen Gewöhnung und Test bestand darin, die Tiere für die Tests hungrig in die Testbox zu setzen. Da sie hungrig waren, fingen sie direkt an umherzulaufen und nach Futter zu suchen. Sie zeigten am 9. Lebenstag keine Bevorzugung für eine bestimmte Ecke, woraus ich folgere, dass sie die Anomalie nicht wahrnehmen können. Auch gegen Ende der Versuchszeit scheint die Bevorzugung der Magnetecke, zumindest im Fall der braunen Hühner, nachzulassen.

3.3.2 Prägung auf Magnetfeldreize

Dieser Versuchsansatz hat zum Ziel einen magnetischen Reiz in den Prägungsvorgang einzubauen. Hierbei werden Stabmagneten benutzt, die das Magnetfeld sowohl in Intensität, wie auch Inklination beeinflussen. Mit identischen Stabmagneten wurden bereits bei (Thalau et al. 2007) erfolgreich Versuche zum Auffinden von magnetischen Anomalien bei Tauben durchgeführt. Die Hühner werden also auf einen roten Tischtennisball mit eingepasstem Stabmagnet bzw. die Kontrollgruppe mit eingepasstem Messingstab, geprägt. Generell kann man sagen, dass die Prägung auf den roten Ball erfolgreich war. Entfernt man den Ball aus dem Wohnkasten, beginnen die Küken zu schreien und im Kasten nach ihm zu suchen. Im Test soll geklärt werden, ob die magnetische Eigenschaft des Balles dabei auch eine Rolle spielt.

Dazu verbleiben die Hühner drei Minuten in einer Testbox und können sich zwischen den zwei angebotenen Bällen entscheiden. Wählen sie nun einen Ball aus, wird die Aufenthaltsdauer aufgenommen. Für die Kontrollgruppe ist die Zeit am Ball ohne Magnet entscheidend, für die Magnetgruppe die Zeit am Ball mit eingeschlossenem Magneten. Daher ist in Abbildung 3.13 die Zeit des Huhnes am jeweiligen Prägungsball gezeigt. Vergleicht man die Aufenthaltsdauer der Tiere, so sieht man deutlich, dass es keine Bevorzugung des jeweiligen Prägungsballes gibt. Die Werte unterscheiden sich nicht signifikant vom Zufall, also von 50% (siehe Tabelle 3.5).

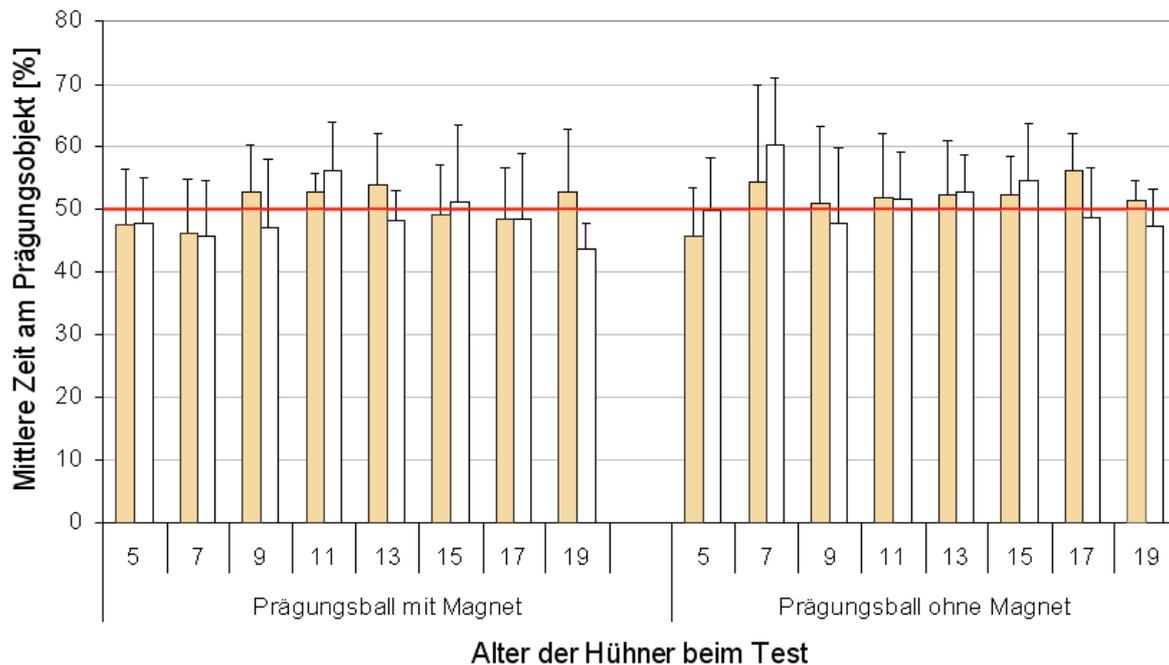


Abbildung 3.13: Dargestellt ist die Zeit am Prägungsobjekt prozentual zur gesamten Testzeit in den Prägungsversuchen. Die Balken geben Mittelwerte \pm Standardabweichungen aller Hühner wieder. Hierbei wurde die Zeit der Kontrollgruppe am Kontrollball und die Zeit der Magnetgruppe am Magnetball herangezogen. Braune Balken entsprechen Lohmann Brown Hühnern, weiße Balken White Leghorn, die rote Linie zeigt Zufall an. Keiner der Werte erreicht eine signifikante Abweichung vom Zufallswert von 50%.

Tabelle 3.5: Dargestellt ist der Mittelwert \pm Standardabweichung der Erstwahlen und die mittlere Zeit am Prägungsball in Prozent. Beide Hühnerrassen sind getrennt dargestellt, wie auch die Gruppe der Messing- bzw. Magnetball geprägten Tiere. Die jeweiligen vier Gruppen wurden mit Hilfe einer ANOVA verglichen. n.s. nicht signifikant.

	Lohman Brown		White Leghorn		Signifikant? (ANOVA)
	Magnet	Kontrolle	Magnet	Kontrolle	
Erstwahl des Prägungsballs (%)	52.5 \pm 15.0	47.8 \pm 15.7	50.5 \pm 12.3	47.1 \pm 15.3	P = 0.255 n.s.
Mittlere Zeit am Prägungsball (%)	50.4 \pm 7.9	51.8 \pm 9.1	48.5 \pm 8.8	51.6 \pm 9.0	P = 0.253 n.s.

Geht man davon aus, dass die Tiere die magnetische Anomalie bereits in der Mitte des Kastens spüren und durch Bewegen des Kopfes einen Gradienten feststellen können, so ist anzunehmen, dass die Tiere als erste Wahl diesen Reiz zuerst aufsuchen, der ihnen vertraut

ist, den sie mit der „Mutter“ assoziieren. Diese Reaktion wird als Erstwahl registriert. Vergleich man nun die Mittelwerte der ersten Wahlen über die zehn Tests und acht Versuchstage, so sieht man keine signifikante Bevorzugung des Prägungsballes ($\chi^2 = 0.0071$, $p > 0.1$ n.s.). Die Hühner wählen zufällig einen der beiden Bälle aus und bevorzugen also nicht das Magnetfeld. (siehe Abbildung 3.14)

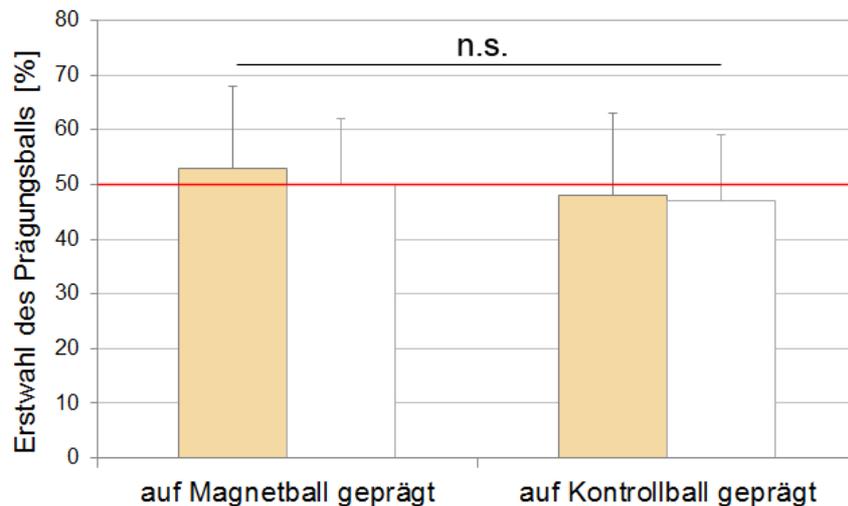


Abbildung 3.14: Dargestellt sind in Prozenten ausgedrückt, die ersten Wahlen für den Magnetball bei Magnet geprägten Hühnern, für den Kontrollball in der Kontrollgruppe. Jeder Balken zeigt den Mittelwert \pm Standardabweichung aller Versuche. Lohmann Brown: braune Balken, White Leghorn: weiße Balken. Es gibt keinen signifikanten Unterschied (n.s.) zwischen den verschiedenen Gruppen; sowohl braun, wie weiß unter Kontroll- und Magnetbedingung, wählen in nahezu 50% den Prägungsball, was dem Zufall entspricht.

4 Diskussion

4.1 Entwicklung der Magnetfeldrezeptoren

4.1.1 Cryptochrom 1a im Auge bei jungen Hühnern

In meiner Arbeit untersuche ich, ob Cryptochrom 1a - das potentielle Rezeptormolekül zum Wahrnehmen des Magnetfeldes - in verschiedenen Hühnerrassen vorhanden ist und ob es bereits zum Zeitpunkt des Schlupfs exprimiert ist. Diese Überlegungen basieren auf Verhaltensversuchen die zeigen, dass einerseits Hühner erst ab dem 8. Lebenstag das Magnetfeld zur Orientierung benutzen können (vgl. Kapitel 3.2.2 „Entwicklung des Kompasses ab dem 5. Lebenstag“) und andererseits die Verhaltensantwort bei Orientierungsversuchen in unterschiedlichen Hühnerrassen verschieden ausfällt (vgl. Kapitel 3.2.1 „Verhalten von Lohmann Brown und White Leghorn Hühnern im Vergleich“). In einer vorangegangenen Studie zeigte bereits Nießner et al. (2011), dass Cryptochrom 1a in Rotkehlchen wie auch in Hühnern generell zu finden ist. Es ist in den Außensegmenten der UV/Violett-Rezeptoren im Auge der Vögel lokalisiert. Eine weitere Frage ist, ob es bereits ab dem Zeitpunkt des Schlupfs vorhanden ist. Die Studie von Nießner (2011) beinhaltet nur erwachsene Hühner, über deren Rasse nichts bekannt ist.

Die bisher in Australien durchgeführten Verhaltensversuche zum Magnetkompass wurden mit Hühnern zwei verschiedener Rassen durchgeführt (Freire et al. 2008). Zum einen mit einer weißen Fleischhuhn-Rasse (gekreuzt aus Australorps, Sussex und White Leghorn), zum anderen mit einer braunen Legehuhn-Rasse (gekreuzt aus Rhodeländer und einer braunen Legehennen). Die Ergebnisse zeigten, dass die Legehühner in der Lage waren, das Magnetfeld zur Orientierung zu nutzen, die weißen Fleischhühner jedoch nicht. Im Rahmen dieser Arbeit habe ich nun immunhistologisch untersucht, ob es schon auf der Ebene der Rezeptoren Unterschiede gibt oder ob die gefundenen Unterschiede rein im Verhalten begründet sind.

Hierbei wurden Hühner im Alter von 10 Tagen nach dem Schlupf untersucht. Allerdings wurden Rassen verwendet, die den Arten von Freire et al. (2008) nur ähneln, es sind also nicht exakt dieselben Hühnerrassen. Man kann dennoch aufgrund von Verhaltensversuchen

Vergleiche ziehen (vgl. Kapitel 3.2.1 „Verhalten von Lohmann Brown und White Leghorn Hühnern im Vergleich“). Die verwandten Arten verhalten sich im Test vergleichbar: die braunen Hühner bevorzugen spontan das Magnetfeld, die weißen Hühner nutzen nicht das Magnetfeld zur Orientierung. Der 10. Tag wurde für die histologischen Studien gewählt, da bekannt war, dass die Hühner sich ab diesem Tag mit Hilfe des Magnetkompasses orientieren können (Freire et al. 2005; Wiltschko et al. 2007; Rogers et al. 2008). Zu diesem Zeitpunkt ist die Entwicklung des Gehirns größtenteils abgeschlossen (Rogers 1995).

Betrachtet man die histologischen Ergebnisse beider Rassen am 10. Lebenstag, so sieht man, dass kein Unterschied in der Cryptochrom 1a Verteilung zwischen den Hühnerrassen Lohmann Brown und White Leghorn besteht. Aufgrund dieser Verteilung im Rezeptor müssten also beide Rassen in der Lage sein, sich am Magnetfeld zu orientieren. Zum Zeitpunkt des Tests ist das Fehlen des Rezeptors kein Grund dafür, dass das Training nicht erfolgreich ist. Ein möglicher Grund für den Misserfolg beim Erlernen der Aufgabe könnte sein, dass die dazugehörige Verschaltung im Gehirn noch nicht vollständig entwickelt ist oder die Trainingsmethode für diese Hühnerrassen zum Erlernen der Aufgabe ungeeignet ist (vgl. Kapitel 3.2 „Verhaltensversuche zur Magnetkompassorientierung“)

Es ergibt sich nun die Frage, ob der Magnetrezeptor im Auge auch eine gewisse Entwicklung durchlaufen muss oder ob er vom Schlupf an bereits entwickelt ist. Die Augen der Hühner sind zu diesem Zeitpunkt bereits vollständig entwickelt (Wai & Yew 2002). Dies kann ich in jedem Fall für die Violett-Zapfen bestätigen, die in den Untersuchungen der juvenilen Hühner immer vorhanden waren. Das bedeutet, dass sie direkt nach dem Schlupf schon fertig ausgebildet sind. Auch in der Literatur ist festgehalten, dass die Photorezeptoren bereits am 19. Bebrütungstag im Ei vollständig ausgebildet sind und sich nicht mehr von denen der erwachsenen Hühner unterscheiden (Wai et al. 2006).

In der vorliegenden Arbeit habe ich hierzu Augen von Hühnern direkt nach dem Schlupf untersucht. Da ich in der vorangegangenen histologischen Studie keinen Unterschied zwischen braunen und weißen Hühnern gefunden habe, habe ich für diese Studie nur braune Hühner verwendet.

Untersuchungen mit Hilfe von Fluoreszenzmikroskopie zeigen, dass Cryptochrom zum Zeitpunkt des Schlupfs noch nicht oder zumindest nur sehr minimal vorhanden ist. Zum

selben Zeitpunkt wurden auch Augen von 5 Tage alten Hühnern entnommen. Hier sieht man bereits eine deutliche Cryptochrom 1a Färbung in den Außensegmenten der Violett-Zapfen. Diese Färbung entspricht sowohl der Intensität der erwachsenen Hühner in Nießner et al. (2011) wie auch den erst 10 Tage alten Hühner aus meiner Arbeit.

Wichtig ist hierbei festzuhalten, dass die Tiere des 1. und 5. Lebensstages unter denselben Lichtbedingungen zunächst gehalten und das Material entnommen wurde. In einer Studie von Nießner et al. (2013) konnte gezeigt werden, dass verschiedene Lichtbedingungen bei der Entnahme der Proben immunhistologisch auch unterschiedliche Ergebnisse lieferten. Bei Dunkelheit und rotem Licht ist Cryptochrom 1a nicht nachweisbar. Bei Sonnenschein und einem Lichtspektrum von Gelb bis Türkis ist Cryptochrom 1a immunhistologisch nachweisbar. Es wurde also darauf geachtet, dass kein Färbeunterschied aufgrund von unterschiedlichen Lichtverhältnissen auftrat.

Betrachtet man die Lebensweise eines Huhns, so ist die Anlage von funktionierenden Augen ab dem ersten Tag des Schlupfs essentiell. Hühner sind Nestflüchter, d.h. sie sind vom ersten Tag an in der Lage sich aufzurichten und umherzulaufen, sie verbleiben nicht zwingend im Nest. Diese Lebensweise erfordert eine visuelle Orientierung. Auch ist bei Nestflüchtern die Prägung sehr entscheidend. Entscheidend für die Prägung sind visuelle (Salzen et al. 1971; Vallortigara et al. 2005) wie auditorische (van Kampen & Bolhuis 1991) und olfaktorische (Vallortigara & Andrew 1994) Faktoren. Alle diese Sinne müssen an den ersten zwei Tagen nach dem Schlupf funktionstüchtig sein, da dies der optimale Zeitpunkt der Prägung ist (Hess 1959; Bateson 1966). Bolhuis & Bateson (1990) fanden heraus, dass runde rote und blaue Objekte sich besonders gut als Mutterersatz eignen. Daraus schließe ich, dass die Küken vom ersten Tag an sowohl Farben, als auch Objekte erkennen können. Das wiederum setzt einen funktionierenden Rezeptor, wie auch eine dazugehörige Verschaltung im Gehirn voraus.

Aus den histologischen Befunden schließe ich, dass der Magnetkompass bei frisch geschlüpften Hühnerküken noch nicht funktionstüchtig ist, da das Magnetrezeptormolekül fehlt. Werden die Tiere älter, wird das Protein gebildet und ist am 5. Lebenstag bereits vorhanden. Es ist unsicher, ob der Rezeptor ebenfalls bis zu diesem Zeitpunkt schon voll funktionsfähig ist. Die Verschaltung im Gehirn wie auch der Rezeptor müssen gleichermaßen vollständig entwickelt sein, um als Magnetkompass die Aufgaben übernehmen zu können. Wie Verhaltensversuche zeigten, ist das ab dem 10. Lebenstag gegeben (Freire et al. 2005; Wiltschko et al. 2007; Rogers et al. 2008). Ich denke, dass aufgrund der enormen

Entwicklung und Veränderung, die das Gehirn in den ersten Tagen des Hühnerlebens durchläuft, der Magnetkompass möglicherweise noch nicht funktionstüchtig ist. In dieser Zeit werden viele Verschaltungen im Gehirn verändern und neu geknüpft, das ist jedoch bis zum 10. Lebenstag weitestgehend abgeschlossen (Rogers 1995). Dies kann die Erklärung dafür sein, warum meine Versuche, Hühner auf Magnetreize zu prägen, erfolglos waren (siehe Kapitel 3.3.2 „Prägung auf Magnetfeldreize“). Das kann mit Hilfe von Verhaltensversuchen jedoch überprüft werden, vgl. hierzu Kapitel 4.2.2 „Altersabhängige Nutzung des Magnetkompasses“.

4.1.2 Entwicklung der eisenhaltigen Strukturen im Oberschnabel

Das Karte-Kompass-Prinzip von Kramer (1957) geht davon aus, dass Vögel zur Orientierung nicht nur einen Kompass benötigen, sondern auch eine Karte. In der Gradientenkarte spielt die magnetische Intensität eine Rolle, die über das trigeminale System wahrgenommen wird. Falkenberg et al. (2010) zeigten bereits, dass auch Hühner eisenhaltige Partikel im Schnabel haben, die in Nervenfasern eingebettet sind. Diese Untersuchungen wurden an Hühnern in einem Alter von mehr als 23 Tagen durchgeführt (pers. Mitt. Dr. Gerta Fleissner). Nachdem die histologischen Untersuchungen am Auge zeigen, dass dieses System beim Schlupf noch nicht vorhanden ist, ergibt sich die Frage, ob auch der eisenhaltige Rezeptor im Schnabel eine bestimmte Zeit benötigt, um sich zu entwickeln oder ob dieser Rezeptor bereits im Ei angelegt ist.

Die histologischen Untersuchungen am Oberschnabel junger Hühner haben ergeben, dass junge Hühner am Tag des Schlupfs noch keine eisenhaltigen Zellen oder Strukturen, bis auf Eisen in Blutzellen, aufweisen. Im Alter von 5 Tagen ist erstmals Eisen von mir im Schnabel nachgewiesen worden. Es zeigt jedoch in morphologischer Anordnung keine Ähnlichkeit mit den von Fleissner et al. (2003, 2007) für Tauben und von Falkenberg et al. (2010) für Hühner beschriebenen eisenhaltigen Dendriten. Diese runden Strukturen sind vermehrt im Bindegewebe der Schnabelspitze zu finden und sind Makrophagen. Vergleicht man das mit 12 Tage alten Hühnern, die also 7 Tage älter sind, findet man deutlich weniger Makrophagen in der Schnabelspitze und nur vereinzelt in der Mitte des Schnabels sowie rechts und links der Gaumenspalte. Betrachtet man die Basis des Schnabels, so fällt auf, dass sich hier eisenhaltige Strukturen befinden, die morphologisch eine andere Beschaffenheit haben. Diese könnten den von Fleissner et al. (2003, 2007) beschriebenen eisenhaltigen Dendriten bei Tauben und von

Falkenberg et al. (2010) beschriebenen Strukturen für Hühner entsprechen. Jedoch ist die Anzahl der vorhandenen länglichen, eisenhaltigen Dendriten sehr gering. Weitere 9 Tage später, am 21. Lebenstag der Hühner, verschwinden die Makrophagen fast gänzlich. Im basalen Bereich wie auch lateral in der Mitte des Schnabels bilden sich jetzt vermehrt längliche Strukturen, die den eisenhaltigen Dendriten entsprechen.

