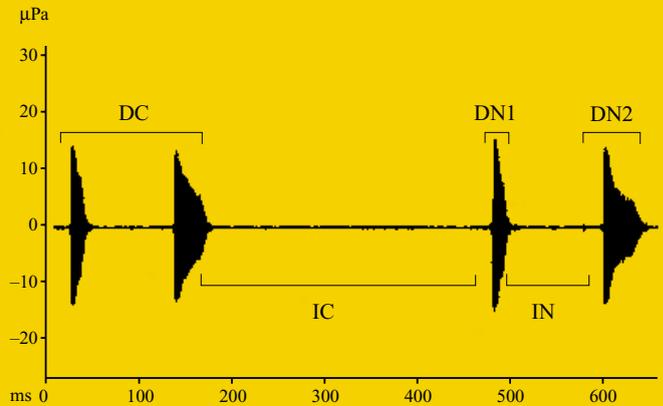


Revista Española de Herpetología



Asociación Herpetológica Española
Volumen 21 (2007)
VALENCIA

Orientación magnética y magnetorrecepción en anfibios

FRANCISCO JAVIER DIEGO-RASILLA & LORENZO RODRÍGUEZ-GARCÍA

*Departamento de Biología Animal, Universidad de Salamanca,
Campus Miguel de Unamuno, Edificio de Farmacia, 37007 Salamanca, España.
(e-mail: fjdiego@herpetologica.org)*

Resumen: Existen evidencias experimentales que demuestran la existencia de un sentido magnético en los anfibios. Diversos anfibios pueden detectar campos magnéticos, y el uso del campo magnético terrestre para la orientación y la navegación ha sido demostrado en varias especies. El campo geomagnético proporciona a los anfibios tanto información direccional como información sobre su posición geográfica. Así, el vector del campo magnético proporciona información direccional y la intensidad magnética y/o la inclinación de las líneas del campo magnético desempeñan un papel como componentes del mapa de navegación. Actualmente son dos las hipótesis que cuentan con mayor apoyo experimental para explicar la magnetorrecepción; una propone un compás químico basado en un mecanismo de pares de radicales en fotopigmentos especializados, mientras que la otra sugiere procesos en los que intervienen partículas de magnetita. Sin embargo, la estructura y los principios funcionales de los magnetorreceptores son desconocidos, y nuestra comprensión de los procesos fisiológicos y neurobiológicos asociados a la magnetorrecepción es considerablemente limitada. Aún así, diversos estudios sobre el comportamiento de orientación de anfibios indican que poseen un compás magnético dependiente de la luz, probablemente basado en un mecanismo de pares de radicales, y un mecanismo posiblemente basado en partículas de magnetita, que les proporciona información para el mapa de navegación.

Palabras clave: anfibio, geomagnetismo, magnetorrecepción, navegación, orientación magnética.

Abstract: Magnetic orientation and magnetoreception in amphibians. – There is evidence that suggests that a magnetic sense may be present in amphibians. Some amphibians can detect magnetic fields, and the use of the earth's magnetic field for orientation and navigation has been demonstrated in several species. The geomagnetic field provides amphibians with directional and positional information. Thus, the magnetic vector provides a compass, and magnetic intensity and/or the inclination of field lines play a role as components of the navigational map. Two hypotheses are currently discussed to explain magnetoreception; one proposes a chemical compass based on a radical pair mechanism in specialized photopigments, while the other suggests processes involving magnetite particles. However, the structure and functional principles of magnetoreceptors are unknown, and our knowledge of the physiological and neurobiological processes associated with magnetoreception is still rather limited. Even so, several studies of amphibian orientation behaviour suggest that they possess a light-dependent magnetic compass probably based on a radical pair mechanism, and possibly a magnetite-based mechanism which is involved in the map component of homing.

Key words: amphibian, geomagnetism, magnetic orientation, magnetoreception, navigation.

INTRODUCCIÓN

Ya en el siglo XIX se especuló con la posibilidad de que algunos animales fueran capaces

de percibir y utilizar el campo geomagnético para orientarse (VON MIDDENDORFF, 1859; VIGUIER, 1882). Sin embargo, fue preciso esperar hasta la segunda mitad del siglo XX

para hallar las primeras evidencias experimentales concluyentes sobre la existencia del sentido magnético en los animales (BROWN *et al.*, 1964; WILTSCHKO & MERKEL, 1966; LINDAUER & MARTIN, 1968). Actualmente sabemos con certeza que diversos animales, tanto vertebrados como invertebrados, pueden percibir el campo magnético terrestre, usándolo como fuente fiable de información para orientarse en sus desplazamientos (SKILES, 1985; DIEGO-RASILLA, 2004; WILTSCHKO & WILTSCHKO, 2006).

Muchas especies poseen un sentido de compás magnético que les permite orientar sus movimientos con respecto al campo geomagnético y sabemos que algunas incluso utilizan la información magnética para efectuar una verdadera navegación, es decir, son capaces de orientarse de regreso al hogar (“homing”) después de ser liberadas en un lugar desconocido, en ausencia de puntos de referencia familiares, información direccional obtenida durante el trayecto del desplazamiento y de cualquier tipo de contacto sensorial con el lugar de destino (ABLE, 1980). La capacidad de navegación requiere un sentido direccional (“brújula”) y un sentido de posición geográfica (“mapa”) que procesa la información espacial disponible en el lugar en que se encuentra el animal (PHILLIPS, 1996). De este modo, la utilización de un mapa magnético de navegación implica un sistema de posicionamiento basado en la comparación de los parámetros magnéticos locales con los parámetros magnéticos del lugar de destino.

Aunque la mayoría de las investigaciones sobre orientación magnética y magnetorrecepción se han centrado en diversas especies de aves (WILTSCHKO & WILTSCHKO, 2003), los anfibios son también excelentes modelos para el estudio de los aspectos ecológicos y etológicos de la orientación magnética, así como para profundizar en el conocimiento de los mecanismos fisiológicos y neurobiológicos

implicados en la magnetorrecepción. Entre los urodelos, la implicación del campo geomagnético en su comportamiento de orientación ha sido demostrada en *Eurycea lucifuga* (PHILLIPS, 1977), *Notophthalmus viridescens* (PHILLIPS, 1986 a, b, 1987; PHILLIPS & BORLAND 1994; PHILLIPS *et al.*, 1995; DEUTSCHLANDER *et al.*, 2000) y, más recientemente, en *Mesotriton alpestris* (DIEGO-RASILLA 2003; DIEGO-RASILLA & LUENGO, 2004a; DIEGO-RASILLA *et al.*, 2005) y *Lissotriton boscai* (RODRÍGUEZ-GARCÍA & DIEGO-RASILLA, 2006a). En los anuros, el campo geomagnético participa en el comportamiento de orientación de *Bufo bufo*, *B. calamita*, *B. spinulosus* (SINSCH, 1987, 1990, 1992), *Rana catesbeiana* (FREAKE *et al.*, 2002; FREAKE & PHILLIPS, 2005) y *Pelophylax perezi* (DIEGO-RASILLA & PHILLIPS, 2007).

Aunque estos hallazgos han puesto de manifiesto la importancia que tiene la orientación magnética en los anfibios, los trabajos en los que se analiza la relación entre el campo geomagnético y los mecanismos de orientación de los animales se centran principalmente en los estudios realizados con aves (WILTSCHKO & WILTSCHKO, 1995, 2005, 2006). Hasta la fecha no ha sido publicada una revisión general sobre las implicaciones del campo magnético terrestre en la orientación de los anfibios. El presente trabajo constituye el primer esfuerzo por presentar el estado actual del conocimiento sobre la orientación magnética en los anfibios, analizando las diferencias entre el sentido direccional magnético y el sentido de mapa magnético, y revisando las principales hipótesis en torno a los mecanismos de magnetorrecepción implicados.

CARACTERÍSTICAS DEL CAMPO MAGNÉTICO TERRESTRE

La Tierra se comporta como un enorme imán,

con los polos magnéticos cercanos a los polos geográficos o rotacionales. Aunque en realidad el polo norte magnético se encuentra en posición sur geográfica, y viceversa, se acepta por tradición llamar polo norte magnético al extremo del dipolo terrestre más próximo al polo norte geográfico, y polo sur magnético al situado en zonas antárticas (CAMPBELL, 2003). El campo proviene de fuentes en el núcleo y la corteza terrestre; el campo principal lo originan las corrientes de convección y remolinos del material fundido del núcleo externo, mientras que las rocas magnetizadas de la corteza producen campos localizados, conocidos como anomalías magnéticas. El dipolo del núcleo domina el campo que percibimos (> 90%) y es responsable de que la intensidad y dirección del vector del campo magnético varíen sistemáticamente desde el ecuador magnético a los polos magnéticos. Su intensidad varía desde 25 micro-Tesla (μT) en el ecuador a 65 μT en los polos y la dirección del vector resultante varía desde el ecuador magnético, donde es paralelo a la superficie de la Tierra, hasta los polos donde es perpendicular (SKILES, 1985). Así, las líneas del campo magnético abandonan la superficie terrestre en el polo sur magnético, rodean el globo y posteriormente ingresan en la Tierra por el polo norte magnético. Como consecuencia, las líneas del campo apuntan hacia arriba (hacia el espacio) en el hemisferio sur, corren paralelas a la superficie terrestre en el ecuador magnético y apuntan hacia abajo (hacia el interior de la Tierra) en el hemisferio norte (Fig. 1A). De esta forma, en cualquier punto del planeta, el campo magnético puede describirse como un vector en el espacio tridimensional (Fig. 1B).

Sobre el patrón general descrito se superponen ciertas irregularidades espaciales y temporales. Así, el campo regular originado en el núcleo interno puede ser localmente

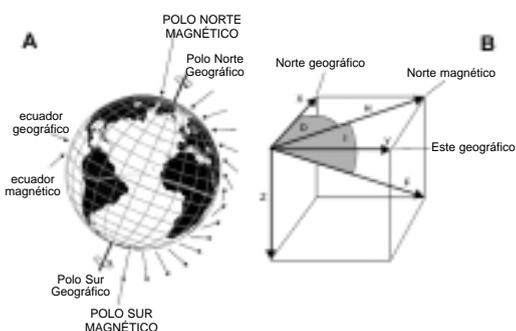


FIGURA 1. (A) Diagrama del campo magnético terrestre, en el que las líneas de campo se representan como flechas, mostrándose la variación latitudinal del ángulo de inclinación (perpendicular a la superficie en los polos y paralelo en el ecuador) y de la intensidad magnética (indicada por la longitud de las flechas en la figura) (modificado de MUHEIM, 2004). (B) Parámetros del vector de campo geomagnético (modificado de WALKER *et al.*, 2002). F: intensidad total de campo; D: declinación magnética; H: intensidad horizontal o en superficie; I: inclinación magnética; X, Y, Z: componentes vectoriales.

FIGURE 1. (A) Schematic drawing of the Earth's magnetic field. The arrows represent the course of the magnetic field lines, showing the latitudinal variation of the inclination angle (which is perpendicular to the Earth's surface at the magnetic poles and parallel to the surface at the magnetic equator) and total intensity (represented in the drawing by the relative length of the arrows) (modified from MUHEIM, 2004). (B) Elements of the magnetic field vector (modified from WALKER *et al.*, 2002). F: total intensity; D: magnetic declination; H: vector component in the surface or horizontal intensity; I: magnetic inclination; X, Y, Z: vector components.

distorsionado por los materiales magnéticos de la corteza externa, responsables de las anomalías magnéticas. Estos campos localizados son generalmente pequeños (< 5% del campo total), pero pueden variar rápidamente en distancias cortas, con ligeros aumentos o disminuciones en el patrón global de intensidad, raramente de más de 1000 nano-Tesla (nT) (PHILLIPS, 1996).

Por otra parte, el campo magnético terrestre experimenta variaciones temporales de origen natural, de diversa magnitud y debidas a diferentes fuentes. Así, las corrientes eléctricas en la ionosfera y en la

propia Tierra producen fluctuaciones diarias en el campo magnético. Estas variaciones incluyen las alteraciones diurnas regulares, asociadas con el viento solar. La radiación electromagnética originada en el Sol provoca variaciones del campo magnético que son especialmente fuertes en la zona de la Tierra iluminada, conduciendo a fluctuaciones a lo largo del día, del orden de 30 nT a 100 nT, con descensos en la intensidad magnética especialmente durante el mediodía (CAMPBELL, 2003). Además, las tormentas magnéticas ocasionales, asociadas a las llamaradas solares, pueden provocar cambios más pronunciados en todos los parámetros magnéticos, con variaciones de hasta 500 nT o aún mayores. Aparte de estas oscilaciones, que suceden a una escala temporal pequeña, existen cambios más graduales en el campo magnético, debido a modificaciones de los patrones de corrientes generados en el propio núcleo externo. Esto conduce a la llamada variación secular, que provoca cambios en la localización de los polos magnéticos que son lo suficientemente importantes como para obligar a revisar los mapas magnéticos a intervalos de cinco años (COURTILLOT & LE MOUËL, 1988). A escalas temporales mayores se dan cambios más importantes, como inversiones de la polaridad cada 10^5 - 10^6 años, desapareciendo la componente dipolar durante periodos de 10^3 - 10^4 años (SKILES, 1985).

Sin embargo, a pesar de las irregularidades espaciales y temporales mencionadas, se puede considerar que el patrón regular del campo geomagnético constituye, debido a su estructura, una fuente de información para la navegación omnipresente y relativamente fiable (WILTSCHKO & WILTSCHKO, 2005).

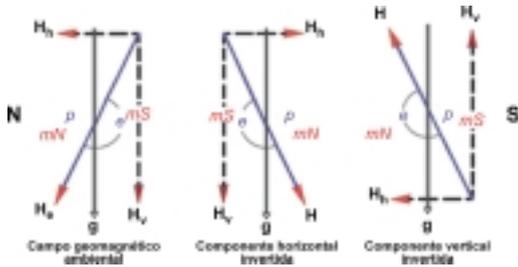
Dos son los tipos de información proporcionada por el campo geomagnético: información direccional, proporcionada por el vector magnético, que puede ser utilizado

como una brújula, permitiendo al animal mantener un rumbo determinado, e información sobre la posición geográfica, que puede ser suministrada por varios parámetros del campo magnético como son el ángulo de inclinación, la intensidad total del campo, la intensidad de la componente horizontal del campo y la intensidad de la componente vertical del campo. Estos parámetros del campo geomagnético presentan gradientes entre los polos magnéticos y el ecuador magnético, por lo que pueden ser utilizados como componentes de un sistema que indique la posición (WILTSCHKO & WILTSCHKO, 1995, 2006; CAMPBELL, 2003; DIEGO-RASILLA, 2004).

USO DE LA INFORMACIÓN MAGNÉTICA EN LA ORIENTACIÓN Y NAVEGACIÓN DE LOS ANFIBIOS

Orientación mediante compás magnético

En los anfibios han sido descritos dos tipos de mecanismos de compás magnético con diferencias esenciales en sus características funcionales: un compás de polaridad y un compás de inclinación (Fig. 2). El compás de polaridad funciona de modo similar a las brújulas que nosotros utilizamos, ya que usa la polaridad del campo magnético para distinguir entre el norte y el sur magnético. El compás de inclinación, por el contrario, ignora la polaridad y depende de la dirección axial de las líneas de campo, obteniendo información direccional unimodal mediante la interpretación de la inclinación de las líneas de campo con respecto hacia arriba y abajo. Esto implica que el compás magnético de inclinación no distingue entre norte magnético y sur magnético, sino entre un movimiento “hacia los polos”, correspondiente al extremo del eje definido por un menor ángulo entre el vector total de campo y la gravedad (las líneas de campo pasan a apuntar hacia el suelo) y “hacia el ecuador”,



donde las líneas de campo apuntan hacia arriba (se van volviendo paralelas a la superficie terrestre) (WILTSCHKO & WILTSCHKO, 2006).