Im Jahr 2012 haben Treiber et al. (2012) die Lokalisation der eisenhaltigen Dendriten im Taubenschnabel ebenfalls untersucht. Sie fanden jedoch vermehrt runde, eisenhaltige Strukturen, Makrophagen, die nicht den von Fleissner et al. (2003) beschriebenen Strukturen entsprachen. Treiber et al. (2012) fanden keine Kolo-kalisation des Eisens mit Nervengewebe und zudem enthielten die eisenhaltigen Strukturen einen Zellkern, der mit Kernechtrot angefärbt wurde. Daraus schlussfolgerten sie, dass es sich bei dem gefundenen Eisen um eisenhaltige Makrophagen handelte, nicht etwa um eisenhaltige Dendriten. Die sehr zahlreich untersuchten Tauben zeigten eine starke Variationsbreite in der Anzahl der eisenhaltigen Zellen. Treiber et al. (2012) konnten allerdings aufgrund dieser großen Anzahl von Untersuchungen nicht ausschließen, doch eisenhaltige Zellen ohne Zellkern übersehen zu haben. Das Fehlen eines Zellkerns ist jedoch eine der Voraussetzungen für die von Fleissner et al. (2003, 2007) und Falkenberg et al. (2010) beschriebenen eisenhaltigen Dendriten. Das in Nervenfasern eingelagerte Eisen kann keinen Zellkern aufweisen, da die Plasmafortsätze des trigeminalen Systems, die auch den Schnabel innervieren, ihren Ursprung, d.h. ihr Soma mit Zellkern im Gehirn haben (Dubbeldam 1998).

Vergleiche ich das nun mit meinen Untersuchungen, so treten diese runden Strukturen bei sehr jungen Hühnern im Bindegewebe auf, nicht aber im Nervengewebe. Das spricht dafür, dass es sich auch hier um Makrophagen handeln muss. Nießner (2013) untersuchte in ihrer Promotion die Zusammensetzung des Eisens mit Hilfe von Röntgenstrahlanalysen (vgl. Falkenberg et al. 2010) und fand heraus, dass die Makrophagen der jungen Hühner eine andere Eisenzusammensetzung aufweisen als die eisenhaltigen Dendriten der älteren Hühner. Im Vergleich dazu untersuchte sie auch die länglichen Strukturen der älteren Hühner und fand eine Übereinstimmung dieser Spektren mit den Ergebnissen von Falkenberg et al. (2010) für verschiedene andere Vögel. Das lässt die Schlussfolgerung zu, dass nach dem Schlupf zunächst vermehrt Makrophagen in den Oberschnabel eingelagert werden, die sich im Laufe der darauffolgenden Tage zur Mitte des Schnabels verlagern und deren Anzahl sich verringert.

Makrophagen sind als ein Teil des Immunsystems bekannt. Sie sind in der Lage, Fremdkörper via Phagozytose aufzunehmen und z.T. zu lysieren. Ferner sind sie auch am Recycling von Eisen aus den Erythrozyten beteiligt. Ihre Funktion besteht darin, überalterte Erythrozyten abzubauen und das Eisen für den Wiedergebrauch zu Verfügung zu stellen (Ganz 2012). Im zentralen Nervensystem (ZNS) gibt es Mikrogliazellen, diese gehören zu der Gruppe der Gliazellen, die in ihrer Funktion ebenfalls als Makrophagen dienen können. Einerseits stützen und ernähren sie die myelinisierten Nervenfasern, andererseits können sie sich amöboid fortbewegen. Kommt es jedoch zur Verletzung des umliegenden Gewebes, so werden diese Zellen in Makrophagen umgeformt und bei der Heilung und Immunabwehr eingesetzt (Harry 2013). Diese Funktionen sind jedoch nicht ausschließlich auf das Gehirn beschränkt. Phillips & Powley (2012) fanden beispielsweise Makrophagen assoziiert mit Neuronen im Gastrointestinaltrakt von Mäusen. Diese erfüllen vergleichbare Aufgaben, wie Mikrogliazellen im Gehirn. Es ist nun denkbar, dass auch im Falle des Schnabels eine solche Interaktion möglich ist, und zwar dass diese Makrophagen gleichzeitig eine Gliazellfunktion ausüben, die sowohl die Nervenstränge ernähren, als auch bei der Immunabwehr im Körper helfen.

Betrachtet man die kontinuierlich abnehmende Zahl von Makrophagen und die zunehmende Zahl an eisenhaltigen Dendriten, so ist folgendes vorstellbar:

Solange die Hühnerküken noch im Ei sind, ist nur eine bestimmte Menge Eisen verfügbar. Sind sie erst einmal geschlüpft, kann Eisen über die Nahrung zugeführt werden. Es ist denkbar, dass die Makrophagen nach dem Schlupf zunächst als Eisenlieferant im Schnabel eingelagert werden. Nach und nach geben diese das Eisen an umgebende Zellen oder Zellfortsätze, wie auch an Dendriten ab. Das Auswachsen der Dendriten in die Schnabelspitze ist jedoch bis zum Schlupf schon abgeschlossen. Eine Studie von Moody et al. (1989) besagt, dass das trigeminale System bereits nach etwas mehr als der Hälfte der Entwicklungszeit im Ei abgeschlossen ist. Nur sehr randständige Gebiete in der Schnabelhaut sind noch nicht innerviert, jedoch dürfte dieser Vorgang in der verbleibenden Zeit im Ei noch abgeschlossen werden können. Bei Schlupf sind also die Nervenendigungen bereits vorhanden, nur das Eisen ist noch nicht eingelagert. Es scheint, als baue sich das Schnabelorgan nach und nach mit Hilfe der eisenhaltigen Makrophagen auf.

Für eine solche These spricht ein Verhaltensversuch, durchgeführt von Freire et al. (2011). Sie untersuchten, ob Hühner, deren Schnäbel nach dem Schlupf kupiert wurden in der Lage sind, eine magnetische Anomalie zu erkennen. Zu diesem Zweck wurden die Tiere immer in Gegenwart einer magnetischen Anomalie gefüttert. In einem Versuch von Denzau et al. (2011) konnte bereits gezeigt werden, dass diese Verknüpfung möglich ist (vgl. auch Kapitel 3.3.1 „Verknüpfen einer magnetischen Anomalie mit Futter“). Die Vögel, deren Schnabelspitze nach dem Schlupf entfernt wurde, konnten diese Verknüpfung zwischen Futter und magnetischer Anomalie jedoch nicht aufbauen. Im Test waren sie nicht in der Lage, die magnetische Ecke von den Kontrollecken (ohne Anomalie) zu unterscheiden. Das spricht ebenfalls dafür, dass es einen Zusammenhang geben muss zwischen der Schnabelspitze, in der die eisenhaltigen Makrophagen anfänglich bei jungen Hühnern nachweisbar sind und den eisenhaltigen Dendriten bei älteren Hühnern.

Eine Studie von Dubbeldam et al. (1995) zeigte, dass das Kupieren der Schnäbel bei Hühnern langfristig keinen Einfluss auf die generelle nervöse Innervation des Schnabels hat. Auffällig ist, dass das Kupieren der Schnäbel eine Veränderung der Nervenstränge verursacht, unabhängig davon, ob es am ersten Tag oder nach 6 Wochen erfolgt. Bei Vögeln mit nicht amputierter Schnabelspitze finden sich vermehrt dicke, myelinisierte Fasern im Schnabel des erwachsenen Huhns, nach Entfernen der Spitze hingegen wachsen dort vermehrt dünne, myelinisierte Fasern aus. Das beeinträchtigt möglicherweise die Geschwindigkeit der Reizleitung. Ob es auch andere Auswirkungen hat und wie diese insbesondere mit der Funktion des Magnetrezeptors zusammenhängen, ist noch zu erforschen.

Betrachte ich die hier gewonnenen Ergebnisse, so gehe ich davon aus, dass der Magnetrezeptor im Schnabel erst im Laufe der Zeit angelegt wird. Wann genau ein funktionstüchtiger Magnetrezeptor im Schnabel vorliegt, ist bislang noch unbekannt. Die Untersuchungen an vielen Schnäbeln von Hühnern um den 12. Lebensstag zeigen eine deutliche Variationsbreite in der Ausbildung der eisenhaltigen Dendriten. Manche Individuen weisen mehr, andere fast keine eisenhaltigen Dendriten auf, obwohl sie dasselbe Alter haben. Ich denke, dass die Wahrnehmung einer magnetischen Intensität um den 12. Lebensstag bereits mit wenigen eisenhaltigen Dendriten möglich ist. Dies wird jedoch nur realisierbar sein, wenn die Tiere bereits früh an diesen Stimulus gewöhnt werden und ein Nutzen für sie damit verbunden ist

(vgl. Kapitel 4.3.1 „Verknüpfung von Futter mit einer magnetischen Anomalie“). Zudem muss es ein konstanter Stimulus sein, der immer wieder auftritt und an den sich die Tiere nach und nach gewöhnen und lernen können, diese Information auch mit wenigen Sensoren zu interpretieren. Für den Alltag des Huhns ist die Erweiterung dieses Systems entscheidend. Es hat nicht immer die Gelegenheit lange Zeit an einem Ort zu verbringen, um den Stimulus und dessen Interpretation zu erlernen. Die Wahrnehmung über eine größere Anzahl eisenhaltiger Dendriten erlaubt eine schnellere Informationsaufnahme und Verarbeitung im Gehirn.

4.2 Verhaltensversuche zur Kompassorientierung

4.2.1 Vergleich verschiedener Trainingsmethoden und die Auswirkungen auf das Lernverhalten der Hühner

Nach der Studie von Freire et al. (2008) sind braune Hühner in der Lage, das Magnetfeld zur Orientierung zu nutzen, weiße Hühner jedoch nicht. Diese Ergebnisse kann ich bestätigen. Ich habe eine entsprechende Studie in Deutschland durchgeführt und stelle diese im Folgenden vor (vgl. Denzau et al. 2013a).

Im Training werden die Tiere im natürlichen Erdmagnetfeld trainiert, im Test wird das Magnetfeld um 90° gedreht. Hühner, die das Erdmagnetfeld spontan benutzen, um die richtige Richtung zu finden, sind auch im Test in der Lage, die richtige Ecke aufzusuchen. Braune Hühner fanden im Test mit gedrehtem Magnetfeld die erwartete magnetische Achse. Weiße Hühner wählen zufällig eine Achse. Davon wählten vier der Hühner nur in 20% der Fälle die richtige magnetische Achse, das entspricht einer signifikanten Bevorzugung der ursprünglichen Trainingsachse. Dies lässt darauf schließen, dass sie vermutlich einen Faktor außerhalb der Testbox zur Orientierung benutzten. Ich habe versucht möglichst alle externen Faktoren zu eliminieren, jedoch befand sich während der Trainingsphase und im Test eine Klimaanlage in der nördlichen Ecke des Raumes, die ein konstantes, leises Rauschen produzierte. Die Ergebnisse der weißen Hühner lassen jedoch nicht darauf schließen, dass sie sich bevorzugt zu diesem Rauschen hin oder von ihm weg bewegten. Aus vorangegangenen Versuchen mit anderen Tieren ist bekannt, dass Raumfaktoren eine große Rolle in der Orientierung spielen können (z.B. Hamster: Deutschlander et al. 2003). Das brachte mich zu der Überlegung, die Trainingsmethode zu verändern, um die Aufmerksamkeit der Tiere vermehrt auf das Magnetfeld zu lenken.

Zum einen veränderte ich die Prozedur, die vor dem Test durchlaufen werden muss. Die Tiere machen nun Relokationen im normalen Erdfeld wie auch in gedrehtem Erdmagnetfeld. Somit können schon im Training externe Faktoren zur Orientierung nicht mehr herangezogen werden. Die Tiere mussten vor dem ersten Test sowohl Relokation als auch Shifted-Relokation richtig lösen, dazu war das Benutzen des Magnetfeldes erforderlich, da die Aufgabe sonst nicht lösbar war.

Eine weitere Veränderung bestand darin, bei falscher Wahl das Licht auszuschalten („Bestrafung“). Zunächst waren Hühner beider Rassen durch die Dunkelheit verängstigt. Nach einigen falschen Wahlen bereits, gewöhnten sich die weißen Hühner an die Dunkelheit und verhielten sich, als wäre das Licht noch an. Sie liefen weiter auf der Suche nach der richtigen Ecke. Anders verhielten sich die braunen Hühner. Sie blieben stehen und waren z.T. auch nach Anschalten des Lichts so verängstigt, dass sie sich nicht mehr bewegten. Im Gegensatz dazu beschrieben Uitdehaag et al. (2008) ein auffallenderes Flucht- und Angstverhalten von White Leghorn Hühnern im Gegensatz zu roten Rhodeländern; allerdings bezog sich die Studie auf ein Halten in gemischten Gruppen.

In einem Fall konnte ich ein Huhn nicht bis zur Testphase bringen, da es aufgrund der Bestrafung die Mitarbeit komplett verweigerte und sich nicht vom Auflassort entfernte. Dieses Huhn der Rasse Lohmann Brown wurde aus der Datenanalyse ausgeschlossen, da es das Testkriterium nicht erreichte.

Die Furcht der Tiere ist ein sehr wichtiger Aspekt innerhalb der Versuche. Schon Campler et al. (2009) verglichen die Ängstlichkeit von Bankivahuhn und White Leghorn Hühnern. Die ursprüngliche Hühnerrasse, das Bankivahuhn, ein Vorläufer der White Leghorn Hühner (Fumihito et al. 1996), zeigt ein deutlich höheres Angstverhalten, als Tiere der Rasse White Leghorn. Diese Eigenschaft ist bis zu einem gewissen Grad wohl genetisch bedingt, das belegt eine Studie von Agnvall et al. (2012). Im Laufe der Zeit wurden die Tiere durch Züchtung bezähmt und passten sich im Kontakt mit Menschen an. Soweit entspricht das Verhalten auch meinen Ergebnissen; auch in meinen Versuchen sind Tiere der Rasse White Leghorn weniger ängstlich.

Jedoch beschreiben die Autoren auch, dass die ängstlicheren Tiere insgesamt ein größeres Explorationsverhalten zeigen. Das kann ich aus den Ergebnissen meiner Versuche nicht bestätigen. Die Tiere der Rasse Lohmann Brown zeigen in meinen Versuchen ein größeres Angstverhalten. Erschrecken sie sich z.B. im Training, so verstecken Sie sich hinter einem

Schirm und kommen zum Teil bis zum Ende der Trainingszeit nicht wieder hinter diesem hervor. Die Tiere der Rasse White Leghorn sind im Gegensatz dazu neugieriger und schauen sich auch häufiger in anderen Ecken um, erkunden also gerne den Versuchskasten. Erschrecken sie sich, so verharren sie nicht lange, sondern nehmen schneller wieder die Suche nach der richtigen Ecke auf.

Fasst man nun die Ergebnisse zusammen, so kann man festhalten, dass die braunen Hühner auf die veränderte Trainingsmethode sehr verängstigt reagierten und nicht mehr in der Lage waren, die Aufgabe zu erlernen. Die weißen Hühner dagegen verbesserten sich im Test; zwei Hühner wählten sogar zu 100% die richtige magnetische Achse, während die braunen Hühner nur noch zufällig die richtige Achse fanden.

Die Hühnerküken wählten in den vorliegenden Versuchen, wie auch schon in vorangegangenen Veröffentlichungen (z.B. Freire et al. 2005; Wiltchko et al. 2007; Rogers et al. 2008), immer eine Achse und nicht eine einzelne Richtung. Das könnte damit zusammenhängen, dass die Tiere den Kompass normalerweise benutzen, um eine Umkehrreaktion durchzuführen. Zunächst laufen sie von der Mutter weg, benötigen aber den Kompass, um wieder zu ihr zurückzufinden. In der Versuchsanordnung wird ihnen dieser erste Schritt entzogen und sie müssen nur den zweiten Schritt bewerkstelligen, daher können sie vermutlich nicht unterscheiden, ob sie den Weg zur Mutter oder von der Mutter weg antreten und wählen daher axial.

Insgesamt zeigen diese verschiedenen Versuchsansätze deutlich, dass man die Trainingsmethode an das Versuchstier anpassen muss. Bereits Delius & Emmerton (1978) legten dar, dass nicht alle Trainingsmethoden mit allen Reizen verknüpft werden können. Farberkennung kann nicht mit denselben Methoden erlernt werden wie das Erkennen von Winkeln. In einer Studie von Gibbs et al. (2008) wurden verschiedene Versuchsprotokolle von verschiedenen Versuchsorten miteinander verglichen. Obwohl alle diese Versuche dasselbe Ziel hatten, waren die Resultate sehr unterschiedlich. Sie machten deutlich, wie einerseits der Versuchsort, die Hühnerrasse, der Ort des Schlupfs, die Behandlung nach Schlupf und andererseits auch kleine Abweichungen im Protokoll, sich auf das Testergebnis auswirken können. Das könnten die Gründe dafür sein, warum Liedvogel & Mouritsen (2010) keinen Erfolg bei der Dressur der Hühner hatten. Möglicherweise haben Trainingsmethode, Hühnerrasse und vielleicht sogar Versuchsort nicht zueinander gepasst.

Setzt man diese Ergebnisse nun in Bezug zu den vorher erhobenen histologischen Daten, so stimmen diese gut miteinander überein. Die vorläufige Aussage, die man anhand der histologischen Daten machen konnte, nämlich, dass beide Hühnerrassen das potenzielle Rezeptormolekül des Magnetkompasses haben, wird nun durch diese Verhaltensversuche bestätigt. Ab dem 10. Lebenstag haben beide Hühnerrassen einen entwickelten Magnetrezeptor im Auge und sind, nach entsprechendem Training in der Lage, diesen auch zu benutzen.

4.2.2 Altersabhängige Nutzung des Magnetkompasses

Versuche zur Kompassorientierung bei Hühnern wurden bisher nur mit Hühnern ab dem 10. Lebenstag durchgeführt (Freire et al. 2005, 2008; Wiltshko et al. 2007; Rogers et al. 2008). Nachdem die histologischen Untersuchungen zeigten, dass das Magnetrezeptormolekül bereits ab dem 5. Tag nachgewiesen werden kann (vgl. Kapitel 3.1.1.2 „Cryptochrom 1a-Expression bei Hühnern nach dem Schlupf“.), ist zu untersuchen, ob es zu diesem Zeitpunkt auch schon funktionsfähig ist. Daher habe ich für diese Versuchsreihe die ersten Verhaltensversuche mit Küken bereits ab dem 5. Lebenstag durchgeführt. Die Ergebnisse überraschen: an den Tagen 5 bis 7 sind die Hühner noch nicht in der Lage, den Magnetkompass zu nutzen, um ihre Mutter in einer magnetischen Richtung zu finden, aber ab dem 8. Lebenstag ist dies möglich.

Warum ist der Kompass vor dem 8. Tag noch nicht zu nutzen, obwohl das potentielle Magnetrezeptormolekül bereits vorhanden ist? Betrachtet man nun die Verhaltensontogenie und die Veränderung im Gehirn der Hühnern, so ist bereits bei Rogers (1995) beschrieben, dass es einen sehr beträchtlichen Umbau im Gehirn um den 8. Lebenstag herum gibt.