Para descubrir si un animal utiliza un compás de polaridad o uno de inclinación bastaría con estudiar su respuesta de orientación en un campo magnético con la componente vertical invertida (WILTSCHKO & WILTSCHKO, 2006) (véase Fig. 2). Se ha comprobado que roedores (MARHOLD *et al.*, 1997a) y langostas (LOHMANN *et al.*, 1995) mantienen su orientación al invertir 180° la componente vertical del campo magnético, lo que indica que poseen un compás de polaridad, mientras que las aves (WILTSCHKO & WILTSCHKO, 1972), los urodelos (PHILLIPS, 1986a) y las tortugas marinas (LIGHT *et al.*, 1993) invierten sus rumbos de orientación, lo que demuestra que poseen un compás de inclinación.

La orientación mediante compás magnético ha sido demostrada en varias especies de anfibios, que lo utilizan en los desplazamientos hacia las áreas de reproducción y en su orientación respecto al eje-Y (FERGUSON & LANDRETH, 1966), eje perpendicular a la línea formada por la orilla, sobre el que efectúan desplazamientos hacia zonas de aguas profundas, o bien hacia la orilla del medio acuático.

El tritón *Notophthalmus viridescens*, muestra una precisa orientación mediante compás magnético tanto en su comporta-

FIGURA 2. Esquema del campo geomagnético y dos campos experimentales vistos desde el oeste hacia el este, mostrando los dos tipos de brújulas magnéticas identificadas en los animales. Las flechas rojas indican la polaridad del campo, la dirección de las líneas de campo aparece en azul. Izquierda: campo geomagnético local, con polaridad norte y líneas de campo apuntando sur-arriba/norte-abajo. Centro: componente horizontal invertida mediante bobinas Helmholtz, con polaridad sur y líneas de campo apuntando norte-arriba/sur-abajo. Derecha: componente vertical invertida, manteniendo la polaridad norte, pero las líneas de campo apuntando sur-abajo/norte-arriba. El compás de polaridad se basa en la polaridad de las líneas de campo, sus lecturas mN, (norte magnético), en la dirección de la polaridad, y mS (sur magnético) en la dirección opuesta aparecen en rojo. El compás de inclinación se basa en la dirección de las líneas de campo y su inclinación; sus lecturas *p* (hacia el polo), donde las líneas de campo apuntan hacia abajo, y *e* (hacia el ecuador), donde apuntan hacia arriba, aparecen en azul. Obsérvese que al invertir la componente vertical un compás de polaridad señala la misma dirección que en el campo geomagnético local, mientras que un compás de inclinación indica direcciones inversas (modificado de WILTSCHKO & WILTSCHKO, 2006). g: vector gravedad, H: vector de los campos experimentales, He: vector del campo magnético terrestre, Hh: componente horizontal del campo, Hv: componente vertical del campo, N: Norte geográfico, S: sur geográfico.

FIGURE 2. Schematic view of the geomagnetic field and two experimental fields viewed from west to east, showing the two types of magnetic compass identified in animals. The arrows indicating the polarity of the field are given in red, the course of the field lines is given in blue. Left: local geomagnetic field with northward polarity and field lines running south-up/north-down. Center: horizontal component reversed by Helmholtz coils, with southward polarity and field lines running north-up/south-down. Right: vertical component inverted, with polarity remaining northward, but the field lines running south-down/north-up. The "polarity compass" is based on the polarity of the field lines, its readings mN (magnetic north), in the direction of polarity, and mS (magnetic south) in the opposite direction, are given in red. The inclination compass is based on the course of the field lines and their inclination; its readings *p* (poleward), where the field lines point downward, and *e* (equatorward), where they point upward, are given in blue. Note that when the vertical component of a polarity compass is inverted it indicates the same direction as in the local geomagnetic field, while an inclination compass indicates reversed directions (modified from WILTSCHKO & WILTSCHKO, 2006). g: gravity vector, H: vector of the experimental fields, He: vector of the geomagnetic field, Hh: horizontal component, Hv: vertical component, N: geographic North, S: geographic South.

miento de orientación respecto al eje-Y, como en sus movimientos en la dirección de sus charcas de cría una vez que han sido desplazados desde ellas al lugar de experimentación (PHILLIPS, 1986a, b). Si se invierte la componente vertical del campo magnético cuando se estudia su orientación en relación con el eje-Y, los tritones cambian su rumbo de orientación 180°, mientras que en los experimentos en los que se orientan de regreso al hogar los tritones no se ven afectados por este tratamiento (PHILLIPS, 1986b). El hecho de que su capacidad de orientación de regreso al hogar no se vea afectada por la inversión de la componente vertical del campo, indica que este comportamiento responde a la polaridad horizontal del campo magnético, lo que sugiere la existencia de dos mecanismos de magnetorrecepción diferentes, uno de ellos ligado a la orientación respecto al eje-Y y el otro vinculado al comportamiento de regreso al hogar (PHILLIPS, 1986b). Experimentos realizados con otras especies de tritones confirman estos hallazgos. Los tritones alpinos, *Mesotriton alpestris*, después de ser desplazados desde sus charcas de cría hasta el lugar de experimentación, distante más de 9 km, son capaces de orientarse tomando el rumbo de vuelta a sus charcas utilizando un compás magnético como única fuente de información direccional (DIEGO-RASILLA *et al.*, 2005). También hemos podido constatar la utilización de un compás magnético en el comportamiento de orientación respecto al eje-Y de las larvas de tritón ibérico, *Lissotriton boscai* (RODRÍGUEZ-GARCÍA & DIEGO-RASILLA, 2006a), compás magnético que también utilizan los individuos adultos de tritón ibérico en esta misma tarea de orientación (L. Rodríguez-García & F.J. Diego-Rasilla, datos no publicados).

La orientación hacia las charcas de cría en el caso de *M. alpestris* (DIEGO-RASILLA, 2003)

y la orientación respecto al eje-Y en *N. viridescens* (PHILLIPS & BORLAND, 1992a) no son posibles en ausencia total de luz, lo que indica que el mecanismo de magnetorrecepción que controla el compás magnético es dependiente de la luz (PHILLIPS & BORLAND, 1992b, 1994; DEUTSCHLANDER *et al.*, 1999b; RITZ *et al.*, 2002). Nuestros experimentos con tritones alpinos sugieren que los niveles nocturnos de iluminación, incluso en ausencia de la luz de la luna, son suficientes para que opere el compás magnético (DIEGO-RASILLA *et al.*, 2005). Por lo tanto, el compás magnético de los tritones parece operar bajo niveles débiles de luz nocturna, pero no en oscuridad total, como parece ser también el caso en las aves migratorias (WILTSCHKO & WILTSCHKO, 2002).

El compás magnético de los anfibios también se ve afectado por la longitud de onda de la luz, teniendo ésta un efecto directo sobre el mecanismo de magnetorrecepción (PHILLIPS & BORLAND, 1992a, b, 1994). En experimentos realizados con *N. viridescens* se observó que cuando el comportamiento de orientación de los tritones respecto al eje-Y era examinado bajo luz de espectro total y bajo luz de longitud de onda corta (400-450 nm) éstos se orientaban claramente mediante compás magnético hacia la orilla. Sin embargo, con luz de longitud de onda larga (550-600 nm), se orientaban mediante compás magnético, pero siguiendo un rumbo rotado 90° en sentido contrario al de las agujas del reloj con respecto a la dirección de la orilla (PHILLIPS & BORLAND, 1992b, c). Experimentos recientes en los que hemos estudiado la influencia de la longitud de onda de la luz sobre la orientación magnética respecto al eje-Y de larvas de *Lissotriton boscai* han conducido a idénticos resultados (L. Rodríguez-García & F.J. Diego-Rasilla, datos no publicados). Esta rotación de 90° resulta de un efecto directo

de la luz sobre el mecanismo de magnetorrecepción.

PHILLIPS & BORLAND (1992c) propusieron un modelo para explicar cómo un cambio en la longitud de onda de la luz podría alterar la respuesta direccional de un mecanismo de magnetorrecepción dependiente de la luz. Este mecanismo recibiría dos entradas de información, la correspondiente a la luz de longitud de onda corta y la de la luz de longitud de onda larga. La rotación de 90° puede explicarse por una interacción antagónica entre la entrada de onda corta (≤ 450 nm) y la entrada de longitud de onda larga (≥ 500 nm) (PHILLIPS & BORLAND, 1992c). Según este modelo, longitudes de onda intermedias, que estimulan las dos entradas por igual, deberían hacer que los patrones complementarios de ambas entradas se contrarrestaran. Un claro apoyo a este modelo lo constituye el hecho de que los tritones examinados bajo luz de 475 nm sean incapaces de orientarse en relación con el campo magnético (PHILLIPS & BORLAND, 1992c).

En experimentos en los que se estudiaba la orientación de *N. viridescens* con respecto a sus lugares de reproducción, los animales examinados bajo luz de espectro total y bajo luz de longitud de onda corta se orientaron de regreso al hogar mediante compás magnético. Por el contrario, bajo luz de longitud de onda larga se orientaron al azar en relación al campo magnético (PHILLIPS & BORLAND, 1994). Por consiguiente, la luz de longitud de onda larga tiene diferentes efectos sobre la orientación respecto al eje-Y y sobre la orientación de regreso al hogar, lo que confirma la intervención de diferentes sistemas de magnetorrecepción en estos dos comportamientos de orientación (PHILLIPS & BORLAND, 1994). En la orientación respecto a la orilla (eje-Y) participa un compás magnético de inclinación dependiente de la luz, mientras que las propiedades del compor-

tamiento migratorio de los tritones son compatibles con el uso de un sistema de magnetorrecepción híbrido que recibe información de un compás magnético dependiente de la luz y de un detector de la intensidad (o inclinación) no dependiente de la luz que, a diferencia del compás, es sensible a la polaridad del campo magnético (PHILLIPS & BORLAND, 1994).

DODT & HEERD (1966) identificaron en el órgano frontal de ranas (prolongación de la glándula pineal que es homóloga al lóbulo parapineal de la glándula pineal en urodelos), un fotoreceptor extraocular que recibe entradas espectrales antagónicas coincidentes con las sugeridas en el modelo antagónico propuesto por PHILLIPS & BORLAND (1992c). Los tritones carecen de este órgano, pero el cuerpo pineal es sensible a la luz transmitida a través del cráneo. Cuando se adosan sobre la cabeza de tritones pequeños filtros espectrales que alteran selectivamente la longitud de onda de la luz que alcanza la glándula pineal, es posible determinar que las entradas de luz de longitud de onda corta y larga del compás magnético se encuentran de hecho situadas en la glándula pineal o muy cerca de ella. Por lo tanto, la orientación magnética dependiente de la luz en *N. viridescens* se encuentra mediada por receptores extraoculares, probablemente localizados en el complejo pineal o más profundos en el cerebro, quizás en el hipotálamo (DEUTSCHLANDER *et al.*, 1999a, b; PHILLIPS *et al.*, 2001).

En resumen, el compás magnético de los tritones es dependiente de la luz (PHILLIPS & BORLAND, 1992a, b; DEUTSCHLANDER *et al.*, 1999b; PHILLIPS *et al.*, 2001) y las evidencias experimentales sugieren que se trata de un “compás químico” (véase el apartado “magnetorrecepción química”) basado en las interacciones de pares de radicales fotoexcitados con el campo magnético ambiental,

según direcciones específicas (SCHULTEN & WINDEMUTH 1986; RITZ *et al.*, 2000).

Se dispone de poca información sobre las características del compás magnético utilizado por los anuros en su comportamiento de orientación. Estudios realizados por SINSCH (1987, 1990, 1992) han demostrado que el campo geomagnético es utilizado por *Bufo bufo*, *B. calamita* y *B. spinulosus* para orientarse en sus desplazamientos hacia los lugares de reproducción; sin embargo, estos estudios no fueron capaces de determinar si el campo magnético estaba implicado en el sentido direccional, es decir la “brújula” o compás, o bien en el sentido de posición geográfica (el “mapa”).

La orientación mediante compás magnético en anuros solamente se ha demostrado en renacuajos de *Rana catesbeiana* (FREAKE *et al.*, 2002) y de *Pelophylax perezii* (DIEGO-RASILLA & PHILLIPS, 2007). Los renacuajos de ambas especies se orientan mediante un compás magnético a lo largo del eje definido por la orilla y las aguas profundas (eje-Y). En los renacuajos de *R. catesbeiana* se ha demostrado que dicho compás magnético es dependiente de la luz, respondiendo a la luz de longitud de onda larga y de longitud de onda corta de modo semejante a como lo hace el compás magnético que utiliza *N. viridescens* para orientarse respecto al eje-Y (FREAKE & PHILLIPS, 2005). Por consiguiente, las brújulas magnéticas de urodelos y anuros presentan propiedades semejantes, lo que sugiere que el mecanismo de magneto-recepción dependiente de la luz se encuentra ya presente en el antepasado común de los Lissamphibia (FREAKE & PHILLIPS, 2005).

Navegación magnética

El campo geomagnético no proporciona solamente información direccional; la intensidad y/o la inclinación magnética pueden ser utilizadas para obtener infor-

mación sobre la posición geográfica, algo esencial para efectuar una verdadera navegación. Este aspecto de la orientación magnética está menos documentado y las evidencias existentes provienen de un pequeño número de especies (WILTSCHKO & WILTSCHKO, 2006). Así, la capacidad de realizar una verdadera navegación utilizando el campo geomagnético ha sido confirmada en unas pocas especies de vertebrados, incluyendo tritones (PHILLIPS *et al.*, 1995; FISCHER *et al.*, 2001), cocodrilos (RODDA 1984a, b, 1985), tortugas marinas (LOHMANN *et al.*, 2001, 2004), aves (BEASON & SEMM, 1996; BEASON *et al.*, 1997; MUNRO *et al.*, 1997a, b; FISCHER *et al.*, 2003; WILTSCHKO & WILTSCHKO, 2003) y recientemente en un invertebrado, la langosta *Panulirus argus* (BOLES & LOHMANN, 2003).

En el caso de los anfibios está claramente documentada en *N. viridescens*; cuando el comportamiento de orientación de estos tritones es examinado bajo campos magnéticos con valores de inclinación característicos de lugares que distan decenas de kilómetros del lugar donde se realiza el experimento, los animales escogen direcciones de desplazamiento que les habrían conducido a sus charcas de cría si verdaderamente hubieran sido desplazados a tales sitios. Esto muestra claramente que pueden usar la inclinación magnética o una de sus componentes (la intensidad horizontal o la vertical) para obtener información sobre su posición en relación con su objetivo (FISCHER *et al.*, 2001; PHILLIPS *et al.*, 2002), lo que es parte del proceso de navegación que les permite determinar el rumbo hacia casa (WILTSCHKO & WILTSCHKO, 2006). Sin embargo, cambios idénticos en la inclinación no afectan a la orientación magnética cuando se estudia la orientación de los tritones en relación con la orilla de las charcas (orientación respecto al eje-Y), tarea de orientación que no precisa

del uso de un mapa, sino sólo de un mecanismo de brújula (FISCHER *et al.*, 2001). Por lo tanto, las evidencias experimentales indican que los cambios observados en la orientación hacia sus charcas de cría, al variar los valores de inclinación, son debidos a un efecto sobre el mapa de navegación (PHILLIPS *et al.*, 2002). Así, estos animales utilizan la inclinación magnética como fuente de información sobre la posición geográfica, para lo cual deben aprender el alineamiento de los gradientes de inclinación alrededor de su charca de cría, de forma que al ser desplazados a lugares desconocidos puedan comparar los valores del campo geomagnético local con los valores de inclinación existentes en su charca, determinando de este modo su posición geográfica en relación con su hogar (DIEGO-RASILLA, 2004; PHILLIPS *et al.*, 2005).