Ab dem 6. Lebenstag sind die Küken in der Lage, ihre Körpertemperatur selbstständig aufrecht zu erhalten, das macht ein dauerhaftes Aufhalten bei der Mutter nicht mehr nötig (Sherry 1981). Ab Tag 4 bis 6 beginnen die Küken ihre Umgebung zu erkunden, sie entfernen sich jedoch noch nicht sehr weit von der Mutter (Broom 1968). Für diese Aktivität ist der Magnetkompass noch nicht zwingend notwendig, da sie sich noch im Sichtkontakt zur Mutter aufhalten. Die Küken beginnen um Tag 7 und 8 eigenständig auf dem Boden zu picken (Rogers 1986), sie sind nicht mehr darauf angewiesen, von der Mutter das Futter gezeigt zu bekommen (Rogers 1995). Am Tag 8 nach Schlupf entwickelt sich das Huhn weiter. Es

beginnt sich für seine Umwelt zu interessieren (Rogers 1995), fixiert die Henne oder den menschlichen Beobachter (Workmann & Andrew 1989; Dharmaretnam & Andrew 1994). Dabei nimmt hier das rechte Auge - also die linke Hirnhälfte - die Kategorisierung des Objekts vor (Vallortigara & Andrew 1991; Vallortigara 1992).

Die Benutzung des Magnetkompasses ist an das rechte Auge gekoppelt. In vergleichbaren Studien mit Hühnern ab dem 10. Lebenstag (Rogers et al. 2008) wurde bei Rotkehlchen (Wiltschko et al. 2002; Gehring et al. 2012) und australischen Brillenvögeln (Wiltschko et al. 2003) gezeigt, dass im Orientierungsvorgang das Abdecken des rechten Auges die Kompassorientierung beeinträchtigt oder sogar verhindert. Die Benutzung des Kompasses geht zeitgleich mit der Entwicklung der Dominanz des rechten Auges bzw. der linken Hirnhemisphäre einher. Dafür spricht, dass ein vorheriger Umbau des Gehirns für die Benutzung des Magnetfelds erforderlich ist.

Betrachtet man nun die Ergebnisse weiter, so ist unklar, warum es nicht möglich ist, Hühnern, die bereits am 5. Tag trainiert wurden, auch am 12. Tag diese Aufgabe erfolgreich beizubringen. Eine vergleichbare Studie von Freire et al. (2005) zeigte nämlich, dass Tiere, die von Tag 10 bis 14 und erneut zwischen Tag 19 bis 23 getestet wurden, in beiden Fällen in der Lage waren, die Aufgabe zu lösen. Somit konnte man davon ausgehen, dass die Hühner im zweiten Test in der Lage sind, die erwartete Achse zu finden, da sie ja bereits beim ersten Versuch eine signifikante Bevorzugung der richtigen Achse zeigten. Das deckt sich mit meinen Versuchen. Die älteren Hühner (8., 9. und 12. Lebenstag) zeigten eine Bevorzugung der erwarteten magnetischen Achse sowohl beim ersten Training, als auch eine Woche später beim zweiten Test.

Eine denkbare Erklärung ist, dass die Tiere zunächst keine Möglichkeit haben, den Magnetkompass zu nutzen, da dieser bei ihnen noch nicht vollständig entwickelt ist. Sie versuchen die Aufgabe zu lösen und eignen sich eine andere Strategie an, die jedoch nicht in allen Fällen erfolgreich ist. Vorangegangene Versuche (siehe Kapitel 3.2 „Verhaltensversuche zum Magnetkompassorientierung“) zeigten, dass Hühner der Rasse Lohmann Brown spontan das Magnetfeld bevorzugten. Konnten sie dieses aber nicht benutzen, hätten sie andere Faktoren heranziehen müssen. In den früheren Versuchen war aber eine Orientierung anhand von umgebenden Faktoren im Raum nicht gegeben. Die Benutzung von Raumfaktoren würde ein konstantes Testergebnis im ersten Test und eine Woche später ergeben. Die vorliegenden

Ergebnisse sprechen eher für eine zufällige Wahl der Ecken mit einer 50%igen Wahrscheinlichkeit, die richtigen Ecken aufzusuchen.

4.3 Verhaltensversuche zur Erkennung von magnetischen Intensitätsunterschieden

4.3.1 Verknüpfung von Futter mit einer magnetischen Anomalie

Bislang wurde der Magnetkompass bei Hühnern gut untersucht. Die Kartenfunktion und das Wahrnehmen magnetischer Anomalien konnte jedoch bisher bei Hühnern nicht gezeigt werden. Um diese Funktionen zu untersuchen, wurden erneut Dressurversuche in Australien durchgeführt. Die hier verwendeten Hühnerrassen ähneln sehr denen, die für Orientierungsversuche von Freire et al. (2008) verwendet wurden. Es sind eine Legehennen-Rasse, gekreuzt aus Rhodeländern und einem braunen Legehennenstamm sowie einer weißen Fleischhuhn-Rasse, gekreuzt aus Sussex, Australorps und White Leghorn. In den vorangegangenen Verhaltensversuchen zur Kompassorientierung zeigten verschiedene Hühnerrassen einen Verhaltensunterschied, in diesen Versuchen jedoch nicht. ISA brown layer, die Legehennen-Rasse, die White Leghorn X Australorps Hühner und die Fleischhuhn-Rasse suchten nach dem Training signifikant öfter als Zufall die Ecke mit magnetischer Anomalie auf; die gegenüberliegende Ecke mit Kontrollspule jedoch wurde signifikant weniger als Zufall aufgesucht. Die magnetische Anomalie erkannten die Tiere durch vorheriges Training in der Wohnbox und assoziierten diese mit Futter. Die verbleibenden zwei Ecken werden dem Zufall entsprechend häufig aufgesucht. Beim Einsetzen der Vögel in die Mitte der Arena und beim Erkunden dieser, spürten sie die Anomalie erst, wenn sie sich oberhalb der Spule befanden (siehe Abbildung 2.2). Beim Erreichen des Randes der Magnetspule ändert sich die Stärke des Magnetfeldes rasch, bis in der Mitte der Spule ein 6-fach höherer Wert, als das sie umgebende Erdmagnetfeld, erreicht ist. Das Umherlaufen und die aktive Futtersuche sind also nötig, um die Anomalie überhaupt wahrzunehmen. Das häufige Aufsuchen der Magnetecke und der daran angrenzenden Quadranten ist erklärbar, denn die Tiere laufen ja weiterhin umher, sie entfernen sich von der Anomalie, kehren aber auch hierhin zurück.

Dieser Versuch war der erste, Hühner auf magnetische Anomalien zu dressieren. Vorangegangene Versuche mit Tauben zeigten, dass Vögel magnetische Anomalien wahrnehmen und diese mit Futter assoziieren können (Mora et al. 2004; Thalau et al. 2007).

Meine Hühner wurden hierfür erstmals am 9. Lebenstag getestet. Am ersten Tag war bei beiden Hühnerrassen noch keine Bevorzugung der richtigen Ecke zu erkennen. Das änderte sich ab Tag 10. Von da an bevorzugten die Hühner die Ecke mit der Magnetspule; die Ecke mit der Kontrollspule wurde jetzt nicht mehr so oft aufgesucht. Bei den braunen Hühnern war ab dem 15. Tag eine stärkere Annäherung zwischen Verbleib in der Magnet- und der Kontrollecke zu erkennen; die Bevorzugung der Magnecke sinkt, die der Kontrollecke steigt. Das kann mit der vermehrten Aktivität und der zunehmenden Neugier der Tiere erklärt werden. Mit zunehmendem Alter und mit größerer Ausdauer erkunden die Vögel ihre Umgebung. Das beginnt langsam ab dem 4. bis 6. Lebenstag und nimmt stetig zu (Broom 1968). Im Alter von 10 bis 12 Tagen erkunden sie ihre Umgebung bereits intensiv und kommen hauptsächlich zum Schlafen zur Mutter zurück (Wood-Gush 1971). Durch das längere und beständige Umherlaufen steigt somit die Aufenthaltsdauer an der Kontrollecke, da sie dort zwangsläufig häufiger vorbeikommen.

Es ist aufgefallen, dass an allen Tagen - außer am 9. und 20. Lebenstag - der Verbleib der braunen Hühner in der Ecke mit Magnetspule höher liegt, als in der Kontrollecke.

Mit den weißen Hühnern verhält es sich ähnlich. Insgesamt liegt auch bei ihnen die Bevorzugung der Magnecke klar über der der Kontrollecke, bis auf Lebenstag 9 und 17. Die Bevorzugung ist jedoch nicht so ausgeprägt wie bei den braunen Hühnern. Ein möglicher Grund dafür ist, dass in vielen Fällen nur zwei Hühner an einem Tag getestet wurden. Ist nun bei einem von zwei Hühnern die Bevorzugung der richtigen Achse nicht erfolgt oder wird diese nur zufällig gewählt, so hat das zwangsläufig einen deutlicheren Einfluss auf das Gesamtergebnis, als bei Tests mit einer größeren Anzahl von Tieren.

Vorangegangene Versuche zeigten, dass die Stärke des Magnetfeldes mit Hilfe des im Schnabel befindlichen Systems wahrgenommen werden kann (Semm & Beason 1990; Fleissner et al. 2003; Mora et al. 2004; Falkenberg et al. 2010; Wiltschko et al. 2010).

Semm & Beason (1990) fanden bei Tauben bereits eine Reaktion des Nervus trigeminus auf Änderungen der Magnetfeldstärke im Bereich von 200 nT. Keeton et al. (1974) untersuchten die Anfangsorientierung von Tauben und stellten fest, dass diese sich im Verlauf des Tages

veränderte. Eine Korrelation mit dem normalen Tagesgang des Magnetfeldes zeigte, dass diese in Bezug zueinander stehen. Da die Schwankungen innerhalb eines Tages um 70 nT lagen, folgerten sie, dass der Magnetrezeptor von Tauben sensitiv genug ist, diese Schwankungen wahrzunehmen. Schiffner & Wiltschko (2011) und auch Schiffner et al. (2011) ermittelten mit Hilfe von Verhaltensversuchen, dass Tauben bereits Änderungen im Bereich von 10 – 20 nT wahrnehmen können. Identische Versuche zum Auffinden magnetischer Anomalien wurden mit Enten (Freire et al. 2012) durchgeführt. Sie zeigten, dass Betäubung wie auch Durchtrennung des trigeminalen Nervs, der den Schnabel innerviert, eine Bevorzugung der magnetischen Anomalie zum Erliegen bringt. Injiziert man hingegen Kochsalzlösung, so sind die Enten weiterhin in der Lage, die magnetische Anomalie zu finden. Geht man davon aus, dass Hühner einen vergleichbaren Magnetsinn besitzen, so müssten sie in der Lage sein, ab Erreichen der Magnetspule eine Veränderung der Stärke des Magnetfeldes festzustellen, da der Anstieg der Stärke bis zur Mitte der Spule sehr steil ist. Haben die Tiere die Mitte der Spule erreicht, so dreht sich, bedingt durch die Magnetspule, die Inklination um.

Die Umkehrung der Inklination könnte auch durch die im Auge befindlichen cryptochromhaltigen Magnetrezeptoren wahrgenommen werden (Ritz et al. 2004, 2009; Thalau et al. 2005). Eine genaue Unterscheidung, welches der beiden Systeme im Zusammenhang mit den Hühnern beteiligt ist bzw. ob es ein Zusammenspiel beider Rezeptoren ist (Wiltschko & Wiltschko 2007), kann zu diesem Zeitpunkt noch nicht gesagt werden. Eine Beteiligung des Schnabels ist in jedem Fall sehr wahrscheinlich. Das zeigen Versuche mit Hühnern (Freire et al. 2011), bei denen das Kupieren der Schnäbel in den ersten Lebensstagen eine Auswirkung auf das Auffinden magnetischer Anomalien hatte. Sie waren nicht mehr in der Lage, diesen Versuch erfolgreich durchzuführen, sie konnten die Anomalie-Ecke nicht von den Kontrollecken unterscheiden.

Es bleibt festzustellen, dass in meinem Versuch mit beiden Hühnerrassen und mit intakten Schnäbeln eine Bevorzugung der Anomalie-Ecke erkennbar ist. Das spricht für eine gelungene Assoziation zwischen magnetischer Anomalie und Futter, unabhängig davon, welcher von beiden Rezeptoren beteiligt ist.

Betrachtet man nun die histologische Studie bezüglich des Magnetrezeptors im Oberschnabel, so kann man folgendes feststellen: Ab dem 10. Lebensstag könnten die Hühner in der Lage sein, die magnetische Anomalie zu finden. Die histologischen Befunde zeigen jedoch, dass zu

diesem Zeitpunkt noch keine eisenhaltigen Dendriten im Oberschnabel angelegt sind. Ab dem 12. Lebenstag sind einzelne eisenhaltige Nervenfortsätze identifiziert worden. Ich gehe davon aus, dass es bei Hühnern eine sehr individuelle Entwicklung gibt. Die untersuchten Schnäbel um den 12. Lebenstag zeigen hier Unterschiede in der Anzahl der eisenhaltigen Dendriten. Denkbar ist, dass erste fertige Dendriten bereits am 10. Lebenstag vorhanden sind. Da die Anomalie eine sehr starke Änderung des lokalen Feldes erzielt und die Hühner durch gezieltes Training auf diesen Reiz sensibilisiert wurden, gehe ich davon aus, dass bereits am 10. Lebenstag schon erste Informationen mit Hilfe des eisenhaltigen Magnetrezeptors im Oberschnabel wahrgenommen werden können. Als Verstärkung dieses Lern-Effekts könnte gewertet werden, dass in der Mitte der Spule, sobald die Hühner im Training am Futtertrog ankommen, sich auch die Inklination umdreht. Im Kapitel 3.1.1 „Cryptochrom-Expression im Auge der Hühnerküken“ wurde bereits beschrieben, dass die Hühner ab dem 5. Lebenstag einen entwickelten Magnetrezeptor aufweisen und die Verhaltensversuche aus Kapitel 3.3.2 „Prägung auf Magnetfeldreize“ zeigen, dass am 10. Lebenstag bereits Inklinationsänderungen wahrgenommen und verarbeitet werden können. Das Zusammenspiel der genannten Faktoren ist meiner Meinung nach unerlässlich, um diese Aufgabe lösen zu können.

4.3.2 Magnetische Reize in der Prägung

Während der ersten zwei Lebenstage ist für Prägungsobjekte die Sensitivität bei Hühnern am größten (Bateson 1966). In dieser Phase sind verschiedene Stimuli für die Prägung entscheidend, wie z.B. die Farbe (Salzen et al. 1971), Gerüche (Vallortigara & Andrew 1994) und die Art der Bewegung (Vallortigara et al. 2005). In diesem Alter können die Küken auch lernen zwischen verschiedenen auditorischen Signalen zu unterscheiden (Grier et al. 1967), die ihnen helfen, die Mutter zu erkennen (van Kampen & Bolhuis 1991). Das zeigt, dass die oben genannten unterschiedlichen Eigenschaften das Prägungsobjekt charakterisieren können. Diese Eigenschaften sind in der Natur wichtige Merkmale zum Erkennen der Mutter. Aus den Erkenntnissen der bisherigen Versuche zur Magnetwahrnehmung ergibt sich für mich die Frage, ob es möglich ist, diese Eigenschaften um einen magnetischen Stimulus, hier um den Stabmagneten, zu erweitern. Wäre dies möglich, könnten zur Magnetfeldwahrnehmung völlig neue bio-psychologische Testparadigmen entwickelt werden.

Dieser neue Versuchsansatz, wurde mit beiden Hühnerrassen durchgeführt. Im Kapitel 4.2.1 „Vergleich verschiedener Trainingsmethoden und die Auswirkungen auf das Lernvermögen

der Hühner“ wurde bereits gezeigt, dass das Training für den Ausgang der Versuche sehr entscheidend ist.

Fast 50% der Hühner wurden auf einen Magnetball geprägt, die verbleibende Gruppe auf einen Ball mit eingepasstem Messingstab. Die Ergebnisse lassen erkennen, dass die Hühner beider Rassen, wenn sie auf Bälle mit einem zusätzlichen magnetischen Stimulus geprägt waren, kein Interesse zeigten, sich diesem zuerst zu nähern oder länger dort zu verweilen. Es gibt keine Bevorzugung für den Ball mit bekanntem oder auch dem unbekanntem, zusätzlichen magnetischen Stimulus.

Es stellt sich nun die Frage, aus welchem Grund das Prägen auf magnetische Anomalien scheiterte. Sowohl Versuche mit Tauben (Mora et al. 2004; Thalau et al. 2007) als auch Versuche mit jungen Hühnern und Enten (Denzau et al. 2011; Freire et al. 2012) zeigen, dass Vögel in der Lage sind, magnetische Anomalien wahrzunehmen. Im Falle der Hühner ist eine Bevorzugung der magnetischen Anomalie nur zu erkennen, wenn diese mit Futter assoziiert ist (vgl. Kapitel 3.3.1 „Verknüpfungen einer magnetischen Anomalie mit Futter“). Das ist jedoch erst ab dem 10. Lebenstag möglich; am 9. Tag zeigten sie noch keine Bevorzugung der Anomalie-Ecken gegen die Kontrollecken.

Möglicherweise können die Hühner die magnetische Anomalie noch nicht richtig wahrnehmen. Vergleicht man diese Verhaltensdaten mit den histologischen Daten, so sieht man, dass die Entwicklung des Huhns kontinuierlich voranschreitet und am 12. Tag auch erste eisenhaltige Dendriten nachgewiesen werden können (vgl. Kapitel 3.1.2 „Entwicklung der eisenhaltigen Magnetrezeptoren im Oberschnabel“). Zwischen dem 5. und 12. Lebenstag findet eine Entwicklung im Schnabel statt, der Einbau der eisenhaltigen Partikel in die Nervenendigungen wird vollzogen. Es ist jedoch nicht nur die Ausbildung des Rezeptors entscheidend, auch die Verschaltungen im Gehirn müssen darauf ausgelegt sein, die Informationen verarbeiten zu können. Bereits in den Versuchen zur Ontogenie der Kompassorientierung (vgl. Kapitel 4.2.2 „Altersabhängige Nutzung des Magnetkompasses“), zeigte sich, dass das Vorhandensein des Rezeptors allein noch nicht ausreicht.

Zu beachten ist auch, dass der Reiz, der vom Stabmagneten ausgeht, ein anderer ist, als der der Magnetspule. Die Intensität verändert sich im Fall des Stabmagneten abrupt, der Anstieg der Intensität, den das Huhn auf den letzten Zentimetern wahrnimmt, ist bedeutend höher. Zudem hängt der mit dem Stabmagneten versehene Tischtennisball an einem

Nylonfaden. Berührt das Huhn den Ball, so schwingt dieser und mit ihm auch die Anomalie. Doch nicht nur die magnetische Intensität ist eine andere, auch die Änderung der Inklination ist nicht vergleichbar mit der der Spule. Nähert sich das Huhn nun mit dem Kopf dem Stabmagneten, so hängt es davon ab, auf welcher Höhe sich der Stabmagnet befindet. Je nachdem ob das Huhn einen der magnetischen Pole oder den Mittelpunkt berührt, erfährt es eine unterschiedliche Inklination. Bei der Magnetspule verhält es sich anders, sie bewegt sich nicht und erzeugt ein gleichmäßiges Feld, das sich zum Erdmagnetfeld hinzu addiert. Das Huhn ist in der Lage, die magnetischen Parameter wahrzunehmen und durch Training und Vorerfahrung lernt es, diese zu interpretieren.

Ein weiterer, bisher außer Acht gelassener Faktor ist, dass es sich bei diesem Versuchsansatz um Prägung auf einen magnetischen Reiz handelt. Wie bereits beschrieben, ist die Prägung am stärksten in den ersten zwei Lebenstagen (Bateson 1966). Betrachtet man den Rezeptor im Oberschnabel, so ist dieser zum Zeitpunkt der Prägung noch nicht fertig ausgebildet.

Der Rezeptor im Auge ist am ersten Lebenstag ebenfalls noch nicht entwickelt (vgl. Kapitel 3.1.1.2 „Cryptochrom 1a Expression bei Hühnern nach dem Schlupf“). Ginge man davon aus, dass innerhalb von 24 Stunden nach Schlupf Cryptochrom 1a in den Violett-Zapfen der Hühner exprimiert wäre, so könnte man noch nicht davon ausgehen, dass sie auch in der Lage wären, diese Magnetinformationen auch zu verarbeiten. Die vorliegenden Verhaltensdaten zeigen, dass zwischen Tag 5 bis 7 die Magnetrezeption über den Rezeptor im Auge noch nicht möglich ist (vgl. Kapitel 4.2.2 „Altersabhängige Nutzung des Magnetkompasses“).