Aunque las evidencias sobre la navegación magnética en los tritones son convincentes, el escepticismo está garantizado si consideramos la dificultad que entraña el detectar la variación del campo magnético necesaria para determinar la posición en el rango de movimientos típicos de los tritones (1-2 km) (PHILLIPS *et al.*, 2005). La variación espacial en el campo magnético es extremadamente débil, los gradientes en el campo magnético varían en dirección y alineamiento dependiendo del lugar, variando en promedio aproximadamente $0.01^\circ/\text{km}$ en inclinación y $0.01\%/\text{km}$ en intensidad total. Además, los cambios a largo plazo en el campo magnético de la Tierra (variación secular) y la variación diaria tienden a ser mayores en magnitud que la variación espacial que encuentra un tritón durante sus desplazamientos (PHILLIPS, 1996). Las investigaciones realizadas con tritones alpinos *M. alpestris* sugieren que atienden preferentemente a la información magnética obtenida durante la noche (cuando el campo magnético de la Tierra es más estable), para

elaborar su mapa de navegación y determinar así su posición geográfica en relación con su charca; es decir, utilizan preferentemente medidas del campo magnético obtenidas en momentos del día en los que los errores resultantes de las variaciones temporales naturales son mínimos (DIEGO-RASILLA & PHILLIPS, 2004; PHILLIPS *et al.*, 2005).

POSIBLES MECANISMOS DE MAGNETORRECEPCIÓN

Tres son los mecanismos propuestos para explicar el proceso de la magnetorrecepción: la inducción electromagnética, reacciones químicas dependientes del campo magnético y la participación de magnetita biogénica (LOHMANN & JOHNSEN, 2000; DIEGO-RASILLA, 2004). Sin embargo, la actual discusión se centra principalmente en dos modelos sustentados por evidencias experimentales en cuya explicación nos centraremos seguidamente: la hipótesis de la magnetita, que propone un proceso primario en el que participan minúsculos cristales de material permanentemente magnético, y el modelo de los pares de radicales, que sugiere un “compás químico” basado en transiciones “singlete-triplete” en fotopigmentos (WILTSCHKO & WILTSCHKO, 2006).

Magnetorrecepción química

Este mecanismo de magnetorrecepción supone la existencia de reacciones químicas moduladas por el campo magnético terrestre. Aunque a primera vista puede parecer poco probable que un campo magnético tan débil como el de la Tierra pueda influir en una reacción química, se han propuesto varios tipos de mecanismos en los que, bajo ciertas circunstancias, campos de tan baja magnitud como el terrestre, son lo suficientemente fuertes como para influir sensiblemente en reacciones químicas específicas. Entre todos

los modelos propuestos (SCHULTEN & WINDEMUTH, 1986; RITZ *et al.*, 2000), los que cuentan con mayor aceptación actualmente son aquellos que implican reacciones químicas con participación de los llamados “pares de radicales”, o pares de moléculas cargadas que se mantienen en proximidad dentro de una solución (SCHULTEN & WINDEMUTH, 1986). Puesto que ese tipo de moléculas poseen un número impar de electrones, con un electrón desapareado, pueden asumir un momento magnético propio. En general, el movimiento orbital de cada electrón en un átomo crea un pequeño campo magnético, e igualmente el giro de un electrón sobre su eje provoca un “spin” que, a su vez, genera un segundo campo magnético. La orientación del campo magnético producido por el “spin” del electrón en relación con la orientación del campo producido por su movimiento orbital tiene un pequeño efecto sobre la energía total del electrón. Al mismo tiempo, los protones y neutrones del núcleo tienen “spines” que se suman de modo complejo originando un “spin” nuclear total. Así, los electrones y el núcleo poseen momentos magnéticos intrínsecos proporcionales a su “spin”, por lo que las moléculas formadas por muchos electrones y núcleos adoptan estados cuánticos con diferentes “spines” y diferentes momentos magnéticos, llamados estados “singlete” (aquellos que tienen “spin” igual a cero) y estados “triplete” (con “spin” uno). Las moléculas en diferentes estados de “spin” son también químicamente diferentes, poseyendo energías distintas y reaccionando de forma diferente, por lo que una transición desde un estado “singlete” a un estado “triplete” puede, por lo tanto, actuar como un interruptor molecular, iniciando una reacción sensorial, siendo esta la premisa en la que se basan los modelos de compás magnético de tipo químico (LOHMANN & JOHNSEN, 2000).

El esquema de magnetorrecepción basada en un mecanismo de “par de radicales”, propuesto en primer lugar por SCHULTEN & WINDEMUTH (1986), ha sido desarrollado y ampliado recientemente (RITZ *et al.*, 2000) y ha conseguido reunir un número bastante elevado de pruebas experimentales a su favor al aplicarlo a aves y anfibios (DEUTSCHLANDER *et al.*, 1999b; RITZ *et al.*, 2002). En concreto, este modelo propone una reacción bioquímica de transferencia de electrones fotoinducida, que es el modo más común de generar pares de radicales y donde los campos magnéticos externos pueden inducir cambios en los estados de “spin” de los productos. Este sistema de magnetorrecepción química tiene como paso inicial la transferencia de un electrón desde una macromolécula donante excitada a una macromolécula receptora, quedando cada una con un electrón desapareado (Fig. 3). Así, se pueden formar pares de radicales en estado “singlete” con “spines” antiparalelos, los cuales, por interconversión “singlete-triplete” pueden pasar a convertirse en pares de tipo “triplete”, con sus electrones libres con “spines” paralelos. Según este modelo, el campo geomagnético alteraría la dinámica de la transición entre diferentes estados de “spin” y, como consecuencia, la velocidad de producción de “tripletes” dependería del alineamiento de la macromolécula con respecto al campo magnético ambiental. Por lo tanto, esos productos químicamente diferentes pueden ser modulados por la fuerza y la dirección de un campo magnético externo, por lo que potencialmente proporcionarían las bases de un compás magnético (RITZ *et al.*, 2000).

Sin embargo, para que un campo magnético externo sea capaz de influir de modo apreciable en la probabilidad de transiciones entre estados “singlete” y “triplete” del par de radicales, se tienen que cumplir una

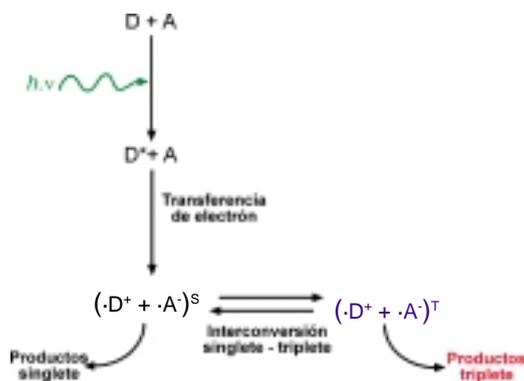


FIGURA 3. Esquema del mecanismo de pares de radicales. Una molécula absorbe un fotón de luz y se crea un par de radicales de tipo "singlete" por transferencia de electrones. Los procesos de interconversión "singlete-triplete" conducen a pares de tipo "triplete", de forma que la producción de "tripletes" depende del alineamiento de las moléculas con respecto al campo magnético ambiental. Los productos "triplete" son químicamente diferentes de los "singletes" y así pueden jugar un papel en la magnetorrecepción (modificado de RITZ *et al.*, 2000).

FIGURE 3. Diagram illustrating the mechanism of radical pairs. A molecule absorbs a photon and, by electron transfer, a singlet radical pair is formed. Singlet-triplet interconversion leads to triplet pairs, with the triplet yield depending on the alignment of the molecules in the ambient magnetic field. Triplet products are chemically different from the singlet products and thus may play a role in magnetoreception (modified from RITZ *et al.*, 2000).

serie de condiciones. En primer lugar, los campos magnéticos internos creados por los "spines" nucleares de la molécula deben ser relativamente débiles. Además, la separación de los dos miembros del par de radicales debe mantenerse dentro de un rango espacial estrecho durante tiempo suficiente para que ocurran las conversiones entre estados (DEUTSCHLANDER *et al.*, 1999b). Asimismo, para que el sistema sea lo suficientemente sensible como para detectar el débil campo magnético terrestre, la reacción de par de radicales debe ser relativamente lenta en términos químicos, durando en torno a 100 nanosegundos. Sin embargo, la reacción tampoco debiera ser excesivamente lenta, ya

que en ese caso las correlaciones de "spin" se volverían aleatorias debido a los denominados procesos de relajación "spin-enrejado" que reducen los efectos del campo magnético (RITZ *et al.*, 2000). Por último, la transferencia inicial de un electrón no debe aleatorizar las relaciones iniciales de "spin" (paralelas u opuestas) de los dos electrones de las macromoléculas que formarán el par de radicales. Para que todas estas condiciones se cumplan, la reacción del par de radicales debe tener lugar en el interior de membranas celulares y la transferencia inicial de un electrón debe ser inducida por fotoexcitación, es decir, absorción de luz (SCHULTEN & WINDEMUTH, 1986). Por lo tanto, ya que la formación de pares de radicales necesita desencadenarse por la absorción de un fotón, de forma similar a las reacciones fotosintéticas (Fig. 3), los magnetorreceptores químicos deben ser también fotorreceptores. Es decir, las macromoléculas implicadas en el par de radicales deberían ser fotopigmentos (RITZ *et al.*, 2000).

Para que la magnetorrecepción química proporcione información direccional y pueda servir como brújula en la orientación espacial, la producción de productos "triplete" resultante de la reacción ha de variar con la dirección en la que se mueve el animal. Por ello, estos modelos asumen que las macromoléculas afectadas (fotopigmentos) debieran estar en una disposición ordenada, orientadas en varias direcciones y manteniendo una posición fija en relación al animal. Esta condición se cumple, por ejemplo, en la disposición esférica de fotopigmentos en los ojos de vertebrados (o también en el complejo pineal de anfibios; DEUTSCHLANDER *et al.*, 1999b), donde de forma adicional se da la característica de que los fotorreceptores/magnetorreceptores están conectados a una cadena de transducción nerviosa.

RITZ *et al.* (2000) sugieren que los cripto-

cromos podrían ser las moléculas fotorreceptoras responsables de la magnetorrecepción química. Los criptocromos son un tipo de fopigmentos que poseen la habilidad de formar pares de radicales tras procesos de fotoexcitación (RITZ *et al.*, 2002). Estos criptocromos están implicados en los sistemas circadianos de plantas y animales, y se han encontrado en la retina y en la glándula pineal de muchos animales (NEMEC *et al.*, 2005), incluidos los anfibios (DEUTSCHLANDER *et al.*, 1999b).

Evidencias que apoyan la magnetorrecepción química

Aunque el modelo de magnetorrecepción química mencionado no dispone aún de ninguna prueba directa, puesto que todavía no se conoce ninguna reacción bioquímica concreta que se vea afectada por el campo geomagnético (TIMMEL & HENBEST, 2004), existen un gran número de evidencias a su favor; expondremos seguidamente aquellas que tienen estrecha relación con los anfibios, aunque comentaremos brevemente algunas otras relacionadas con investigaciones sobre la magnetorrecepción en aves (véase WILTSCHKO & WILTSCHKO, 2005).

Una brújula o compás químico del tipo descrito sería, debido a sus características, un compás de inclinación, ya que los patrones de respuesta serían centralmente simétricos en torno al eje de las líneas de campo magnético, es decir, suministrarían información de tipo axial y no polar (RITZ *et al.*, 2000), lo cual está en consonancia con las propiedades descritas en las brújulas magnéticas de grupos como las aves, las tortugas marinas y los anfibios.

Por otra parte, la característica más evidente de una magnetorrecepción basada en reacciones químicas y fotorreceptores es su dependencia de la luz. Esta dependencia de la luz se ha probado en la orientación magnética

de aves y tritones, los cuales son incapaces de orientarse de forma correcta en situaciones de oscuridad total (PHILLIPS & BORLAND, 1992a; DIEGO-RASILLA, 2003; WILTSCHKO & WILTSCHKO, 2005). Además, si en la magnetorrecepción están implicados fopigmentos, es poco probable que éstos absorban luz en todo el rango del espectro, por lo que el modelo predice que la orientación por compás magnético también debería verse modificada por las longitudes de onda de la luz incidente. Estos efectos de las diferentes longitudes de onda de la luz ambiental sobre la orientación magnética han sido constatados tanto en aves (WILTSCHKO & WILTSCHKO, 2005), como en anfibios urodelos (PHILLIPS & BORLAND, 1992b; DEUTSCHLANDER *et al.*, 1999a, b) y anuros (FREAKE & PHILLIPS, 2005).

Otro paso crucial en la demostración del modelo de magnetorrecepción química es la identificación de la región receptora del estímulo magnético. Las consideraciones teóricas del modelo de RITZ *et al.* (2000) sugirieron los ojos de vertebrados como el lugar de magnetorrecepción, tal como se ha podido comprobar en aves, con el descubrimiento añadido de que la percepción del estímulo magnético parece restringirse al ojo derecho (WILTSCHKO & WILTSCHKO, 2005). En los tritones, sin embargo, los receptores magnéticos parecen no estar en los ojos, sino que están localizados en el complejo pineal, (DEUTSCHLANDER *et al.*, 1999b). Además, el complejo pineal de anfibios también está implicado en la orientación mediante compás solar y por luz polarizada (PHILLIPS *et al.*, 2001). De acuerdo con estos hallazgos, PHILLIPS *et al.* (2001) han propuesto que el mecanismo de fotorrecepción utilizado tanto para la orientación por luz polarizada como para la orientación mediante brújula magnética en anfibios sea el mismo o que al menos ambos mecanismos estén estrechamente relacionados.

Por último, aunque los posibles mecanismos fisiológicos implicados en la magnetorrecepción química son aún prácticamente desconocidos, el modelo de par de radicales se ha visto apoyado recientemente por una serie de descubrimientos realizados en aves. Así, se han detectado respuestas electrofisiológicas a campos magnéticos en varias regiones del cerebro de aves que reciben proyecciones nerviosas procedentes del sistema visual. Por ejemplo, se han documentado respuestas magnéticas en células situadas en los techos ópticos y en el núcleo de la raíz óptica basal (nBOR) y estudios similares realizados en la glándula pineal de palomas han puesto de manifiesto la existencia de zonas sensibles a cambios graduales en la fuerza de campos magnéticos tan débiles como el terrestre (SEMM & DEMAINE, 1986). Por otra parte, la propuesta de que los criptocromos sean los fotorreceptores implicados en la magnetorrecepción (RITZ *et al.*, 2000) ha sido respaldada recientemente al detectarse su expresión en células retinarias y de la glándula pineal, con activación neuronal durante el momento de la magnetorrecepción (NEMEC *et al.*, 2005).

Magnetorrecepción basada en partículas de magnetita

Aunque el modelo de magnetorrecepción química basado en fotorreceptores ha conseguido considerable apoyo experimental, no permite explicar un gran número de comportamientos de orientación magnética observados en animales. Así, aunque se haya demostrado que el compás magnético de tritones, aves y moscas de la fruta es dependiente de la luz (DEUTSCHLANDER *et al.*, 1999b), otros animales, como tortugas marinas, ratas topo, abejas o el escarabajo de la harina, son en cambio capaces de utilizar el campo magnético para orientarse incluso en oscuridad total (LOHMANN & LOHMANN,

1993; WILTSCHKO & WILTSCHKO, 1995; MARHOLD *et al.*, 1997a, b; KIMCHI & TERKEL, 2001). Por otra parte, existen especies animales (roedores, peces salmónidos y tritones durante su orientación de regreso al hogar) que presentan comportamientos de orientación magnética con una sensibilidad polar directa, difícilmente explicable recurriendo al modelo químico, ya que éste únicamente permitiría la existencia de brújulas de inclinación (WILTSCHKO & WILTSCHKO, 2005). Además, los mecanismos de magnetorrecepción química tampoco son capaces de explicar la extremada sensibilidad magnética necesaria para ciertas tareas de navegación detectadas en varias especies, como el uso de un mapa de parámetros magnéticos para determinar posiciones geográficas. Sólo otro tipo de sistemas de magnetorrecepción, basados en minerales ferromagnéticos, mostrarían independencia de la luz y sensibilidad a la polaridad magnética, siendo además capaces de detectar pequeños cambios en los parámetros magnéticos, con la resolución necesaria para un mapa de navegación (WALKER *et al.*, 2002).