Ich bin sicher, dass dieser Reiz für Hühner bei der Prägung nicht entscheidend ist. Sie können ihn noch nicht wahrnehmen, da die Rezeptoren noch nicht ausgebildet sind. Bis zum 5. Lebenstag ist es noch möglich, die Tiere auf einen beliebigen anderen Gegenstand oder ein Lebewesen umzuprägen (Rogers 1995), soweit er oder es die zu Beginn genannten Kriterien erfüllt. Doch selbst, wenn man zu diesem Zeitpunkt den Stabmagneten als Prägungsreiz dazu gäbe, so bin ich der Meinung, dass sie sich nicht darauf prägen ließen. Auch bis zu diesem Tag besitzen sie noch keinen entwickelten oder funktionierenden Magnetrezeptor zum Wahrnehmen der Intensität oder Inklination des Magnetfeldes.

Ein weiterer Aspekt ist, dass eine magnetische Anomalie im Zusammenhang mit der „Mutter“ einen sehr unnatürlichen Stimulus darstellt. Daher kann man nicht ausschließen, dass die Hühner, selbst wenn sie die Anomalie wahrnehmen könnten, die magnetische Anomalie nicht

als Eigenschaft der „Mutter“ annehmen würden. So überrascht es nicht, dass die Hühner den mit dem Stabmagneten versehenen Ball nicht bevorzugen.

4.4 Zusammenfassende Diskussion

4.4.1 Magnetrezeption bei Hühnern

Fasst man nun alle erhobenen Daten zusammen, so kann man folgende Aussage treffen: Hühner sind in der Lage, das Magnetfeld wahrzunehmen. Hierfür haben sie einerseits einen Magnetkompass im Auge zur Bestimmung der Richtung und andererseits einen Magnetrezeptor im Schnabel zur Wahrnehmung der Intensität. Der Rezeptor für den Magnetkompass ist histologisch ab dem 5. Lebenstag voll ausgebildet, jedoch vermutlich aufgrund von Verschaltungen im Gehirn und in Verbindung mit der Verhaltensontogenie erst ab dem 8. Lebenstag einsetzbar. Die eisenhaltigen Magnetrezeptoren im Schnabel beginnen sich erst ab 12 Tage nach dem Schlupf langsam auszubilden, allerdings können magnetische Anomalien bereits ab dem 10. Lebenstag wahrgenommen werden. Hierfür könnte ebenfalls auch der Magnetrezeptor im Auge mitverantwortlich sein. Bei den hier verwendeten magnetischen Anomalien kommt es in allen Fällen nicht nur zu einer Änderung der Intensität, sondern auch zu einer Änderung der Inklination. Bei den Futterdressur-Versuchen beinhaltet die Versuchsanordnung sogar eine Umkehrung der Inklination. Dass die Hühner auf die Änderung der Inklination und die damit verbundenen Richtungsänderungen reagieren, überrascht nicht, denn es ist ja bereits bekannt, dass der Magnetkompass der Hühner denen anderer Vögel entspricht (Wiltschko et al. 2007; Rogers et al. 2008)

Die Ergebnisse sind entsprechend den Versuchen zum Magnetkompass, die zuvor bei anderen Vögeln erhoben wurden, wie z.B. bei Tauben von Walcott & Green (1974), beim Sanderling, einer Watvogel-Art (Gundmunsson & Sandberg 2000) aber auch bei diversen Singvogelarten (zusammenfassend: Wiltschko & Wiltschko 1995). In den meisten Fällen legen die Tiere große Strecken zurück und sind nicht nur auf den Heimbereich beschränkt.

Rotkehlchen zum Beispiel besitzen ab dem ersten Herbstzug einen funktionierenden Magnetkompass und damit einen ebenso gut entwickelten Rezeptor dafür, die Zugstrecke bewältigen zu können (Wiltschko & Wiltschko 1972). Dass Hühner sich ebenfalls am Magnetfeld orientieren können, überrascht, wenn man ihre Lebensweise betrachtet und diese mit den zuvor genannten Vögeln vergleicht. Im Gegensatz zu diesen, legen sie keine großen

Strecken zurück und sind auch kaum noch in der Lage, zu fliegen (Hein 1961). Andererseits sind Tauben oder auch Zugvögel, die sich über weite Strecken orientieren müssen, um nach Hause bzw. in das Brut- oder Überwinterungsgebiet zu gelangen, unbedingt auf ein funktionierendes System zur Heimkehr angewiesen.

Es ergibt sich die Frage, ob dies bei Hühnern eine Eigenschaft ist, die unabhängig, also analog erworben wurde oder ob es homolog, also ursprünglich entstanden ist und im Laufe der Evolution beibehalten wurde. Im Fall des Magnetkompasses ist eher davon auszugehen, dass es eine homologe Entwicklung gab. Betrachtet man die Singvögel untereinander, so ist ihre Verwandtschaft noch relativ eng. Bezieht man die Hühner in den Vergleich ein, so ist erforscht, dass sie sich schon vor Beginn des Eozäns, d.h. vor mehr als 56 Millionen Jahren von den übrigen Vögeln abgespalten haben (Cooper & Penny 1997). Die hier verglichenen Ordnungen der Passeriformes, Galliformes und Columbiformes haben sich laut Ericson et al. (2006) schon in der Kreidezeit vor 70 Millionen Jahren getrennt.

Ein sehr naher Verwandter des Haushuhns ist die Wachtel (*Coturnix coturnix*). Sie gehört ebenfalls in die Familie der Phasianidae. Die Lebensweise dieser beiden Tiere unterscheidet sich jedoch beträchtlich. Das domestizierte Haushuhn lebt am Boden und fliegt kaum noch, die Wachtel hingegen ist ein Zugvogel und überwintert in Afrika (Hahn et al. 2009), auch häufig in Ägypten (Hoogstraal et al. 1964). Das zeigt, dass sehr nahe Verwandte des Haushuhns die Eigenschaften des Magnetkompasses ebenfalls haben und auch aktiv benutzen. Auch dieser Aspekt spricht eher für eine homologe Entwicklung.

Spätestens seit dem Beginn der Domestizierung der Hühner vor mehreren tausend Jahren (West & Zhou 1988), bestand für die Tiere immer weniger die Notwendigkeit, einen funktionierenden Magnetkompass zu besitzen. Schon vor 8000 Jahren begannen die Menschen Geflügel zu züchten und zu halten, z.B. aus religiösen Gründen als Opfertiere oder zur Dressur für Hahnenkämpfe (Yamada 1988; Fumihito et al. 1994). Das hatte zur Folge, dass sich die Tiere wenig oder kaum umherbewegen mussten oder auch konnten und daher das notwendige Training für die Orientierung sehr eingeschränkt war. Das deutet darauf hin, dass dies ein Relikt aus der Vorzeit ist, sich aber erstaunlicherweise diese Eigenschaft der Magnetorientierung bis heute erhalten hat.

Biochemische (Siegel et al. 1992; Yamashita et al. 1994) wie auch ökologische Studien (West & Zhou 1988, 1989) haben ergeben, dass das Bankivahuhn das ursprünglichste und der

einzigste Vorfahre der heute domestizierten Hühnerrassen ist. Durch Züchtungen für die Fleisch- und/oder Eierproduktion veränderte sich das „ursprüngliche“ Bankivahuhn entscheidend.

Eine weit verbreitete Züchtungsform ist die Rasse White Leghorn, die auch für die vorliegende Arbeit verwendet wurde. Im Vergleich zu dem „ursprünglichen“ Huhn hat diese eine erhöhte Legeleistung. Das Gewicht der Eier wie auch das des Zuchthuhns selbst, ist im Vergleich zum Bankivahuhn etwa doppelt so hoch (Kerje et al. 2003). Das Fressverhalten hat sich dahingehend entwickelt, dass im Verhältnis zum Körpergewicht weniger Futter benötigt wird. Das erklärt sich mit der eingeschränkten Aktivität. Die aufgenommene Energie wird eingespart und kommt der Brut zugute (Schütz & Jensen 2001). Da die Notwendigkeit sich zu orientieren, immer geringer und der Aktionsradius immer kleiner wird, ist es allerdings bemerkenswert, dass die Hühner die Eigenschaft der Magnetfeldwahrnehmung, noch nicht verloren haben.

Roth & Lind (2013) untersuchten die Sehleistung der verschiedenen Hühnerrassen und stellten fest, dass das Bankivahuhn in der Dämmerung deutlich besser sieht, als das White Leghorn Huhn. Bei der Anpassung der Sehleistung sind jedoch nur Größe und Proportionen des Auges von Bedeutung, nicht die darin vorhandenen Photorezeptoren. Trotzdem überrascht bei dieser allgemeinen Reduktion der Sehleistung, dass die Nutzung des Magnetkompasses, der ja im Auge lokalisiert ist, sich nicht ebenso zurückgebildet hat. Der Kompass muss demnach noch mindestens eine weitere Funktion haben, die vom Huhn wohl auch noch heute benötigt wird; z.B. auf kurzen Strecken, wie es bei den Verhaltensversuchen des Kapitels 4.2 „Verhaltensversuche zur Kompassorientierung“ beschrieben ist. Tauben z.B. haben hier den Vorteil, dass sie beim Aufsuchen ihres Heimbereichs fliegen und daher die Umgebung besser überblicken können. Sie können ab einer Entfernung von ca. 5 – 10 km (Michener & Walcott 1967) vor dem Schlag Landmarken, die sogenannte Mosaikkarte, benutzen und sind nicht mehr auf die reine Navigation mittels Magnet- bzw. Sonnenkompass angewiesen. Hühner dagegen haben durch die überwiegende Bewegung am Boden einen sehr eingeschränkten Sichtbereich, ihr ursprüngliches Lebensumfeld war der Urwald in Südost-Asien (Wood-Gush 1971). Es sind Fluchttiere, die sich gerne in der Vegetation verstecken und abends auf einem Ast im Baum schlafen (Hein 1961). Unter diesem Aspekt macht es durchaus Sinn, dass sie sich wegen des eingeschränkten Sichtbereichs mit Hilfe des Kompasses orientieren, wenn sie auf Futtersuche sind oder sich zurück zu ihrem Nest oder Schlafplatz bewegen. Aber andere

Kompasssysteme wie z.B. der Sonnenkompass wären im Urwald unter dichter Vegetation nicht sinnvoll, da der Blick zum Himmel meist verdeckt ist. Diese Orientierungsleistung zeigt sich schon kurz nach dem Schlupf der Hühner. Ab dem 8. Lebenstag laufen die Küken selbstständig umher (Rogers 1986) und entfernen sich auch schon von der Mutter. Auch auf solchen kurzen Strecken ist es hilfreich zu wissen, in welcher Richtung sich die Mutter befindet.

Die gezielte Züchtung auf Eierproduktion begann erst in den 1920er Jahren (Hein 1961). Man kann annehmen, dass sich seit diesem Zeitpunkt auch die Tierhaltung nochmals entscheidend verändert hat. Die Tiere, die wahrscheinlich bis zu diesem Zeitpunkt gewissermaßen freilaufend waren, benötigten Orientierungshilfen dringender als unsere heutigen Nutztiere. Erst durch das gezielte Einsperren in Stallungen und Käfigen wird die Funktion des Magnetkompasses immer weniger notwendig. Diese Art der Tierhaltung hat jedoch erst vor weniger als 100 Jahren begonnen, im Vergleich dazu begann die Domestizierung bereits vor mehreren tausend Jahren. Ich kann mir vorstellen, dass sich die Nutzung des Magnetkompasses bei den Hühnern auf lange Frist zurückentwickeln wird.

Die Möglichkeit Intensitätsänderungen wahrnehmen zu können, scheint ebenfalls erhalten geblieben zu sein. Die durchgeführten Versuche und das Vorhandensein magnetit-haltiger Rezeptoren im Oberschnabel sprechen deutlich dafür. Die Funktion, die dieser Magnetsinn für die Vögel hat, ist nicht leicht erklärbar.

Das Kartensystem bietet Vögeln aufgrund von erlernten Gradienten die Möglichkeit, auch weit entfernt vom Heimatort zu bestimmen, wo Heim liegt und gezielt dorthin zu fliegen. Kommen sie in die Nähe des Heimbereichs, wo Faktoren wie z.B. die Magnetintensität, keinen großen Unterschied zum Heimatort mehr darstellt, so nutzen sie eine weitere Karte, die Mosaikkarte (Wallraff 1974). Sie bezieht sich auf Landmarken um den Heimbereich herum und Michener & Walcott (1967) nahmen an, dass diese Karte einen Bereich von 5 – 10 km umfasst. Betrachtet man nun die Lebensweise der Hühner, muss man davon ausgehen, dass sie sich hauptsächlich im Heimbereich aufhalten und deshalb die Mosaikkarte sehr gut ausgeprägt ist. Setzt man die Funktionsweisen dieser Karten allerdings in Bezug zu ihrem natürlichen Lebensraum, so sind dabei deutliche Schwierigkeiten zu erkennen. Wenn man die ursprüngliche Verbreitung der Hühner betrachtet, so lebten diese im Urwald in Südost-Asien (Wood-Gush 1971). Die eingeschränkte Flugfähigkeit gab diesen Tieren auch nur eine eingeschränkte Sicht auf die Umgebung, somit war die Mosaikkarte nur bedingt nutzbar. Geht

man also davon aus, dass die Tiere die Intensität des Magnetfelds als Kartenfaktor benutzten, so ist folgendes festzuhalten:

Das Magnetfeld ändert sich in Mitteleuropa nur um 2.5 nT/km (Wiltschko et al. 2010). Bedenkt man nun, dass das Huhn einen Aktionsradius von ca. 2 km hat, so ändert sich das Magnetfeld jedoch nur um 5 nT zum ursprünglichen Ausgangsort. Welche Intensitätsänderungen bei Hühnern wahrgenommen werden können, wurde bisher nicht erforscht. Zieht man jedoch Tauben zum Vergleich heran, die Änderungen von 10 – 20 nT wahrnehmen können, so müsste das Huhn in Mitteleuropa mindestens 4 – 8 km zurücklegen, um eine merkliche Intensitätsänderung zu erfahren. Solche großen Distanzen sind sehr unwahrscheinlich für ein domestiziertes Huhn, sie sind eher für ein wild lebendes Huhn realistisch. Eine weitere Überlegung ist, dass Hühner über einen sensitiveren Mechanismus verfügen müssen, um bereits kleinere Änderungen wahrnehmen zu können. Magnetische Stimuli sind sehr ungewöhnlich; in der Natur und treten sie nur im Zusammenhang mit Orientierung auf. Für Futter- und Nestsuche oder für das Auffinden der Artgenossen sind sie ungeeignet. Vermutlich ist das Wahrnehmen der Intensitätsänderungen beim Huhn ein phylogenetisches Relikt und hat heute keine entscheidende Bedeutung mehr im Leben eines Huhns.

Vergleicht man die Hühner mit anderen Vögeln, so benutzen alle denselben Mechanismus zur Magnetwahrnehmung. Vergleicht man nun die Mechanismen mit anderen Tieren oder Tiergruppen, so fallen hier deutliche Unterschiede auf.

4.5 Vergleich mit anderen Vertebraten mit ähnlicher Lebensweise

Hühner sind unter den Vögeln eine der wenigen Arten, die sich kaum noch fliegend fortbewegen. Sie sind auf einem bestimmten Radius zur Futtersuche um ihr Heim herum unterwegs und weit entfernte Ziele, wie von den Zugvögeln bekannt, werden von ihnen nicht aufgesucht. Schaut man sich im Tierreich um, so gibt es neben den Vögeln noch weitere Vertebraten, die ebenfalls nur kurze Entfernungen um ihren Heimbereich herum zurücklegen. Doch wie orientieren sich diese Tiere, nur an Landmarken oder auch am Magnetfeld?

Betrachtet man beispielhaft die Graumulle (*Cryptomys hottentotus*), so ist hier eindeutig, dass es wenig Sinn macht, bei ihnen von einer Orientierung mit Landmarken oder eines Sonnen- oder Sternenkompasses auszugehen. Die Graumulle leben größtenteils unter der Erde; sie bauen ihre Gänge und verlassen diese nur, wenn es absolut notwendig ist (Macdonald 2001).

Sie haben stark reduzierte Augen und sind spezialisiert auf das Sehen von Hell und Dunkel, jedoch nicht auf Objekterkennung (Cernuda-Cernuda et al. 2003). Es muss also ein anderes System geben, mit dem sie sich orientieren können. Bereits Marhold et al. (1997a) zeigten, dass diese unterirdisch lebenden Tiere ebenfalls in der Lage sind, das Magnetfeld wahrzunehmen und sich an ihm zu orientieren. Sie fanden heraus, dass Graumulle ihr Nest innerhalb des Baus bevorzugt in einer bestimmten Himmelsrichtung (Süd) bauen. Es ist unbestimmt, ob hier der identische, von Vögeln bekannte Mechanismus angewandt wird, um sich in diese Richtung zu orientieren. Da Vögel einen Inklinationskompass besitzen, veränderte man auch bei Graumullen im Versuch die Inklination des umgebenden Feldes, doch es trat keine Reaktion auf. Bei Umkehrung der Polarität hingegen, passten sie ihr Nestbauverhalten entsprechend an, sie bauten das Nest in entgegengesetzter Richtung (Marhold et al. 1997a).

Hier wird deutlich, dass Tiere zwei verschiedene Komponenten des Magnetfeldvektors benutzen können, Inklination oder Polarität. Ein weiterer bedeutender Unterschied besteht darin, dass Vögel einen lichtabhängigen Magnetkompass besitzen (Wiltschko & Wiltschko 1981). Für Tiere dagegen, die unter der Erde in völliger Dunkelheit leben, wäre diese Art des Kompasses nicht von Vorteil. Kimchi & Terkel (2001) zeigten z.B., dass der Kompass der Graumulle nicht lichtabhängig ist. Man kann also nicht davon ausgehen, dass es derselbe Mechanismus ist, der auch bei Vögeln vorherrscht, daher war auch die Orientierung der Graumulle nicht mit Hilfe von Hochfrequenzfelder störbar (Thalau et al. 2006), die Tiere bevorzugten weiterhin beim Nestbau die südliche Richtung. Setzt man sie vor dem Test einem starken Puls aus, so verschiebt sich ihre bevorzugte Nestbaurichtung. Diese Eigenschaften lassen auf einen Magnetit-basierten Kompass schließen. (Marhold et al. 1997b).

Einen Vergleich der Hühner mit den Graumullen kann man heranziehen, da es sich hier in beiden Fällen um Tiere handelt, die bevorzugt am Boden leben und nur einen gewissen Aktionsradius um das Nest haben. Es zeigt sich auch, dass beide zur Orientierung das Magnetfeld nutzen, aber dass der zugrundeliegende Mechanismus zur Magnetfeldwahrnehmung sich nicht entspricht.

Hängt das nun damit zusammen, dass Mulle hauptsächlich unterirdisch leben und deshalb den lichtabhängigen Magnetkompass nicht mehr nutzen können?

Ein weiterer untersuchter Vertreter der Vertebraten ist die Fledermaus. Betrachtet man ihre Lebensweise, so entspricht diese eher der einer Taube. Im Gegensatz zur Taube ist sie selten

am Tag, sondern fast ausschließlich in der Nacht unterwegs. Jedoch bewegt sie sich zur Futtersuche auch in ihrem Heimbereich, kehrt aber zum Schlafen an ihren angestammten Ort zurück.

Holland et al. (2006) fanden heraus, dass Fledermäuse ebenfalls in der Lage, sind einen Magnetkompass zu benutzen. Untersuchungen bezüglich der Wirkungsweise zeigten, dass es sich hier auch um einen Polaritäts- und nicht um einen Inklinationskompass handelt (Wang et al. 2007). Kehrt man die Polarität um, so reagieren die Tiere entsprechend. Sie hängen sich zum Schlafen bevorzugt in der gegenüberliegenden Richtung auf, benutzen also entsprechend die Polarität für die Richtungsbestimmung. Hier geht es ebenfalls um einen durch Puls störbaren Prozess, der folglich auf Magnetit basiert (Holland et al. 2008). Betrachtet man die Eigenschaften des Kompasses so sieht man, dass sie denen der Mulle entsprechen, obwohl sie eine völlig unterschiedliche Lebensweise haben. Ihre Gemeinsamkeit ist, dass beides Säugetiere sind.

Auch andere Vertebraten, wie z.B. Fische benutzen das Magnetfeld zur Orientierung. Versuche hierzu zeigten, dass auch hier an der Wahrnehmung des Magnetfelds das trigeminale System beteiligt ist. Über dieses System können ebenfalls Intensitätsunterschiede wahrgenommen werden (Walker et al. 1997). Eine histologische Studie zu diesem Thema (Eder et al. 2012) zeigt, dass sich Eisenteile im Riechepithel der Fische befinden. Es handelt sich hier um Single-Domain Magnetit, das an Membranen assoziiert ist (Diebel et al. 2000; Eder et al. 2012).