La magnetita es la única sustancia ferromagnética de origen biogénico que ha sido detectada en los animales (KIRSCHVINK *et al.*, 1985; JOHNSEN & LOHMANN, 2005). Se trata de una forma específica de óxido de hierro (Fe_3O_4), cuyas propiedades generales dependen de la forma y tamaño de las partículas. La mayoría de la magnetita aislada de animales corresponde a cristales de un solo dominio similares a los encontrados en bacterias magnetotácticas (KIRSCHVINK, 1989). Tales cristales son diminutos imanes permanentemente magnetizados que se alinean con el campo magnético terrestre si se les deja rotar libremente.

De forma general, en este mineral se producen interacciones entre estados de "spin" que provocan que los "spines" de átomos

adyacentes se alineen y acaben formando dominios con todos los “spines” paralelos. Así, las partículas grandes de magnetita incluyen múltiples dominios, con sus momentos magnéticos anulándose en su mayor parte entre sí, mientras que las partículas de tamaño entre 1.2 μm y 0.05 μm consisten en un dominio único (magnetita de un solo dominio) y tienen momentos magnéticos estables, actuando como imanes permanentes diminutos. Este último tipo de partículas fueron encontradas por primera vez en los seres vivos en la década de 1970, en el interior de bacterias magnetotácticas, y desde su descubrimiento ha cobrado fuerza la idea de que la percepción de la información magnética esté mediada por mecanismos basados en estos pequeños imanes biogénicos. Estas hipótesis de magnetorrecepción proponen, básicamente, que el movimiento de cristales de magnetita en el interior de células especializadas podría convertir la fuerza ejercida sobre las partículas por un campo magnético externo en una señal mecánica susceptible de ser detectada por el sistema nervioso.

Aunque aún no existe un concepto uniforme, han sido propuestos varios modelos de magnetorreceptores basados en consideraciones teóricas sobre diversos tipos de estructuras y cristales de magnetita (WILTSCHKO & WILTSCHKO, 2005). Muchos de estos modelos se basan en cristales de magnetita de un solo dominio, los cuales funcionarían como imanes permanentes, girando respecto al alineamiento del campo magnético de la Tierra dentro de la estructura receptora. Estos cristales podrían mediar la transducción de la información magnética de varias formas diferentes. Por ejemplo, una posibilidad es que los cristales de un solo dominio ejerzan torsión o presión en receptores secundarios (mecanorreceptores) al intentar alinearse las partículas respecto al campo

geomagnético externo. De forma alternativa, la rotación intracelular de cristales de magnetita podría abrir canales de iones directamente si, por ejemplo, existieran filamentos de citoesqueleto que conectaran esos cristales a los canales (WALKER *et al.*, 2002). En estos mecanismos hipotéticos, cadenas intracelulares de magnetita de un solo dominio permitirían a los animales detectar tanto la dirección del vector magnético (ya que el alineamiento medio de los cristales seguirá la dirección del campo externo) como la magnitud de intensidad de campo (ya que el grado de dispersión de las partículas está en función de dicho parámetro). Estos sistemas de magnetorrecepción podrían incluir detectores especializados en medir dirección y detectores especializados en medir intensidad (u otros parámetros magnéticos) de forma separada, o bien detectores que permitiesen extraer simultáneamente ambos tipos de informaciones. En cualquier caso, los animales podrían obtener, con una sensibilidad máxima, tanto información direccional (brújula magnética) como información de los componentes del vector magnético, potencialmente utilizable en la configuración de mapas de gradientes (WALKER *et al.*, 2002).

Otros modelos de mecanismos de magnetorrecepción consideran partículas de magnetita más pequeñas que los cristales de un solo dominio. Estas partículas, denominadas “superparamagnéticas”, tienen distintas propiedades magnéticas que la magnetita de un solo dominio, ya que no tienen un momento magnético permanente y, a temperatura ambiente, su momento magnético fluctúa como resultado de procesos de reagitación térmica. Sin embargo, aunque estas partículas no pueden rotar físicamente para alinearse con campos magnéticos externos, también podrían ser potencialmente utilizables para detectar información geomagnética. Así, el

eje magnético de un cristal superparamagnético rastrea el eje de cualquier campo magnético, incluso aunque el propio cristal se mantenga estacionario. En campos magnéticos de fuerza similar al terrestre, los cristales superparamagnéticos pueden generar campos lo suficientemente fuertes como para atraer o repeler otros cristales vecinos, de forma que las interrelaciones entre cristales tendrían igualmente el potencial de transformar la señal magnética en información mecánica bajo ciertas condiciones. Se han propuesto modelos de mecanismos basados en partículas superparamagnéticas que permitirían al sistema nervioso detectar expansiones o contracciones, en una única agrupación de cristales o en varios grupos dispuestos de manera ordenada, facilitando así la detección de la dirección del campo magnético, su intensidad o ambas características, de forma similar a los sistemas de cristales de un solo dominio (JOHNSEN & LOHMANN, 2005).

Hallazgos anatómicos que apoyan la hipótesis de la magnetita en anfibios

La detección de magnetita en animales es complicada debido a diversos factores. Los cristales de magnetita son difíciles de identificar microscópicamente, siendo demasiado pequeños para su detección por microscopía óptica convencional y demasiado poco abundantes en los tejidos para su detección por microscopía electrónica de transmisión. De forma adicional, los óxidos de hierro son contaminantes histológicos y ambientales comunes y pueden ser un subproducto de ciertos procesos biológicos, lo que acaba por complicar el estudio de posibles estructuras de detección magnética basadas en magnetita (WALKER *et al.*, 1997). Sin embargo, la magnetita ha terminado descubriéndose en un gran número de especies animales capaces de orientarse utilizando el campo magnético de la Tierra (como aves, salmones, tortugas ma-

rinas y anfibios; WILTSCHKO & WILTSCHKO, 2005). Así, partículas de magnetita han sido localizadas en el abdomen de abejas, mientras que en la mayoría de vertebrados parece encontrarse en regiones de la parte frontal de la cabeza, presentándose en general en forma de cristales de un solo dominio.

En el caso de los anfibios, sólo existen pruebas de presencia de mineral ferromagnético en *N. viridescens*, si bien no se ha definido el tipo de partículas ni su disposición espacial concreta (BRASSART *et al.*, 1999). La cantidad de material magnético de un solo dominio encontrado en esta especie de anfibio sería adecuada para el funcionamiento de un receptor de intensidad o de dirección magnética. Esto sugiere que la magnetita podría estar implicada al menos en la componente de mapa del comportamiento de orientación hacia los medios acuáticos en esta especie.

PERSPECTIVAS FUTURAS

En algunos lugares los gradientes locales de los parámetros magnéticos no son suficientemente regulares como para proporcionar información fiable sobre la posición geográfica. En estos lugares los tritones pueden ser incapaces de utilizar la información magnética para orientarse de regreso al hogar, por lo que debieran utilizar sistemas de orientación alternativos (FISCHER *et al.*, 2001). Por ejemplo, en *Triturus marmoratus* hemos observado que algunas poblaciones pueden orientarse de regreso al hogar utilizando el campo magnético de la Tierra (RODRÍGUEZ-GARCÍA & DIEGO-RASILLA, 2006b), mientras que en otras localidades no pueden utilizar estímulos magnéticos y regresan al hogar utilizando estímulos celestes (DIEGO-RASILLA & LUENGO, 2002). Profundizar en el estudio del comportamiento de regreso al hogar de animales procedentes

de diferentes localidades permitirá conocer el grado de plasticidad de este comportamiento, ya que los tritones utilizan diferentes mecanismos de orientación dependiendo de las condiciones locales.