Ein weiterer Vertreter der Vertebraten, der im Wasser lebt, ist die Schildkröte (*Caretta caretta*). Sie hat eine gänzlich andere Lebensweise, als die bisher genannten Tiere. Auch sie legt große Entfernungen zurück und findet dennoch immer wieder an den Strand zurück, wo sie einst geschlüpft ist. Die Schildkröte ist in der Lage, das Magnetfeld zur Orientierung zu benutzen (Lohmann 1991). Versuche, die den Wirkmechanismus betreffen, haben ergeben, dass es sich hierbei auch um einen Inklinationskompass handelt (Light et al. 1993). Allerdings unterscheidet sich dieser von dem, bei den Vögeln vorherrschenden Mechanismus, er ist bei der Schildkröte nicht lichtabhängig (Lohmann & Lohmann 1993).

Die genannten Tiere haben alle sehr unterschiedliche Lebensweisen und trotzdem ist ihnen gemein, dass sie das Magnetfeld zur Orientierung nutzen. Die Möglichkeiten der Magnetfeldwahrnehmung entsprechen sich jedoch nicht. Vergleicht man die Lebensweise der Tiere, so kann man keinen einheitlichen Mechanismus bei Tieren erkennen, die einerseits nur

kurze Distanzen zurücklegen und bei Tieren, die andererseits große Entfernungen bewältigen müssen (Zugvögel). Vergleicht man hingegen die Orientierungsmechanismen der verschiedenen Tiergruppen untereinander, so ist festzustellen, dass sowohl die bisher untersuchten Säugetiere über einen einheitlichen Mechanismus verfügen (z.B. Graumulle: Marhold et al. 1997b, Fledermäuse: Wang et al. 2007) als auch Vögel untereinander ein einheitliches System zur Wahrnehmung des Magnetfeldes haben.

Abschließend kann man sagen, dass allen untersuchten Tieren - obwohl sie verschiedene Mechanismen nutzen - gemeinsam ist, dass sie das Magnetfeld wahrnehmen und es für ihre unterschiedlichsten Lebens- und Überlebenssituationen im unmittelbaren Umfeld wie auch über große Entfernungen nutzen zu können.

5 Zusammenfassung

Wie andere Vögel auch, verfügen Hühner über zwei verschiedene Magnetfeldrezeptoren. In der vorliegenden Arbeit werden diese beiden Rezeptoren, vor allem unter dem Aspekt Verhaltensontogenie eingehender untersucht. Meine Ergebnisse werden durch histologische Untersuchungen gestützt.

Ich untersuchte zwei Hühnerrassen, einen braunen und einen weißen Legehuhn Stamm. Mit der Standardmethode konnte ich die Befunde der Literatur bestätigen.

Zur Untersuchung des Magnetkompasses im Auge, habe ich Hühner darauf trainiert einen roten Tischtennisball, auf den sie geprägt wurden, in einer bestimmten magnetischen Richtung zu suchen. Im „unbelohnten“ Test ist das Magnetfeld um 90 Grad gedreht, so dass der magnetische Norden nun im geographischen Osten liegt. Die braunen Hühner benutzen den Magnetkompass zum Lösen der gestellten Aufgabe, die weißen Hühner wählen zufällig eine Richtung. Eine Veränderung der Trainingsmethode, ein Training im gedrehten Magnetfeld und eine „Bestrafung“, haben das Ergebnis verändert. Die weißen Hühner sind nun in der Lage, die magnetisch richtige Richtung zu finden, die braunen Hühner reagieren verängstigt und wählen nur zufällig eine Richtung. Beide Hühnerrassen können also - unter verschiedenen Voraussetzungen - einen magnetischen Kompass für die Orientierung benutzen. Die histologische Betrachtung des Magnetrezeptors lässt keine Unterschiede in der Expression des Magnetrezeptormoleküls Cryptochrom 1a erkennen.

Diese Versuche wurden mit Hühnern ab dem 10. Lebenstag durchgeführt. Mein weiterer Versuchsansatz war, braune Hühner bereits ab dem 5. Lebenstag zu testen. Die Ergebnisse zeigen, dass eine Orientierung anhand des Magnetkompasses erst ab dem 8. Lebenstag möglich ist. Versuche am 5., 6. und 7. Lebenstag ergeben jeweils eine zufällige Verteilung. Erwartet habe ich, dass diese Tiere bei weiteren Tests auch 7 Tage später den Magnetkompass benutzen können. Jedoch haben sie sich nicht wie erwartet verhalten. Küken, denen die Aufgabe zum Zeitpunkt gestellt wurde, an dem sie den Magnetkompass noch nicht benutzen können, erlernen diese Fähigkeit auch später nicht mehr, Tiere hingegen, die ab dem 8. Lebenstag darauf trainiert wurden, können diesen auch 7 Tage später noch nutzen.

Histologische Untersuchungen des Magnetfeldrezeptors im Auge der Hühner ergaben, dass Cryptochrom 1a am Tag des Schlupfs in braunen Hühnern noch nicht exprimiert ist.

Am 5. Lebenstag, zum Zeitpunkt erster Verhaltensversuche, ist es bereits in den Violett-Zapfen vorhanden. Das Scheitern der Dressurversuche zwischen dem 5. bis 7. Lebenstag ist also nicht auf den noch unvollständig ausgebildeten Magnetrezeptor zurückzuführen.

Die Versuche zur Wahrnehmung magnetischer Anomalien habe ich mit Hilfe von Futterdressuren durchgeführt. Küken wurden darauf trainiert, eine magnetische Anomalie - erzeugt durch eine kleine Magnetspule - mit Futter zu assoziieren. Beide getesteten Hühnerrassen zeigten, dass sie in der Lage sind, ab dem 10. Lebenstag eine magnetische Anomalie mit Futter zu verknüpfen und diese auch gezielt aufzusuchen.

Ein weiterer Versuch bestand darin, Hühner auf einen roten Ball mit einem eingeschlossenen Stabmagneten zu prägen. Im Versuch konnten die Tiere sowohl den Ball mit dem eingeschlossenen Magneten als auch den Ball mit dem eingeschlossenen Messingstab wählen. Die Prägung als solche ist gelungen: Die Tiere wählten zielsicher einen Ball aus, jedoch war es für sie nicht entscheidend, ob dieser den Messingstab oder den Magnetstab enthielt.

Die histologische Betrachtung des Rezeptors im Oberschnabel ergab, dass eisenhaltige Dendriten vor dem 12. Lebenstag nicht ausgebildet sind. Bis dahin sind nur Makrophagen im Gewebe des Oberschnabels eingelagert. Erste eisenhaltige Dendriten sind am 12. Lebenstag nachweisbar und die Anzahl nimmt bis zum 21. Lebenstag zu.

Setzt man nun Verhaltensversuche und Histologie in Bezug, so kann man annehmen, dass die Prägung auf magnetische Reize nicht funktionieren kann. Sowohl der Rezeptor im Auge als auch im Schnabel sind zum Zeitpunkt der stärksten Prägung, also am 1. und 2. Lebenstag, noch nicht ausgebildet. Das Erkennen einer magnetischen Anomalie ist ab dem 10. Lebenstag erst möglich, wenn sich vermutlich erste eisenhaltige Rezeptoren ausbilden. Da eine magnetische Anomalie nicht nur die Stärke des Magnetfeldes ändert, sondern auch deren Richtung, könnte man erwarten, dass hier die Rezeptoren im Auge beteiligt sein könnten, da diese ebenfalls am 10. Lebenstag bereits entwickelt und funktionstüchtig sind.

Zusammenfassend kann man sagen: Hühner sind in der Lage, ab dem 8. Lebenstag einen magnetischen Kompass zu benutzen. Ab dem 10. Lebenstag können sie auch magnetische Anomalien erkennen. Beide Rezeptoren sind bei Schlupf noch nicht voll ausgebildet und benötigen eine Entwicklung von einigen Tagen, um funktionieren zu können.

6 Verzeichnisse

6.1 Literaturverzeichnis

- Agnvall, B., Jöngren, M., Strandberg, E. & Jensen, P.** 2012. Heritability and genetic correlations of fear-related behaviour in Red Junglefowl-possible implications for early domestication. *PloS one*, **7**, e35162.
- Ahmad, M. & Cashmore, A. R.** 1993. HY4 gene of *A. thaliana* encodes a protein with characteristics of a blue-light photoreceptor. *Nature*, **366**, 162–166.
- Bailey, M. J., Chong, N. W., Xiong, J. & Cassone, V. M.** 2002. Chickens' Cry2: molecular analysis of an avian cryptochrome in retinal and pineal photoreceptors. *FEBS Letters*, **513**, 160–174.
- Bateson, P.** 1966. The characteristics and context of imprinting. *Biological Reviews*, **41**, 177–211.
- Bateson, P. P. G. & Jaeckel, J. B.** 1976. Chicks' preferences for familiar and novel conspicuous objects after different periods of exposure. *Animal Behaviour*, **24**, 386–390.
- Beason, R. C. & Semm, P.** 1987. Magnetic responses of the trigeminal nerve system of the bobolink (*Dolichonyx oryzivorus*). *Neuroscience Letters*, **80**, 229–234.
- Beason, R. & Semm, P.** 1996. Does the avian ophthalmic nerve carry magnetic navigational information? *The Journal of experimental biology*, **199**, 1241–4.
- Bierschenk, F., Gerth, C., Münter, R. & Nordhues, P.** 1995. *Hühner und Puten*. 4. Auflage edn. Münster-Hiltrup: Landwirtschaftsverlag.
- Biskup, T., Schleicher, E., Okafuji, A., Link, G., Hitomi, K., Getzoff, E. D. & Weber, S.** 2009. Direct observation of a photo-induced radical pair in a cryptochrome blue-light photoreceptor. *Angewandte Chemie International Edition*, **48**, 404–407.
- Bolhuis, J. & Bateson, P.** 1990. The importance of being first: a primacy effect in filial imprinting. *Animal Behaviour*, **40**, 472–483.
- Broom, D.** 1968. Behaviour of undisturbed 1- to 10-day old chicks in different rearing conditions. *Developmental Psychobiology*, **1**, 287–295.
- Campler, M., Jöngren, M. & Jensen, P.** 2009. Fearfulness in red junglefowl and domesticated White Leghorn chickens. *Behavioural processes*, **81**, 39–43.

- Cernuda-Cernuda, R., Garcia-Fernandez, J. M., Gordijn, M. C. M., Bovee-Geurts, P. H. M. & DeGrip, W. J.** 2003. The eye of the african mole-rat *Cryptomys anselli*: to see or not to see? *European Journal of Neuroscience*, **17**, 709–720.
- Cooper, A. & Penny, D.** 1997. Mass survival of birds across the Cretaceous-Tertiary boundary: molecular evidence. *Science*, **275**, 1109–13.
- Davila, A. F., Winklhofer, M., Shcherbakov, V. P. & Petersen, N.** 2005. Magnetic pulse affects a putative magnetoreceptor mechanism. *Biophysical Journal*, **89**, 56–63.
- Delius, J. D. & Emmerton, J.** 1978. Stimulus-dependent asymmetry in classical and instrumental discrimination learning by pigeons. *The Psychological Record*, **28**, 425–434.
- Dennis, T. E., Rayner, M. J. & Walker, M. M.** 2007. Evidence that pigeons orient to geomagnetic intensity during homing. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **274**, 1153–8.
- Denzau, S., Kuriakose, D., Freire, R., Munro, U. & Wiltschko, W.** 2011. Conditioning domestic chickens to a magnetic anomaly. *Journal of comparative physiology. A, Neuroethology, sensory, neural, and behavioral physiology*, **197**, 1137–41.
- Denzau, S., Nießner, C., Wiltschko, R. & Wiltschko, W.** 2013a. Different responses of two strains of chickens to different training procedures for magnetic directions. *Animal cognition*, **16**, 395–403.
- Denzau, S., Nießner, C., Rogers, L. J. & Wiltschko, W.** 2013b. Ontogenetic development of magnetic compass orientation in domestic chickens (*Gallus gallus*). *The Journal of experimental biology*, **216**, 3143–7.
- Deutschlander, M., Freake, M. J., Borland, S. C., Phillips, J. B., Madden, R., Anderson, L. & Wilson, B.** 2003. Learned magnetic compass orientation by the Siberian hamster, *Phodopus sungorus*. *Animal Behaviour*, **65**, 779–786.
- Dharmaretnam, M. & Andrew, R. J.** 1994. Age- and stimulus-specific effects on use of right and left eyes by the domestic chick. *Animal Behaviour*, **48**, 1395 – 1406.
- Diebel, C. E., Proksch, R., Green, C. R., Neilson, P. & Walker, M. M.** 2000. Magnetite defines a vertebrate magnetoreceptor. *Nature*, **406**, 299–302.
- Dubbeldam, J.** 1998. The sensory trigeminal system in birds: input, organization and effects of peripheral damage. A review. *Archives of physiology and biochemistry*, **106**, 338–345.
- Dubbeldam, J. L., De Bakker, M. a & Bout, R. G.** 1995. The composition of trigeminal nerve branches in normal adult chickens and after debeaking at different ages. *Journal of anatomy*, **186**, 619–27.

- Eder, S., Cadiou, H., Muhamad, A., McNaughton, P. A., Kirschvink, J. L. & Winklhofer, M.** 2012. Magnetic characterization of isolated candidate vertebrate magnetoreceptor cells. *PNAS*, **109**, 12022–12027.
- Emlen, S. T.** 1967. Migratory orientation in the indigo bunting *Passerina cyanea*. *The Auk*, **84**, 463–489.
- Ericson, P. G. P., Anderson, C. L., Britton, T., Elzanowski, A., Johansson, U. S., Källersjö, M., Ohlson, J. I., Parsons, T. J., Zuccon, D. & Mayr, G.** 2006. Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. *Biology letters*, **2**, 543–7.
- Falkenberg, G., Fleissner, G., Schuchardt, K., Kuehbacher, M., Thalau, P., Mouritsen, H., Heyers, D., Wellenreuther, G. & Fleissner, G.** 2010. Avian magnetoreception: elaborate iron mineral containing dendrites in the upper beak seem to be a common feature of birds. *PLoS ONE*, **5**, e9231.
- Fleissner, G., Holtkamp-Rötzler, E., Hanzlik, M., Winklhofer, M., Fleissner, G., Petersen, N. & Wiltshko, W.** 2003. Ultrastructural analysis of a putative magnetoreceptor in the beak of homing pigeons. *Journal of Comparative Neurology*, **458**, 350–360.
- Fleissner, G., Stahl, B., Thalau, P., Falkenberg, G. & Fleissner, G.** 2007. A novel concept of Fe-mineral-based magnetoreception: histological and physicochemical data from the upper beak of homing pigeons. *Die Naturwissenschaften*, **94**, 631–642.
- Freire, R. & Birch, T. E.** 2010. Conditioning to magnetic direction in the Pekin duck (*Anas platyrhynchos domestica*). *The Journal of experimental biology*, **213**, 3423–6.
- Freire, R., Munro, U. H., Rogers, L. J., Wiltshko, R. & Wiltshko, W.** 2005. Chickens orient using a magnetic compass. *Current Biology*, **15**, R620–R621.
- Freire, R., Munro, U., Rogers, L. J., Sagasser, S., Wiltshko, R. & Wiltshko, W.** 2008. Different responses in two strains of chickens (*Gallus gallus*) in a magnetic orientation test. *Animal Cognition*, **11**, 547–552.
- Freire, R., Eastwood, M. a & Joyce, M.** 2011. Minor beak trimming in chickens leads to loss of mechanoreception and magnetoreception. *Journal of animal science*, **89**, 1201–6.
- Freire, R., Dunston, E., Fowler, E. M., McKenzie, G. L., Quinn, C. T. & Michelsen, J.** 2012. Conditioned response to a magnetic anomaly in the Pekin duck (*Anas platyrhynchos domestica*) involves the trigeminal nerve. *The Journal of experimental biology*, **215**, 2399–404.
- Fumihito, a, Miyake, T., Sumi, S., Takada, M., Ohno, S. & Kondo, N.** 1994. One subspecies of the red junglefowl (*Gallus gallus gallus*) suffices as the matriarchic ancestor of all domestic breeds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **91**, 12505–9.

- Fumihito, A., Miyake, T., Takada, M., Shingu, R., Endo, T., Gojobori, T., Kondo, N. & Ohno, S.** 1996. Monophyletic origin and unique dispersal patterns of domestic fowls. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **93**, 6792–5.
- Gagliardo, A., Ioalè, P., Savini, M. & Wild, M.** 2009. Navigational abilities of adult and experienced homing pigeons deprived of olfactory or trigeminally mediated magnetic information. *Journal of experimental ... Biology*, **212**, 3119–3124.
- Gagliardo, A., Ioalè, P., Filannino, C. & Wikelski, M.** 2011. Homing pigeons only navigate in air with intact environmental odours: a test of the olfactory activation hypothesis with GPS data loggers. *PloS one*, **6**, e22385.
- Ganz, T.** 2012. Macrophages and systemic iron homeostasis. *Journal of innate immunity*, **4**, 446–53.
- Gehring, D., Wiltschko, W., Güntürkün, O., Denzau, S. & Wiltschko, R.** 2012. Development of lateralization of the magnetic compass in a migratory bird. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **279**, 4230–5.
- Gibbs, M. E., Johnston, A. N. B., Mileusnic, R. & Crowe, S. F.** 2008. A comparison of protocols for passive and discriminative avoidance learning tasks in the domestic chick. *Brain research bulletin*, **76**, 198–207.
- Gier, J. B., Counter, S. A. & Shearer, W. M.** 1967. Prenatal auditory imprinting in chickens. *Science*, **155**, 1692–1693.
- Giovani, B., Byrdin, M., Ahmad, M. & Brettel, K.** 2003. Light-induced electron transfer in a cryptochrome blue-light photoreceptor. *Nature structural biology*, **10**, 489–90.
- Grier, J., Counter, S. & Shearer, W.** 1967. Prenatal Auditory Imprinting in Chickens. *Science (New York, N.Y.)*, **155**, 1692–3.
- Gundmunsson, G. A. & Sandberg, R.** 2000. Sanderlings (*Calidris alba*) have a magnetic compass: orientation experiments during spring migration in Iceland. *Journal of Experimental Biology*, **203**, 3137–3144.
- Gutenberg, B. & Richter, C. F.** 1938. P' and the Earth's Core. *Geophysical Journal International*, **4**, 363–372.
- Haak, V., Maus, S., Korte, M. & Lühr, H.** 2003. Das Erdmagnetfeld – Beobachtung und Überwachung. *Physik in unserer Zeit*, **34**, 218–224.
- Hagstrum, J. T.** 2000. Perspective infrasound and the avian navigational map. *Journal of experimental Biology*, **203**, 1103–1111.
- Hahn, S., Bauer, S. & Liechti, F.** 2009. The natural link between Europe and Africa - 2.1 billion birds on migration. *Oikos*, **118**, 624–626.

- Hanzlik, M., Heunemann, C., Holtkamp-Rötzler, E., Winklhofer, M., Petersen, N. & Fleissner, G.** 2000. Superparamagnetic magnetite in the upper beak tissue of homing pigeons. *Biometals : an international journal on the role of metal ions in biology, biochemistry, and medicine*, **13**, 325–31.
- Haque, R., Chaurasia, S. S., Wessel, J. H. & Iuvone, P. M.** 2002. Dual regulation of cryptochrome 1 mRNA expression in chicken retina by light and circadian oscillators. *Neuroreport*, **13**, 2247–51.
- Harry, G. J.** 2013. Microglia during development and aging. *Pharmacology & Therapeutics*,
- Hein, L.** 1961. *Die neue Brehm-Bücherei: Unser Haushuhn*. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen.
- Hein, C. M., Engels, S., Kishkinev, D. & Mouritsen, H.** 2011. Robins have a magnetic compass in both eyes. *Nature*, **471**, E11–E13.
- Hemmi, J. M. & Grünert, U.** 1999. Distribution of photoreceptor types in the retina of a marsupial, the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *Visual Neuroscience*, **16**, 291–302.
- Hess, E. H.** 1959. Two conditions limiting critical age for imprinting. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **52**, 515–518.
- Heyers, D., Manns, M., Luksch, H., Güntürkün, O. & Mouritsen, H.** 2007. A visual pathway links brain structures active during magnetic compass orientation in migratory birds. *PLoS ONE*, **2**, e937.
- Heyers, D., Zapka, M., Hoffmeister, M., Wild, J. M. & Mouritsen, H.** 2010. Magnetic field changes activate the trigeminal brainstem complex in a migratory bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **107**, 9394–9.
- Holland, R. A. & Helm, B.** 2013. A strong magnetic pulse affects the precision of departure direction of naturally migrating adult but not juvenile birds. *Journal of the Royal Society, Interface / the Royal Society*, **10**, 20121047.
- Holland, R. A., Thorup, K., Vonhof, M. J., Cochran, W. W. & Wikelski, M.** 2006. Bat orientation using Earth ' s magnetic field. *Nature*, **444**, 702.
- Holland, R. a, Kirschvink, J. L., Doak, T. G. & Wikelski, M.** 2008. Bats use magnetite to detect the earth ' s magnetic field. *PLoS ONE*, **3**, e1676.
- Holtkamp-Rötzler, E., Fleissner, G., Hanzlik, M., Wiltschko, W. & Petersen, N.** 1997. Mechanoreceptors in the upper beak of homing pigeons (*Columba livia*) as putative structural candidates for magnetoreception. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, **90**, 290.

- Hoogstraal, H., Traylor, M. A., Gaber, S., Malakatis, G., Guindy, E. & Helmy, I.** 1964. Ticks (Ixodidae) on migrating birds in Egypt, spring and fall 1962. *Bulletin of the World Health Organization*, **30**, 355–67.
- Jorge, P. E., Marques, P. a M. & Phillips, J. B.** 2010. Activational effects of odours on avian navigation. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **277**, 45–9.
- Keary, N. & Bischof, H.-J.** 2012. Activation changes in zebra finch (*Taeniopygia guttata*) brain areas evoked by alterations of the earth magnetic field. *PloS ONE*, **7**, e38697.
- Keary, N., Ruploh, T., Voss, J., Thalau, P., Wiltchko, R., Wiltchko, W. & Bischof, H.-J.** 2009. Oscillating magnetic field disrupts magnetic orientation in Zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Frontiers in Zoology*, **6**, 25.
- Keeton, W. T., Larkin, T. S. & Windsor, D. M.** 1974. Normal fluctuations in the earth's magnetic field influence pigeon orientation. *Journal Of Comparative Physiology A*, **95**, 95–103.
- Kerje, S., Carlborg, O., Jacobsson, L., Schütz, K., Hartmann, C., Jensen, P. & Andersson, L.** 2003. The twofold difference in adult size between the red junglefowl and White Leghorn chickens is largely explained by a limited number of QTLs. *Animal genetics*, **34**, 264–74.
- Kimchi, T. & Terkel, J.** 2001. Magnetic compass orientation in the blind mole rat *Spalax ehrenbergi*. *The Journal of experimental Biology*, **204**, 751–8.
- King, A. S. & McLelland, J.** 1978. *Anatomie der Vögel*. Eugen Ulmer GmbH, Stuttgart.
- Kirschvink, J. L. & Gould, J. L.** 1981. Biogenetic magnetite as a basis for magnetic field detection in animals. *BioSystems*, **13**, 181–201.
- Kirschvink, J. L. & Walker, M. M.** 1985. Particle-size considerations for magnetite-based magnetoreceptors. In: *Kirschvink J. L., Jones D. S., MacFadden B. J. (Eds.): Magnetite Biomineralization and Magnetoreception in Organisms*, Plenum Press, New York, London.
- Kirschvink, J. L., Jones, D. S. & MacFadden, B. J.** 1985. *Magnetite Biomineralization and Magnetoreception in Organisms*. New York, London. Plenum Press.
- Kovach, J. K.** 1971. Effectiveness of Different Colors in the Elicitation and Development of Approach Behavior in Chicks. *Behaviour*, **38**, 154–168.
- Kramer, G.** 1950. Weitere Analyse der Faktoren, welche die Zugaktivität des gekäfigten Vogels orientieren. *Naturwissenschaften*, **37**, 377–378.
- Kramer, G.** 1953. Wird die Sonnenhöhe bei der Heimfindeorientierung verwertet? *Journal of Ornithology*, **94**, 201–219.
- Kramer, G.** 1957. Experiments in bird orientation and their interpretation. *Ibis*, **99**, 169–227.

- Lau, J. C. S., Rodgers, C. T. & Hore, P. J.** 2012. Compass magnetoreception in birds arising from photo-induced radical pairs in rotationally disordered cryptochromes. *Journal of the Royal Society, Interface / the Royal Society*, **9**, 3329–37.
- Liedvogel, M. & Mouritsen, H.** 2010. Cryptochromes—a potential magnetoreceptor: what do we know and what do we want to know? *Journal of the Royal Society, Interface / the Royal Society*, **7 Suppl 2**, S147–62.
- Liedvogel, M., Feenders, G., Wada, K., Troje, N. F., Jarvis, E. D. & Mouritsen, H.** 2007. Lateralized activation of Cluster N in the brains of migratory songbirds. *European Journal of Neuroscience*, **25**, 1166–1173.
- Light, P., Salmon, M. & Lohmann, J.** 1993. Geomagnetic orientation of loggerhead sea turtles: Evidence for an inclination compass. *Journal of experimental Biology*, **182**, 1–10.
- Lohmann, K.** 1991. Magnetic orientation by hatchling loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). *Journal of experimental Biology*, **155**, 37–49.
- Lohmann, K. J. & Lohmann, C. M. F.** 1993. A light-independent magnetic compass in the leatherback sea turtle. *Biological Bulletin*, **185**, 149–151.
- Lorenz, K.** 1935. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *Journal of Ornithology*, **83**, 137–213.
- Macdonald, D.** 2001. *Die große Enzyklopädie der Säugetiere*. Oxfordshire, United Kingdom.
- Marhold, S., Wiltschko, W. & Burda, H.** 1997a. A magnetic Polarity Compass for Direction Finding in a Subterranean Mammal. *Naturwissenschaften*, **423**, 421–423.
- Marhold, S., Burda, H., Kreilos, I. & Wiltschko, W.** 1997b. Magnetic orientation in the common mole-rat from Zambia. In: *Orientation & Navigation—Birds, Human & other Animals.*, pp. 5–1–5–9. Oxford: Royal Institut of Navigation.
- Merkel, F. & Wiltschko, W.** 1965. Magnetismus und Richtungsfinden zugunruhiger Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*). *Vogelwarte*, **23**, 71–77.
- Michener, M. & Walcott, C.** 1967. Homing of single pigeons - Analysis of tracks. *Journal of experimental Biology*, **47**, 99–131.
- Möller, A.** 2006. Cryptochrom als potentielles Rezeptormolekül für die lichtabhängige Magnetkompassorientierung von Zugvögeln. Dissertation Universität Frankfurt.
- Möller, A., Sagasser, S., Wiltschko, W. & Schierwater, B.** 2004. Retinal cryptochrome in a migratory passerine bird: a possible transducer for the avian magnetic compass. *Naturwissenschaften*, **91**, 585–588.
- Moody, S. A., Quigg, M. S., Frankfurter, A., Anatomy, D., M, C. B. S. A. & Neuroscience, S. A. M.** 1989. Development of the Peripheral Trigeminal System in the Chick

Revealed by an isotop-specific anti-beta-tubulin monoclonal antibody. *Journal of Comparative Neurology*, **279**, 567–580.

Mora, C. V., Davison, M., Wild, J. M. & Walker, M. M. 2004. Magnetoreception and its trigeminal mediation in the homing pigeon. *Nature*, **432**, 508–511.

Mouritsen, H., Janssen-Bienhold, U., Liedvogel, M., Feenders, G., Stalleicken, J., Dirks, P. & Weiler, R. 2004. Cryptochromes and neuronal-activity markers colocalize in the retina of migratory birds during magnetic orientation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**, 14294–9.

Mouritsen, H., Feenders, G., Liedvogel, M., Wada, K. & Jarvis, E. D. 2005. Night-vision brain area in migratory songbirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**, 8339–8344.

Munro, U., Munro, J. A., Phillips, J. B., Wiltchko, R. & Wiltchko, W. 1997. Evidence for a Magnetite-Based Navigational “Map” in Birds. *Naturwissenschaften*, **84**, 26–28.

Nießner, C. 2013. Feinstrukturelle und immunhistologische Charakterisierung der Rezeptoren der Magnetsinnesorgane von Vögeln. Dissertation Frankfurt am Main.

Nießner, C., Denzau, S., Gross, J. C., Peichl, L., Bischof, H.-J., Fleissner, G., Wiltchko, W. & Wiltchko, R. 2011. Avian ultraviolet/violet cones identified as probable magnetoreceptors. *PLoS ONE*, **6**, e20091.

Nießner, C., Denzau, S., Stapput, K., Ahmad, M., Peichl, L., Wiltchko, W. & Wiltchko, R. 2013. Magnetoreception: Activated Cryptochrome 1a concurs with magnetic orientation in birds. *Journal of the Royal Society Interface/ the Royal Society*, **10**, DOI 10.1098/rsif.2013.0638.

Phillips, R. J. & Powley, T. L. 2012. Macrophages associated with the intrinsic and extrinsic autonomic innervation of the rat gastrointestinal tract. *Autonomic neuroscience : basic & clinical*, **169**, 12–27.

Rappl, R., Wiltchko, R., Weindler, P., Berthold, P. & Wiltchko, W. 2000. Orientation Behavior of Garden Warblers (*Sylvia borin*) Under Monochromatic Light of Various Wavelengths. *The Auk*, **117**, 256–260.

Ritz, T., Adem, S. & Schulten, K. 2000. A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds. *Biophysical Journal*, **78**, 707–18.

Ritz, T., Thalau, P., Phillips, J. B., Wiltchko, R. & Wiltchko, W. 2004. Resonance effects indicate a radical-pair mechanism for avian magnetic compass. *Nature*, **429**, 177–80.

Ritz, T., Wiltchko, R., Hore, P. J., Rodgers, C. T., Stapput, K., Thalau, P., Timmel, C. R. & Wiltchko, W. 2009. Magnetic compass of birds is based on a molecule with optimal directional sensitivity. *Biophysical Journal*, **96**, 3451–3457.

- Rogers, L. J.** 1986. Lateralisation of learning in chicks. *Advances in the Study of Behaviour*, **16**, 147–189.
- Rogers, L. J.** 1995. *The Development of Brain and Behaviour in the chicken*. The University Press, Cambridge.
- Rogers, L. J., Munro, U., Freire, R., Wiltchko, R. & Wiltchko, W.** 2008. Lateralized response of chicks to magnetic cues. *Behavioural brain research*, **186**, 66–71.
- Roth, L. S. V & Lind, O.** 2013. The impact of domestication on the chicken optical apparatus. *PloS ONE*, **8**, e65509.
- Salzen, E. A.** 1969. Contact and social attachment in domestic chicks. *Behaviour*, **33**, 38–51.
- Salzen, E. A. & Meyer, C. C.** 1968. Reversibility of imprinting. *Journal of Comparative Physiology*, **66**, 269–275.
- Salzen, E., Lily, R. & Mckeown, J.** 1971. Colour preference and imprinting in domestic chicks. *Animal Behaviour*, **19**, 542–547.
- Sauer, F.** 1957. Die Sternorientierung nachtlich ziehender Grasmucken (Sylvia atricapilla, borin und curruca). *Zeitschrift fur Tierpsychologie*, **14**, 29–70.
- Schiffner, I.** 2010. Characterisation and Identification of the Navigational Processes in Homing Pigeons. Dissertation Frankfurt am Main.
- Schiffner, I. & Wiltchko, R.** 2011. Temporal fluctuations of the geomagnetic field affect pigeons' entire homing flight. *Journal of comparative physiology. A, Neuroethology, sensory, neural, and behavioral physiology*, **197**, 765–72.
- Schiffner, I., Fuhrmann, P. & Wiltchko, R.** 2011. Tracking pigeons in a magnetic anomaly and in magnetically "quiet" terrain. *Naturwissenschaften*, **98**, 575–81.
- Schiviz, A. N., Ruf, T., Kuebber-Heiss, A., Schubert, C. & Ahnelt, P. K.** 2008. Retinal cone topography of artiodactyl mammals: influence of body height and habitat. *Journal of Comparative Neurology*, **507**, 1336–1350.
- Schulten, K. & Windemuth, A.** 1986. Model for a physiological magnetic compass. In: *Maret, G., Boccara, N., Kiepenheuer, J. (Eds): Biophysical effects of steady magnetic fields*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York., pp. 99–106.
- Schutz, K. E. & Jensen, P.** 2001. Effects of Resource Allocation on Behavioural Strategies : A Comparison of Red Junglefowl (Gallus gallus) and Two Domesticated Breeds of Poultry. *Ethology*, **107**, 753–765.
- Semm, P. & Beason, R. C.** 1990. Responses to small magnetic variations by the trigeminal system of the bobolink. *Brain Research Bulletin*, **25**, 735–740.

- Semm, P. & Demaine, C.** 1986. Neurophysiological properties of magnetic cells in the pigeon's visual system. *Journal of comparative physiology. A, Sensory, neural, and behavioral physiology*, **159**, 619–25.
- Semm, P., Nohr, D., Demaine, C. & Wiltschko, W.** 1984. Neural basis of the magnetic compass: interactions of visual, magnetic and vestibular inputs in the pigeon's brain. *Journal of comparative physiology. A, Sensory, neural, and behavioral physiology*, **155**, 283–288.
- Shcherbakov, V. P. & Winklhofer, M.** 1999. The osmotic magnetometer: a new model for magnetite-based magnetoreceptors in animals. *European Biophysics Journal*, **28**, 380–392.
- Sherry, D.** 1981. Parental care and the development of thermoregulation in red junglefowl. *Behaviour*, **76**, 250–279.
- Siegel, P. B., Haberfeld, A., Mukherjee, T. K., Stallard, L. C., Marks, H. L., Anthony, N. B. & Dunnington, E. A.** 1992. Jungle fowl-domestic fowl relationships: A use of DNA fingerprinting. *World's Poultry Science Journal*, **48**, 147–155.
- Skiles, D. D.** 1985. The geomagnetic field: its nature, history, and biological relevance. In: *Kirschvink, J. L., Jones, D. S., MacFadden, B. J. (Eds.): Magnetite Biomineralization and Magnetoreception in Organisms. Plenum Press, New York, London.*
- Stapput, K., Güntürkün, O., Hoffmann, K.-P., Wiltschko, R. & Wiltschko, W.** 2010. Magnetoreception of directional information in birds requires nondegraded vision. *Current Biology*, **20**, 1259–1262.
- Thalau, P., Ritz, T., Stapput, K., Wiltschko, R. & Wiltschko, W.** 2005. Magnetic compass orientation of migratory birds in the presence of a 1.315 MHz oscillating field. *Naturwissenschaften*, **92**, 86–90.
- Thalau, P., Ritz, T., Burda, H., Wegner, R. E. & Wiltschko, R.** 2006. The magnetic compass mechanisms of birds and rodents are based on different physical principles. *Journal of the Royal Society, Interface / the Royal Society*, **3**, 583–7.
- Thalau, P., Holtkamp-Rötzler, E., Fleissner, G. & Wiltschko, W.** 2007. Homing pigeons (*Columba livia* f. *domestica*) can use magnetic cues for locating food. *Naturwissenschaften*, **94**, 813–9.
- Treiber, C., Salzer, M., Riegler, J. & Edelman, N.** 2012. Clusters of iron-rich cells in the upper beak of pigeons are macrophages not magnetosensitive neurons. *Nature*, **484**, 367–370.
- Uitdehaag, K. a, Rodenburg, T. B., van Hierden, Y. M., Bolhuis, J. E., Toscano, M. J., Nicol, C. J. & Komen, J.** 2008. Effects of mixed housing of birds from two genetic lines of laying hens on open field and manual restraint responses. *Behavioural processes*, **79**, 13–8.
- Vallortigara, G.** 1992. Right hemisphere advantage for social recognition in the chick. *Neuropsychologia*, **30**, 761–768.

- Vallortigara, G. & Andrew, R.** 1991. Lateralization of response by chicks to change in a model partner. *Animal Behaviour*, **41**, 187–194.
- Vallortigara, G. & Andrew, R. J.** 1994. Olfactory lateralization in the chick. *Neuropsychologia*, **32**, 417–23.
- Vallortigara, G., Regolin, L., Rigoni, M. & Zanforlin, M.** 1998. Delayed search for a concealed imprinted object in the domestic chick. *Animal Cognition*, **1**, 17–24.
- Vallortigara, G., Regolin, L. & Marconato, F.** 2005. Visually inexperienced chicks exhibit spontaneous preference for biological motion patterns. *PLoS biology*, **3**, e208.
- Van Kampen, H. S. & Bolhuis, J. J.** 1991. Auditory Learning and Filial Imprinting in the Chick. *Behaviour*, **117**, 303–319.
- Viguié, C.** 1882. Le sens de l'orientation et ses organes chez les animaux et chez l'homme. *Revue Philosophique de la France et de l'Étranger*, **14**, 1–36.
- Von Middendorff, A.** 1859. Die Isepiptesen Russlands. *Mem. Acad. Sci. St. Petersburg VI, Ser. Tome*, **8**, 1–143.
- Voss, J., Keary, N. & Bischof, H.-J.** 2007. The use of the geomagnetic field for short distance orientation in zebra finches. *Neuroreport*, **18**, 1053–7.
- Wai, S. M. & Yew, D. T.** 2002. A cytological study on the development of the different types of visual cells in the chicken (*Gallus domesticus*). *Cellular and molecular neurobiology*, **22**, 57–85.
- Wai, M. S. M., Lorke, D. E., Kung, L. S. & Yew, D. T. W.** 2006. Morphogenesis of the different types of photoreceptors of the chicken (*Gallus domesticus*) retina and the effect of amblyopia in neonatal chicken. *Microscopy research and technique*, **69**, 99–107.
- Walcott, C. & Green, R. P.** 1974. Orientation of homing pigeons altered by a change in the direction of an applied magnet field. *Science*, **184**, 180–182.
- 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**, 371–6.
- Wallraff, H. G.** 1974. *Das Navigationssystem der Vögel*. R. Oldenbo edn. München Wien.
- Wang, Y., Pan, Y., Parsons, S., Walker, M. & Zhang, S.** 2007. Bats respond to polarity of a magnetic field. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **274**, 2901–5.
- Watari, R., Yamaguchi, C., Zemba, W., Kubo, Y., Okano, K. & Okano, T.** 2012. Light-dependent structural change of chicken retinal Cryptochrome4. *The Journal of biological chemistry*, **287**, 42634–41.

- West, B. & Zhou, B.-X.** 1988. Did Chickens Go North ? New Evidence for Domestication. *Journal of Archeological Science*, **15**, 515–633.
- West, B. & Zhou, B.-X.** 1989. Did chickens go north? New evidence for domestication. *World's Poultry Science Journal*, **45**, 205–218.
- Wiltschko, W.** 1968. Über den Einfluß statischer Magnetfelder auf die Zugorientierung der Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*). *Ethology*, **25**, 537–558.
- Wiltschko, W. & Wiltschko, R.** 1972. Magnetic Compass of European Robins. *Science*, **176**, 62–64.
- Wiltschko, W. & Wiltschko, R.** 1975. The integration of stars and magnetic field in the orientation system of night migrating birds. II. Spring experiments with European robins, *Erithacus rubecula*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **39**, 265–282.
- Wiltschko, W. & Wiltschko, R.** 1981. Disorientation of inexperienced young pigeons after transportation in total darkness. *Nature*, **291**, 433–434.
- Wiltschko, R. & Wiltschko, W.** 1995. *Magnetic orientation in Animals*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Wiltschko, R. & Wiltschko, W.** 1996. Magnetoreception: Why Is Conditioning So Seldom Successful? *Naturwissenschaften*, **83**, 241–247.
- Wiltschko, R. & Wiltschko, W.** 1998. Pigeon Homing: Effect of Various Wavelengths of Light During Displacement. *Naturwissenschaften*, **85**, 164–167.
- Wiltschko, R. & Wiltschko, W.** 1999a. Das Orientierungssystem der Vögel II . Heimfinden und Navigation. *Journal of Ornithology*, **140**, 129–164.
- Wiltschko, R. & Wiltschko, W.** 1999b. Das Orientierungssystem der Vögel Zusammenfassung I. Kompassmechanismen. *Journal of Ornithology*, **140**, 1–40.
- Wiltschko, W. & Wiltschko, R.** 2001. Light-dependent magnetoreception in birds: the behaviour of European robins, *Erithacus rubecula*, under monochromatic light of various wavelengths and intensities. *The Journal of experimental Biology*, **204**, 3295–302.
- Wiltschko, W. & Wiltschko, R.** 2005. Magnetic orientation and magnetoreception in birds and other animals. *Journal of comparative physiology. A, Neuroethology, sensory, neural, and behavioral physiology*, **191**, 675–93.
- Wiltschko, W. & Wiltschko, R.** 2007. Magnetoreception in birds: two receptors for two different tasks. *Journal of Ornithology*, **148**, 61–76.
- Wiltschko, W., Munro, U., Ford, H. & Wiltschko, R.** 1993. Magnetic inclination compass : a basis for the migratory orientation of birds in the Northern and Southern Hemisphere. *Experientia*, **49**, 167–170.

- Wiltschko, W., Munro, U. & Beason, R.** 1994. A magnetic pulse leads to a temporary deflection in the orientation of migratory birds. *Experientia*, **50**, 697–700.
- Wiltschko, W., Traudt, J. & Güntürkün, O.** 2002. Lateralization of magnetic compass orientation in a migratory bird. *Nature*, **419**, 467–470.
- Wiltschko, W., Munro, U., Ford, H. & Wiltschko, R.** 2003. Lateralisation of magnetic compass orientation in silvereyes, *Zosterops lateralis*. *Australian Journal of Zoology*, **51**, 597.
- Wiltschko, W., Stapput, K., Thalau, P. & Wiltschko, R.** 2006. Avian magnetic compass: fast adjustment to intensities outside the normal functional window. *Die Naturwissenschaften*, **93**, 300–304.
- Wiltschko, W., Freire, R., Munro, U., Ritz, T., Rogers, L., Thalau, P. & Wiltschko, R.** 2007. The magnetic compass of domestic chickens, *Gallus gallus*. *The Journal of experimental Biology*, **210**, 2300–10.
- Wiltschko, R., Schiffner, I., Fuhrmann, P. & Wiltschko, W.** 2010. The role of the magnetite-based receptors in the beak in pigeon homing. *Current Biology*, **20**, 1534–1538.
- Wilzeck, C., Wiltschko, W., Güntürkün, O., Buschmann, J.-U., Wiltschko, R. & Prior, H.** 2010. Learning of magnetic compass directions in pigeons. *Animal Cognition*, **13**, 443–451.
- Winklhofer, M., Holtkamp-Rötzler, E., Hanzlik, M., Fleissner, G., Petersen, N. & Winkelhofer, M.** 2001. Clusters of superparamagnetic magnetite particles in the upper-beak skin of homing pigeons: evidence of a magnetoreceptor? *European Journal of Mineralogy*, **1**, 659–669.
- Winklhofer, M., Dylda, E., Thalau, P., Wiltschko, W., Wiltschko, R. & B, P. R. S.** 2013. Avian magnetic compass can be tuned to anomalously low magnetic intensities Avian magnetic compass can be tuned to anomalously low magnetic intensities.
- Wood-Gush, D. G. M.** 1971. *Behaviour of the Domestic Fowl (Studies in Biology)*. Heinemann Educational Publishers.
- Workmann, L. & Andrew, R. J.** 1989. Simultaneous changes in behaviour and lateralisation during the development of male and female domestic chicks. *Animal Behaviour*, **38**, 596–605.
- Yamada, Y.** 1988. The contribution of poultry science to society. *World's Poultry Science Journal*, **44**, 172–178.
- Yamashita, H., Okamoto, S., Maeda, Y. & Hashiguchi, T.** 1994. Genetic relationships among domestic and jungle fowls revealed by DNA fingerprinting analysis. *Japan Poultry Science*, **31**, 335–344.
- Yorke, E.** 1979. A possible magnetic transducer in birds. *Journal of theoretical Biology*, **77**, 101–105.

6.2 Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1.1:	Schemazeichnung der Erde mit den darauf verlaufenden Magnetfeldlinien	2
Abbildung 1.2:	Übersicht über Orientierungsversuche mit Hühnerküken bei Tests mit verschiedenen Intensitäten	5
Abbildung 1.3:	Wellenlängenabhängigkeit des Magnetkompasses bei Vögeln	6
Abbildung 1.4:	Der Radikalpaarmechanismus	8
Abbildung 2.1:	Versuchsaufbau der Orientierungsversuche	24
Abbildung 2.2:	Unterschiede in der Magnetfeldintensität, verursacht durch die Magnetspule unter der Versuchsanordnung.	30
Abbildung 2.3:	Versuchsaufbau der Zweiwahlversuche.	32
Abbildung 3.1:	Whole Mount einer Hühnerretina von Lohmann Brown und White Leghorn, 10 Tage alt, gefärbt mit Anti-Cryptochrom 1a und Anti-S-Opsin.....	34
Abbildung 3.2:	Whole Mount einer Hühnerretina von einem frisch geschlüpften und einem 5 Tage alten Lohmann Brown Huhn.....	35
Abbildung 3.3:	eisenhaltige Strukturen im Oberschnabel von Hühnerküken im Alter von 1 und 5 Tagen.....	36
Abbildung 3.4:	eisenhaltige Strukturen im Oberschnabel von Hühnerküken im Alter von 12 und 21 Tagen.....	37
Abbildung 3.5:	Ergebnisse der Richtungsdressuren mit der Standard-Trainingsmethode für braune und weiße Hühner	39
Abbildung 3.6:	Ergebnisse der Orientierungsversuche nach der modifizierten Methode	41
Abbildung 3.7:	Mittelwert des Prozentsatzes richtiger Wahlen mit Standardabweichung vergleichend für beide Trainingsmethoden.	47
Abbildung 3.8:	Dargestellt sind die Wahlen der einzelnen Ecken im Test. Es wurden je drei Test-Tage zusammengefasst.	48
Abbildung 3.9:	Dargestellt sind die Ergebnisse des 12. Test-Tages.....	49
Abbildung 3.10:	Mittlere Anzahl der Einzelwahlen in den vier Quadranten (in Prozent) mit Standardabweichung.	50
Abbildung 3.11:	Dargestellt ist die mittlere Aufenthaltsdauer der ISA brown layer Hühner in den einzelnen Ecken an den jeweiligen Testtagen.....	51

Abbildung 3.12: Dargestellt ist die mittlere Aufenthaltsdauer der White Leghorn X Australorps Hühner in den einzelnen Ecken an den jeweiligen Testtagen..52

Abbildung 3.13: Dargestellt ist die Zeit am Prägungsobjekt prozentual zur gesamten Testzeit in den Prägungsversuchen.....54

Abbildung 3.14: Dargestellt sind in Prozent ausgedrückt, die ersten Wahlen für den Magnetball bei Magnet geprägten Hühnern, für den Kontrollball in der Kontrollgruppe55

6.3 Tabellenverzeichnis

Tabelle 2.1: Übersicht über die verwendeten unterschiedlichen Hühnerrassen in den einzelnen Versuchsansätzen	19
Tabelle 2.2: Übersicht über die Anzahl und das Alter der Hühner, die für histologische Untersuchungen am Auge verwendet wurden.	21
Tabelle 2.3: Änderung der Magnetfeldintensität in verschiedenen Abständen zum Tischtennisball mit eingepasstem Magneten.	31
Tabelle 3.1: Richtungswahlen der einzelnen Hühner in je zehn Tests mit Standard-Trainingsmethode.	40
Tabelle 3.2: Richtungswahlen der einzelnen Hühner mit modifizierter Trainingsmethode. ..	42
Tabelle 3.3: Dargestellt ist eine Übersicht über die Testergebnisse der zwei Hühnerrassen mit beiden Trainingsmethoden.	43
Tabelle 3.4: Richtungswahlen in den ersten fünf Tests der einzelnen Hühner im ersten Test-Durchlauf und dem zweiten 7 Tage später.	45
Tabelle 3.5: Dargestellt ist der Mittelwert \pm Standardabweichung der Erstwahlen und die mittlere Zeit am Prägungsball in Prozent.	54

6.4 Abkürzungsverzeichnis

°	Grad	NDS	Normal Donkey Serum
°C	Grad Celsius	NH ₃	Ammoniak
µm	Mikrometer	nm	Nanometer
µT	Mikro-Tesla	NSW	New South Wales
♀	weiblich	nT	Nano-Tesla
♂	männlich	∅	Durchmesser
A	Akzeptor	PBS	Phosphat-buffered-saline
AlNiCo	Aluminium-Nickel-Cobalt	per. Mitt.	persönliche Mitteilung
aqua dest	destilliertes Wasser	PFA	Paraformaldehyd
BSA	Bovin-Albumin-Serum	pH	negativer dekadischer Logarithmus der Protonenkonzentration
bzw.	Beziehungsweise	Rel	Relokation
ca.	circa	RT	Raumtemperatur
cm	Zentimeter	s	Sekunden
Cry1a	Cryptochrom 1a	S	Singulett
D	Donor	S	Süden
d.h.	das heißt	s.o.	siehe oben
E	Osten	SD	Standardabweichung
Fe ₃ O ₄	Magnetit	S-Rel	Shifted-Relokation
g	Gravitationsvektor	std	Stunden
H ₂ O ₂	Wasserstoffperoxid	T	Triplett
HCl	Salzsäure	UV	Ultra- Violett
km	Kilometer	V	Volt
LED	Leuchtdiode	Vis	Visual Displacement
m	Meter	W	Watt
M	Molar	W	Westen
MCC	Magnetisch korrekte Richtung	W/m ²	Watt / meter ²
MHz	Megahertz	z.B.	Zum Beispiel
min	Minuten	z.T.	Zum Teil
ml	Milliliter	ZENK	ein bestimmter Zinkfinger -Transkriptionsfaktor
mm	Millimeter	ZNS	Zentrales Nervensystem
N	Anzahl der Hühner		
N	Nervus		
N	Norden		
n.s.	Nicht signifikant		
NaCl	Natriumchlorid		
nBOR	nucleus of the basal optic root		

7 Danksagung

Es ist mir ein großes Anliegen, mich bei all den Personen zu bedanken, die mir ihre Zeit geschenkt und mich unterstützt haben.

Ganz besonders verpflichtet bin ich meinem Doktorvater, Prof. Dr. Wolfgang Wiltschko und seiner Ehefrau, Frau Prof. Dr. Roswitha Wiltschko. Ohne ihren wertvollen akademischen Rat, wäre diese Arbeit nicht entstanden. In vielen, intensiven Gesprächen haben wir das Thema diskutiert und für die Dissertation ausgebaut. Sie standen mir über die gesamte Zeit mit ihrem reichen Wissen stets zur Seite. Ich bedanke mich von ganzem Herzen für die langjährige, wertvolle Begleitung.

Ein großer Dank geht auch an Herrn Prof. Dr. Günther Fleissner und seine Ehefrau, Frau Dr. Gerta Fleissner. Erst durch sie war es mir möglich, das Schnabelorgan der Hühner histologisch zu untersuchen, und sie vermittelten mir mit ihrem großen Erfahrungsschatz tiefere Einblicke in die Histologie. Dadurch wurde die Realisierung des Projekts überhaupt erst möglich.

Ein herzliches Dankeschön gilt Christine Nießner. Wir haben in vielen Teilprojekten für diese Arbeit eng und vertrauensvoll zusammengearbeitet, uns wunderbar ergänzt und Erfolge und Misserfolge geteilt. Uns verbindet noch heute eine enge Freundschaft.

Ganz besonders verpflichtet bin ich auch den Wissenschaftlern Frau Dr. Ursula Munro und Herrn Dr. Rafael Freire, die mir durch intensive Diskussionen rund um das Thema „Verhaltensversuche mit Hühnern“ viele und wertvolle Einsichten und Anregungen vermittelt haben. Herzlichen Dank dafür!

Für die Fragen zur Statistik stand mir Herr Prof. Dr. Brooks Ferebee geduldig Rede und Antwort; dafür danke ich ihm herzlich.

Besonders erwähnen möchte ich meine studentischen Hilfskräfte Frederic Strobl und Miriam Wellmann und die Praktikanten Adrian Pachzelt, Eric Thiel, Julia Nitsche, Katharina Ruppert, Patrick Höde, Philipp Hildenbrand, Samira Barazi, Sandy Gass und Stefanie Rudolph. Ohne euch wäre vieles nicht möglich gewesen.

Ohne die kompetente Unterstützung der Mitarbeiter aus Schreinerei und Metallwerkstatt wäre ich oft ratlos gewesen. Ich bekam wohlwollende Hilfe bei der Entwicklung und Ausführung der Versuchsaapparaturen. Bei Problemen war zu jeder Zeit prompt Hilfe zur Stelle. Dafür ein ganz besonders dickes Dankeschön.

Meiner gesamten Arbeitsgruppe PÖV danke ich von Herzen für die gemeinsame Zeit. Sie haben Freud und Leid mit mir geteilt, meine Launen ertragen, besonders während der heißen Versuchsphasen, und mich immer wieder neu ermutigt. Ich danke allen für ihre tatkräftige Unterstützung und die inzwischen langjährige Verbundenheit. Mein ganz besonderer Dank geht hier an Susanne Rausch, Dennis Gehring, Ingo Schiffner und Katrin Stapput.

Ein Dankeschön auch an unsere Abschlusskandidaten Dany Kuriakose, Veronika Lambinet und Evelyn Dylida, die mich, jede auf ihre Weise, freundlich unterstützt haben.

Ohne euch, liebe Familie, liebe Freunde, die hier aufzuführen, den Rahmen sprengen würde, hätte ich oft resigniert. Ihr habt mir immer wieder Mut gemacht, nicht aufzugeben, ja auch diese Momente gab es. Euer Lob und die freundliche Kritik waren überaus hilfreich und gaben mir neuen Schub. Ein großes Dankeschön möchte ich abschließend allen sagen, die mich beim Korrekturlesen tatkräftig unterstützt haben.

Anhang

A.1 Anhang zu Futterdressur auf magnetische Anomalien

Tabelle A.1.1: Ergebnisse der Dressur auf Futter in Zusammenhang mit einer magnetischen Anomalie. Dargestellt sind die Wahlen der vier Ecken der ISA brown layer Hühner für jeden einzelnen Versuch. Die erste Zahl symbolisiert die Nummer der Wohnbox; der Testtag entspricht dem Alter des Huhns.

Hühner	Testtag	gesamt	Quadrant			
			A	B	C	D
1.1	day 13	31	15	3	5	8
1.2	day 17	31	3	1	3	24
1.3	day 09	31	3	6	7	15
1.4	day 09	31	14	10	3	4
1.4	day 13	31	12	6	8	5
1.5	day 09	31	7	24	0	0
1.5	day 13	31	16	0	15	0
1.5	day 17	31	11	10	4	6
1.6	day 09	31	12	1	10	8
1.6	day 13	31	17	3	8	3
1.6	day 17	31	12	14	0	5
1.7	day 13	31	0	0	4	27
1.7	day 17	31	15	6	9	1
1.8	day 09	31	5	5	16	5
1.8	day 13	31	19	5	5	2
1.8	day 17	31	9	18	2	2
1.12	day 09	31	14	4	7	6
1.12	day 13	31	23	3	1	4
1.12	day 17	31	5	8	9	9
1.14	day 09	31	0	12	0	19
1.14	day 13	31	9	0	14	8
1.14	day 17	31	28	1	2	0
2.1	day 12	31	19	3	6	3
2.1	day 16	31	13	1	12	5
2.1	day 20	31	12	6	10	3
2.2	day 12	31	13	0	18	0
2.2	day 16	31	6	12	4	9
2.2	day 20	31	2	5	11	13
2.3	day 12	31	1	26	0	4
2.3	day 16	31	7	18	5	1
2.3	day 20	31	4	10	9	8
2.6	day 12	31	2	16	10	3
2.6	day 16	31	21	2	4	4
2.6	day 20	31	8	10	7	6
2.7	day 12	31	20	3	7	1
2.8	day 12	31	10	2	3	16

Fortsetzung Tabelle A.1

Hühner	Testtag	gesamt	Quadrant			
			A	B	C	D
2.8	day 16	31	0	0	29	2
2.9	day 16	31	13	2	12	4
2.9	day 20	31	7	9	6	9
2.10	day 12	31	5	1	12	13
2.10	day 20	31	21	0	4	6
2.11	day 12	31	4	3	3	21
2.11	day 16	31	9	8	3	11
2.13	day 16	31	11	6	9	5
2.13	day 20	31	0	7	18	6
2.15	day 20	31	1	9	11	10
3.1	day 11	31	3	5	12	11
3.1	day 15	31	1	21	9	0
3.3	day 11	31	11	6	4	10
3.3	day 15	31	19	4	3	5
3.3	day 19	31	11	5	8	7
3.4	day 19	31	4	7	6	14
3.5	day 11	31	16	5	3	7
3.5	day 15	31	17	12	1	1
3.6	day 11	31	7	3	9	12
3.6	day 19	31	11	6	10	4
3.7	day 11	31	13	4	7	7
3.9	day 11	31	8	23	0	0
3.9	day 15	31	18	7	1	5
3.9	day 19	31	4	11	9	7
3.10	day 15	31	10	8	8	5
3.10	day 19	31	10	14	3	4
3.12	day 11	31	6	8	11	6
3.12	day 15	31	13	11	3	4
3.12	day 19	31	12	7	3	9
3.13	day 15	31	19	12	0	0
3.13	day 19	31	9	11	3	8
3.15	day 11	31	9	7	8	7
3.15	day 15	31	13	9	3	6
3.15	day 19	31	9	7	10	5
4.1	day 14	31	21	2	7	1
4.1	day 18	31	3	7	5	16
4.2	day 10	31	5	11	8	7
4.2	day 14	31	8	3	8	12
4.2	day 18	31	11	7	11	2
4.3	day 18	31	8	9	7	7
4.4	day 10	31	3	6	20	2
4.4	day 14	31	6	5	8	12
4.4	day 18	31	30	1	0	0
4.5	day 10	31	2	0	29	0
4.5	day 14	31	11	12	1	7
4.5	day 18	31	6	9	10	6
4.6	day 14	31	0	0	31	0

Fortsetzung Tabelle A.1.1

Hühner	Testtag	gesamt	Quadrant			
			A	B	C	D
4.6	day 18	31	5	18	3	5
4.7	day 10	31	3	1	26	1
4.8	day 10	31	14	7	6	4
4.9	day 18	31	1	29	0	1
4.10	day 10	31	9	12	2	8
4.10	day 14	31	12	7	8	4
4.12	day 10	31	15	6	9	1
4.12	day 14	31	14	5	10	2
4.12	day 18	31	1	13	5	12
4.15	day 10	31	23	0	7	1
4.15	day 14	31	19	10	1	1

Tabelle A.1.2: Testergebnisse der Futterdressur der White Leghorn X Australorps Hühner. Die vier Ecken sind einzeln für jeden Versuch aufgeführt. (Beschriftung siehe Abbildung A.1.1)

Hühner	Testtag	gesamt	A	B	C	D
5.1	day 09	31	9	10	1	11
5.1	day 13	31	9	11	4	7
5.2	day 09	20	4	0	8	8
5.2	day 13	31	10	16	2	3
5.2	day 17	31	9	12	3	7
5.5	day 09	31	9	8	4	10
5.5	day 13	31	14	8	4	5
5.5	day 17	12	0	9	0	3
5.7	day 13	31	14	6	9	2
5.9	day 13	31	3	0	23	5
6.2	day 12	31	8	20	0	3
6.2	day 20	31	13	5	7	6
6.3	day 12	19	3	1	14	1
6.3	day 16	31	18	2	3	8
6.3	day 20	31	5	22	2	2
6.5	day 12	31	17	4	3	7
6.5	day 16	31	10	9	5	7
6.5	day 20	31	21	3	7	0
6.6	day 16	31	11	10	6	4
6.6	day 20	31	12	8	10	1
6.7	day 12	31	12	6	8	5
6.7	day 16	31	16	12	2	1
6.7	day 20	31	10	11	0	10
7.1	day 19	31	7	8	10	6
7.3	day 15	13	0	7	5	1
7.8	day 19	31	14	2	13	2
7.10	day 15	19	5	0	12	2
7.10	day 19	31	0	14	8	9
8.1	day 11	31	14	3	14	0
8.2	day 14	31	16	7	6	2

Fortsetzung Tabelle A.1.2

Hühner	Testtag	gesamt	Quadrant			
			A	B	C	D
8.4	day 10	31	17	14	0	0
8.5	day 18	31	23	1	0	7
8.7	day 10	16	1	9	0	6
8.7	day 14	18	11	3	2	2
8.7	day 18	31	0	3	20	8
8.8	day 10	31	0	21	0	10
8.8	day 18	31	28	2	1	0
8.10	day 10	31	9	17	5	0
8.10	day 11	15	10	0	5	0

A.2 Übersicht über die in Verhaltensversuchen verwendeten Hühner

Tabelle A.2.1: Übersicht über die verwendeten Hühner in Tests zur Kompassorientierung mit Standard-Training. Aufgeführt ist außerdem der Name bei Schlupf, das Geschlecht, das Alter im Test und das Schlupfdatum. F: weiblich, M: männlich

Name in (Denzau et al. 2013a)	Name bei Schlupf	Geschlecht	Alter beim Test [Tage]	Datum Schlupf
Lohmann Brown				
B1	B26	F	17	23.10.07
B2	B37	F	12	23.11.07
B3	B39	F	19	22.11.07
B4	B6	M	17	09.10.07
B5	B27	F	14	23.10.07
B6	B33	F	13	22.11.07
B7	B24	F	15	23.10.07
B8	B25	F	18	23.10.07
B9	B3	F	17	09.10.07
B10	B7	F	22	09.10.07
B11	B38	F	12	22.11.07
White Leghorn				
W1	W10	M	12	20.10.07
W2	W21	F	11	23.10.07
W3	W31	M	19	22.11.07
W4	W11	F	16	10.10.07
W5	W15	F	17	23.10.07
W6	W28	M	13	23.11.07
W7	W18	F	11	23.10.07
W8	W16	M	18	23.10.07
W9	W30	F	12	22.11.07
W10	W12	M	16	10.10.07
W11	W13	F	22	10.10.07
W12	W19	M	14	23.10.07
W13	W20	F	22	23.10.07

Tabelle A.2.2: Übersicht über die verwendeten Hühner in Tests zur Kompassorientierung mit Modifiziertem Training. Aufgeführt ist außerdem der Name bei Schlupf, das Geschlecht, das Alter im Test und das Schlupfdatum. F: weiblich, M: männlich

Name in (Denzau et al. 2013a)	Name bei Schlupf	Geschlecht	Alter beim Test [Tage]	Datum Schlupf
Lohmann Brown				
B12	B119	F	13	19.02.09
B13	B129	M	13	26.02.09
B14	B109	M	13	12.02.09
B15	B156	F	13	06.05.09
B16	B157	F	13	06.05.09
B17	B164	M	14	07.05.09
B18	B117	F	12	19.02.09
B19	B128	F	13	26.02.09
B20	B120	M	14	19.02.09
B21	B112	F	15	12.02.09
B22	B159	F	14	06.05.09
B23	B123	F	13	25.02.09
B24	B163	M	15	06.05.09
B25	B107	F	12	12.02.09
B26	B114	M	12	19.02.09
B27	B113	M	15	12.02.09
B28	B124	M	13	25.02.09
B29	B131	F	15	26.02.09
B30	B132	M	15	26.02.09
-	B110	F	13	12.02.09
White Leghorn				
W14	W154	F	10	06.05.09
W15	W108	F	13	12.02.09
W16	W155	F	13	06.05.09
W17	W158	F	13	06.05.09
W18	W161	F	15	06.05.09
W19	W162	M	16	06.05.09
W20	W118	M	13	19.02.09
W21	W111	F	14	12.02.09
W22	W125	M	12	26.02.09
W23	W127	F	13	26.02.09
W24	W106	M	12	12.02.09
W25	W116	M	12	19.02.09
W26	W143	M	13	16.04.09
W27	W121	M	14	19.02.09
W28	W130	M	14	26.02.09
W29	W160	M	14	06.05.09
W30	W144	F	13	16.04.09

Tabelle A.2.3 Übersicht der verwendeten Hühner für die Versuche der Entwicklung des Kompasses ab dem 5. Lebenstag. Hierbei sind alle Tiere von der Rasse Lohmann Brown. Aufgeführt ist außerdem der Name bei Schlupf, das Geschlecht, das Alter im Test und das Schlupfdatum. F: weiblich, M: männlich

Name in (Denzau et al. 2013b)	Name bei Schlupf	Geschlecht	Alter beim Test [Tage]	Datum Schlupf
5-01	B049	M	5	05.06.08
5-02	B182	M	5	31.08.09
5-03	B055	M	5	24.07.08
5-04	B179	M	5	31.08.09
5-05	B054	F	5	24.07.08
5-06	B065	F	5	04.10.08
5-07	B165	F	5	06.08.09
5-08	B060	F	5	22.05.08
5-09	B066	F	5	05.10.08
5-10	B166	M	5	06.08.09
5-11	B173	F	5	20.08.09
5-12	B067	M	5	05.10.08
6-01	B063	M	6	22.05.08
6-02	B174	M	6	19.08.09
6-03	B176	F	6	20.08.09
6-04	B183	M	6	31.08.09
6-05	B048	F	6	05.06.08
6-06	B059	F	6	22.05.08
6-07	B047	M	6	05.06.08
6-08	B068	F	6	05.10.08
6-09	B070	M	6	06.10.08
6-10	B046	F	6	05.06.08
6-11	B064	M	6	21.05.08
6-12	B069	M	6	05.10.08
7-01	B061	F	7	22.05.08
7-02	B087	F	7	23.10.08
7-03	B095	F	7	02.11.08
7-04	B062	M	7	22.05.08
7-05	B086	F	7	23.10.08
7-06	B094	M	7	02.11.08
7-07	B167	M	7	06.08.08
7-08	B051	F	7	05.06.08
7-09	B081	F	7	20.10.08
7-10	B056	F	7	24.07.08
7-11	B082	M	7	20.10.08
7-12	B050	M	7	05.06.08
8-01	B75	F	8	06.10.08
8-02	B77	F	8	14.10.08
8-03	B97	M	8	02.11.08
8-05	B74	F	8	06.10.08

Fortsetzung Tabelle A.2.3.

Name in (Denzau et al. 2013b)	Name bei Schlupf	Geschlecht	Alter beim Test [Tage]	Datum Schlupf
8-04	B53	M	8	05.06.08
8-06	B96	F	8	02.11.08
8-07	B72	M	8	05.10.08
8-08	B89	M	8	23.10.08
8-09	B52	M	8	05.06.08
8-10	B137	F	8	16.04.09
8-11	B73	F	8	05.10.08
8-12	B88	F	8	23.10.08
9-01	B168	M	9	04.08.09
9-02	B079	M	9	19.10.08
9-03	B091	M	9	23.10.08
9-04	B076	F	9	13.10.08
9-05	B078	F	9	19.10.08
9-06	B090	F	9	23.10.08
9-07	B100	M	9	03.11.08
9-08	B184	M	9	28.08.09
9-09	B057	F	9	31.07.08
9-10	B101	M	9	03.11.08
9-11	B058	F	9	24.07.08
9-12	B099	M	9	02.11.08
12-01	B105	M	12	03.11.08
12-02	B170	M	12	09.08.09
12-03	B185	M	12	28.08.09
12-04	B169	M	12	09.08.09
12-05	B104	F	12	03.11.08
12-06	B188	M	12	01.10.09
12-07	B102	M	12	02.11.08
12-08	B171	F	12	10.08.09
12-09	B187	M	12	01.10.09
12-10	B103	F	12	02.11.08
12-11	B172	M	12	10.08.09
12-12	B178	M	12	23.08.09

Tabelle A.2.4 Übersicht über die verwendeten Hühner zur Dressur auf Futter mit magnetischer Anomalie. Rasse, Geschlecht, Datum des Schlupfs und die Gesamtzahl der Hühner sind aufgeführt. M: männlich.

Rasse	Geschlecht	Datum des Schlupfs	Anzahl
ISA brown layer Australorps X White Leghorn	M	05.01.2009	44
	M	27.01.2009	21

Tabelle A.2.5 Verwendete Hühner für Versuche der Prägung auf magnetische Anomalien. Name und Schlupfdatum sind für alle Hühner aufgeführt, sowie der Stimulus, auf den sie geprägt wurden. Einzig das Geschlecht ist nicht für alle Hühner bekannt. F: weiblich, M: männlich.

Name	Geschlecht	Datum Schlupf	Prägungsobjekt
Lohmann Brown			
B1	F	30.03.2008	Messing
B2	F	30.03.2008	Magnet
B3	F	30.03.2008	Messing
B4	F	31.03.2008	Magnet
B5	F	31.03.2008	Magnet
B6	F	31.03.2008	Magnet
B7	?	31.03.2008	Messing
B8	?	31.03.2008	Messing
B45	?	10.01.2008	Magnet
B39	F	22.11.2007	Magnet
White Leghorn			
W1	?	30.03.2008	Messing
W2	?	30.03.2008	Magnet
W3	?	31.03.2008	Magnet
W4	?	30.03.2008	Magnet
W5	M	30.03.2008	Messing
W6	?	31.03.2008	Messing
W40	?	10.01.2008	Magnet
W42	?	10.01.2008	Magnet
W31	F	22.11.2007	Magnet
W29	F	22.11.2007	Messing

A.3 Übersicht über für die Histologie verwendete Hühner

Tabelle A.3.1. Für histologische Proben am Auge verwendete Hühner. Von allen Tieren wurden beide Augen entnommen. Aufgelistet sind Rasse, Alter bei Entnahme und Datum des Schlupfs.

Name bei Schlupf	Entnommen	Alter [Tage]	Datum Schlupf
Lohmann Brown			
01-11	18.01.11	1	18.01.11
02-11	18.01.11	1	18.01.11
03-11	18.01.11	1	18.01.11
04-11	18.01.11	5	14.01.11
05-11	18.01.11	5	14.01.11
06-11	18.01.11	5	14.01.11
09-11	27.01.11	10	18.01.11
10-11	27.01.11	10	18.01.11
White Leghorn			
11-11	27.01.11	10	18.01.11
12-11	27.01.11	10	18.01.11

Tabelle A.3.2 Proben für die Untersuchungen an juvenilen Schnäbeln. Aufgeführt sind die Alter, Datum der Entnahme, Fixierung und Methode zum Anfärben der Präparate. (GG: *Gallus gallus*, S: Schnabel, PFA: Paraformaldehyd, Perf: Perfusionsfixiert, Imm: Immersionsfixiert, BB: Berliner-Blau-Färbung, Kern: Kernechtrot) (vgl. Nießner 2013)

Tier	Alter [Tage]	Entnahme Datum	Fixierung	Methode
GG S 1	1	18.01.2011	Imm. 4% PFA	BB
GG S 2	1	18.01.2011	Imm. 4% PFA	BB
GG S 3	1	18.01.2011	Imm. 4% PFA	BB
GG S 4	5	06.04.2008	Imm. 4% PFA	BB
GG S 5	5	27.10.2008	Imm. 4% PFA	BB
GG S 6	5	31.10.2008	Perf. 4% PFA	BB, Kern
GG S 7	5	12.10.2010	Perf. 4% PFA	BB
GG S 9	10	08.04.2008	Imm. 4% PFA	BB
GG S 10	12	10.04.2008	Imm. 4% PFA	BB
GG S 11	12	31.10.2008	Perf. 4% PFA	BB
GG S 12	15	13.04.2008	Imm. 4% PFA	BB
GG S 13	21	19.04.2008	Imm. 4% PFA	BB
GG S 14	21	20.10.2008	Perf. 4% PFA	BB
GG S 15	21	19.04.2008	Imm. 4% PFA	BB
GG S 16	29	07.11.2007	Imm. 4% PFA	BB
GG S 17	30	07.11.2007	Imm. 4% PFA	BB

A.4 Materialien und Geräte

Tabelle 4.1 Primäre Antikörper

Antikörper	Spezies	Firma
Cry1a Antiserum	Guinea pig	GENOVAC GmbH, Freiburg, D*
Antiserum SC-14363	Goat	Santa Cruz Biotechnology Inc., Santa Cruz, CA, USA

*Auf Bestellung produziert

Tabelle A.4.2 Sekundäre Antikörper und Normal-Seren

Antikörper	Konjugation	Species	Firma
Anti-Guinea pig IgG H+L	Cy5	Donkey	Dianova, Hamburg, D
Anti-Goat IgG H+L	Cy3	Donkey	Dianova, Hamburg, D
Normal-Donkey-Serum (NDS)			Dianova, Hamburg, D

Tabelle 4.3 Verwendete Chemikalien und Puffer

Name	Firma oder Zusammensetzung
Ammoniak	Morphisto GmbH, Frankfurt, D
Bovine-Serum-Albumin (BSA, 2%)	Sigma-Aldrich Chemie GmbH, München, D
H ₂ O ₂	Merck, Darmstadt, D
Kaliumhexacyanoferrat II (5% KCF II)	Morphisto GmbH, Frankfurt, D
Kernechtrot	Morphisto GmbH, Frankfurt, D
Narcoren	Merial GmbH, Hallbergmoos, D
Natriumchlorid	Morphisto GmbH, Frankfurt, D
Paraffin	Morphisto GmbH, Frankfurt, D
Paraformaldehyd (PFA, 4%)	Morphisto GmbH, Frankfurt, D
Phosphat Puffer saline (PBS, 0.1 M, pH 7.4)	Morphisto GmbH, Frankfurt, D
Salzsäure (HCL 5%)	Morphisto GmbH, Frankfurt, D
Super-Frost-Plus-Objektträger	Menzel-Gläser, Thermo Scientific, Waltham, USA
Triton X-100 (0.25%)	Carl Roth GmbH & Co. KG Karlsruhe, D
Xylol	Morphisto GmbH, Frankfurt, D

Tabelle A.4.4 Tierfutter

Name	Firma
Kükenmehl KA plus	Muskator, Kaarst-Büttgen, D
Kükenkorn KA plus	Muskator, Kaarst-Büttgen, D

Tabelle A.4.5 Verwendete Geräte und Software

Name	Firma
Application Suite Version 3.5.0	Leica, Wetzlar, D
CCD Kamera	Conrad Electronic SE, Hirschau, D
IMARIS Software	Bitplane AG, Zürich, CH
konfokalen Laserscanmikroskop (Typ 510 META)	Zeiss, Jena, D
Mikroskop Reichert Polyvar	Reichert-Jung, A
LUX-Messkopf, L-3702-2	Gigahertz Optik, Türkenfeld, D
Optometer, P9719	Gigahertz Optik, Türkenfeld, D
Schlittenmikrotom	Leica, Wetzlar, D
Stiftsockellampe 12V, 20W	Osram GmbH, München, D

Curriculum Vitae

Susanne Denzau

Persönliche Angaben:

Geburtsdatum 19. Juli 1983 in Frankfurt am Main
Familienstand ledig
Nationalität Deutsch

Ausbildung:

2008-2013 Promotionsstudent (Goethe Universität Frankfurt)
2007 Biologie Diplom (Goethe Universität Frankfurt)
Hauptfach: Evolution und Ökologie der Tiere
Nebenfach: Neurobiologie, Tierphysiologie
Titel der Diplomarbeit: „Körpermassenrekonstruktion Pleistozäner Cerviden auf Java“ (Sammlung von Koenigswald)
2004 Vordiplom (Goethe Universität Frankfurt)
2002 Abitur
1993 – 2002 Musterschule (Gymnasium), Frankfurt a. M.
1989 – 1993 Holzhausenschule (Grundschule), Frankfurt a. M.

Präsentationen:

Christine Niessner, **Susanne Denzau**, Roswitha Wiltschko (2013): Light-dependency of activated Cryptochrome in the retina of chicken. Royal Institute of Navigation: 1st Conference: Bionav – The application of animal navigation techniques in autonomous vehicles.

Susanne Denzau, Rafael Freire, Dany Kuriakose, Ursula Munro, Wolfgang Wiltschko (2011): Magnetic orientation in different strains of domestic chickens, *Gallus gallus*. Royal Institute of Navigation: 7th Conference; Orientation & Navigation: Birds, humans and other animals.

Christine Nießner, **Susanne Denzau**, Günther Fleissner, Gerald Falkenberg, Gerd Wellenreuther, Gerta Fleissner (2011): Ontogeny of the iron-based putative magnetoreceptor in the upper beak of chicken (*Gallus gallus*). Royal Institute of Navigation: 7th Conference; Orientation & Navigation: Birds, humans and other animals.

Susanne Denzau (2006): “Bodymass reconstruction of pleistocene cervids in Java“. Master Modul “Prehistory of southeast Asia” Institut “Paléontology Humaine”, Paris, France

Publikationen:

Originalarbeiten:

Susanne Denzau, Christine Nießner, Lesley Rogers, Wolfgang Wiltschko (2013): The magnetic compass of domestic chickens. *Communicative & Integrative Biology* Vol 6; Issue 6: e27096

Susanne Denzau, Christine Nießner, Lesley Rogers, Wolfgang Wiltschko (2013): Ontogenetic development of magnetic compass orientation in domestic chickens (*Gallus gallus*) *The Journal of Experimental Biology* 216, 3143-3147

Susanne Denzau, Christine Nießner, Roswitha Wiltschko, Wolfgang Wiltschko (2013): Different responses of two strains of chickens to different training procedures. *Animal Cognition* 16(3): 395-403

Susanne Denzau, Dany Kuriakose, Rafael Freire, Ursula Munro, Wolfgang Wiltschko (2011): Conditioning domestic chickens to a magnetic anomaly. *Journal of Comparative Physiology A* 197:1137–1141.

Christine Nießner, **Susanne Denzau**, Katrin Stapput, Margaret Ahmad, Leo Peichl, Wolfgang Wiltschko, Roswitha Wiltschko (2013): Magnetoreception: Activated Cryptochrome 1a concurs with magnetic orientation in birds. *Journal of the Royal Society Interface/ the Royal Society*, DOI 10.1098/rsif.2013.0638.

Christine Nießner, **Susanne Denzau**, Julia C. Gross, Leo Peichl, Hans-Joachim Bischof, Gerta Fleissner, Wolfgang Wiltschko, Roswitha Wiltschko (2011): Avian Ultraviolet/Violet Cones Identified as Probable Magnetoreceptors. *PloS One*, Vol 6, Issue 5, e20091

Roswitha Wiltschko, **Susanne Denzau**, Dennis Gehring, Peter Thalau, Wolfgang Wiltschko (2011): Magnetic orientation of migratory robins, *Erithacus rubecula*, under long-wavelength light. *The Journal of Experimental Biology* 214, 3096-3101.

Roswitha Wiltschko, Dennis Gehring, **Susanne Denzau**, Onur Güntürkün, Wolfgang Wiltschko (2010): Interaction of magnetite-based receptors in the beak with the visual system underlying 'fixed direction' responses in birds. *Frontiers in Zoology* 2010, 7:24

Dennis Gehring, Wolfgang Wiltschko, Onur Güntürkün, **Susanne Denzau**, Roswitha Wiltschko (2012): Development of lateralization of the magnetic compass in a migratory bird. *Proc. R. Soc. B*: 279, 4230-4235

Abstracts:

Christine Nießner, Gerta Fleissner, Gerald Falkenberg, **Susanne Denzau**, Gerd Wellenreuther, Marcus Kuehbacher, Kirsten Schuchardt, Günther Fleissner (2009): Pilot μ -XANES Studies on the Iron-Containing Dendrites in the Beak of Chicken. Annual Report

Poster:

Ursula Munro, **Susanne Denzau**, Rafael Freire, Dany Kuriakose, Wolfgang Wiltschko (2010): Dressur von Hühnerküken auf magnetische Reize. 143. Jahrestagung der Deutschen Ornithologen-Gesellschaft; Helgoland.

Susanne Denzau, Dany Kuriakose, Wolfgang Wiltschko (2011): Conditioning domestic chickens to magnetic stimuli. 104. Jahrestagung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, Saarbrücken.

Susanne Denzau, Christine Nießner, Gerta Fleissner, Roswitha Wiltschko, Wolfgang Wiltschko (2012): Conditioning domestic chicken to a magnetic anomaly. VI. European Conference on Behavioural Biology, Essen.

Susanne Denzau, Christine Nießner, Roswitha Wiltschko, Wolfgang Wiltschko (2013): Ontogenetic development of magnetic orientation and cryptochrome-expression in chickens. Royal Institute of Navigation: 1st Conference: Bionav – The application of animal navigation techniques in autonomous vehicles.

Eidesstattliche Versicherung

Ich erkläre hiermit an Eides Statt, dass ich die vorgelegte Dissertation über

**„Verhaltensbiologische und histologische Untersuchungen zur Magnetrezeption bei
Hühnerküken (*Gallus gallus*)“**

selbständig angefertigt und mich anderer Hilfsmittel als der in ihr angegebenen nicht bedient habe, insbesondere, dass alle Entlehnungen aus anderen Schriften mit Angabe der betreffenden Schrift gekennzeichnet sind.

Ich versichere, nicht die Hilfe einer kommerziellen Promotionsvermittlung in Anspruch genommen zu haben.

Frankfurt am Main, den.....

.....
(Unterschrift)

Erklärung

Ich erkläre hiermit, dass ich mich bisher keiner Doktorprüfung unterzogen habe.

Frankfurt am Main, den.....

.....
(Unterschrift)