Las investigaciones sobre los mecanismos de orientación de los tritones demuestran que utilizan un sistema multisensorial en el que integran diversos tipos de estímulos, no sólo el campo magnético, sino también estímulos celestes (LANDRETH & FERGUSON, 1967; DIEGO-RASILLA & LUENGO, 2002; DIEGO-RASILLA, 2003), olfativos (JOLY & MIAUD, 1993) y acústicos (DIEGO-RASILLA & LUENGO, 2004b, 2007). Estos hallazgos han sido el resultado de investigaciones realizadas en ambientes controlados, tratando de averiguar qué información pueden utilizar los anfibios y cómo responden a manipulaciones controladas. De este modo ha sido posible discernir entre mecanismos alternativos de orientación, si bien estos ambientes experimentales privan a los animales de información disponible en su hábitat natural y les causan estrés, además de limitar probablemente su comportamiento (AKESSON & HEDENSTROM, 2007). Por lo tanto, los experimentos que permitan conocer sus mecanismos de orientación en sus hábitats naturales acuáticos y terrestres, conducirán a una mejor comprensión del modo en que integran información sensorial de distinta naturaleza para esta tarea. Las mejoras tecnológicas en los sistemas de seguimiento permiten afrontar este nuevo enfoque; así, los reflectores armónicos de radar han sido utilizados con éxito para seguir a insectos voladores (RILEY *et al.*, 1996; ROLAND *et al.*, 1996; CAPALDI *et al.*, 2000) y podrían emplearse en el estudio de los mecanismos de orientación de anfibios.

Es preciso en el futuro obtener mapas de las variaciones espaciales del campo magnético alrededor de las charcas, ya que las

diferencias en la dirección de los gradientes locales y regionales podrían conducir a errores predecibles en la dirección de regreso al hogar cuando los tritones son desplazados más allá del alcance del gradiente local; además, estos mapas del campo local aportarán información que podrá contribuir a la identificación de otros parámetros magnéticos susceptibles de ser utilizados por los animales en su orientación (PHILLIPS, 1996).

Finalmente, consideramos que la investigación futura en este campo debe ser interdisciplinar; fundamentalmente biólogos y físicos deben unir sus esfuerzos para llegar a comprender en toda su extensión este extraordinario sistema de orientación.

REFERENCIAS

- ABLE, K.P. (1980): Mechanisms of orientation, navigation, and homing. Pp. 283-373, *in*: Gauthreaux, S.A. (ed.), *Animal Migration, Orientation and Navigation*. Academic Press, New York.
- AKESSON, S. & HEDENSTROM, A. (2007): How migrants get there: migratory performance and orientation. *BioScience*, 57: 123-133.
- BEASON, R.C. & SEMM, P. (1996): Does the avian ophthalmic nerve carry magnetic navigational information? *Journal of Experimental Biology*, 199: 1241-1244.
- BEASON, R.C., WILTSCHKO, R. & WILTSCHKO, K. (1997): Pigeon homing: effects of magnetic pulses on initial orientation. *Auk*, 114: 405-415
- BOLES, L.C. & LOHMANN, K.J. (2003): True navigation and magnetic maps in spiny lobsters. *Nature*, 421: 60-63.
- BRASSART, J., KIRSCHVINK, J.L., PHILLIPS, J.B. & BORLAND, S.C. (1999): A magnetite-based map component of homing in the Eastern red-spotted newt. *Journal of Experimental Biology*, 202: 3155-3160.

- BROWN, F.A., WEBB, H.M. & BARNWELL, F.H. (1964): A compass directional phenomenon in mud-snails and its relation to magnetism. *Biological Bulletin*, 127: 206–220.
- CAMPBELL, W.H. (2003): *Introduction to Geomagnetic Fields*. Cambridge University Press, Cambridge.
- CAPALDI, E.A., SMITH, A.D., OSBORNE, J., FAHRBACH, S.E., FARRIS, S.M., REYNOLDS, D., EDWARDS, A., MARTIN, A., ROBINSON, G.E., POPPY, G.M. & RILEY, J.R. (2000): Ontogeny of orientation flight in the honeybee revealed by harmonic radar. *Nature*, 403: 537-540.
- COURTILLOT, V. & LE MOUËL, J.L. (1988): Time variations of the earth's magnetic field: from daily to secular. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 16: 389-476.
- DEUTSCHLANDER, M.E., BORLAND, S.C. & PHILLIPS, J.B. (1999a): Extraocular magnetic compass in newts. *Nature*, 400: 324-325.
- DEUTSCHLANDER, M.E., PHILLIPS, J.B. & BORLAND, S.C. (1999b): The case for a light-dependent magnetoreception mechanism in animals. *Journal of Experimental Biology*, 202: 891-908.
- DEUTSCHLANDER, M.E., PHILLIPS, J.B. & BORLAND, S.C. (2000): Magnetic compass orientation in the eastern red-spotted newt, *Notophthalmus viridescens*: rapid acquisition of the shoreward axis. *Copeia*, 2000: 413-419.
- DIEGO-RASILLA, F.J. (2003): Homing ability and sensitivity to the geomagnetic field in the alpine newt, *Triturus alpestris*. *Ethology, Ecology & Evolution*, 15: 251-259.
- DIEGO-RASILLA, F.J. (2004): El sentido magnético y su uso en la orientación de los animales. Pp. 269-297, in: Pereira, D., Bárcena, M.A., Rubio, I. & Sesma, J. (eds.), *Aproximación a las Ciencias Planetarias*. Ediciones Universidad de Salamanca, Salamanca.
- DIEGO-RASILLA, F.J. & LUENGO, R.M. (2002): Celestial orientation in the marbled newt (*Triturus marmoratus*). *Journal of Ethology*, 20: 137-141.
- DIEGO-RASILLA, F.J. & LUENGO, R.M. (2004a): Mecanismos de orientación durante la migración reproductora del tritón alpino en Cantabria. *Locustella*, 2: 11-23.
- DIEGO-RASILLA, F.J. & LUENGO, R.M. (2004b): Heterospecific call recognition and phonotaxis in the orientation behavior of the marbled newt, *Triturus marmoratus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55: 556-560.
- DIEGO-RASILLA, F.J. & LUENGO, R.M. (2007): Acoustic orientation in the palmate newt, *Lissotriton helveticus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61: 1329-1335.
- DIEGO-RASILLA, F.J. & PHILLIPS, J.B. (2004): Obtención nocturna de la información para el mapa de navegación en el tritón alpino (*Triturus alpestris*). *Resúmenes del VIII Congreso Luso-Español, XII Congreso Español de Herpetología, Málaga*, 21-22.
- DIEGO-RASILLA, F.J. & PHILLIPS, J.B. (2007): Magnetic compass orientation in larval iberian green frogs, *Pelophylax perezi*. *Ethology*, 113: 474-479.
- DIEGO-RASILLA, F.J., LUENGO, R.M. & PHILLIPS, J.B. (2005): Magnetic compass mediates nocturnal homing by the alpine newt, *Triturus alpestris*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 58: 61-365.
- DODT, E. & HEERD, E. (1966): Mode of action of pineal nerve fibers in frogs. *Journal of Neurophysiology*, 25: 405-429.
- FERGUSON, D.E. & LANDRETH, H.F. (1966): Celestial orientation of the fowler's toad *Bufo fowleri*. *Behaviour*, 26: 105-123.
- FISCHER, J.H., FREAKE, M.J., BORLAND, S.C. & PHILLIPS, J.B. (2001): Evidence for the

- use of magnetic map information by an amphibian. *Animal Behaviour*, 62: 1-10.
- FISCHER, J.H., MUNRO, U. & PHILLIPS, J.B. (2003): Magnetic navigation by an avian migrant? Pp. 423-432, *in*: Belthold, P., Gwinner, E. & Sonnenschein, E. (eds), *Avian Migration*. Springer-Verlag, Heidelberg.
- FREAKE, M.J. & PHILLIPS, J.B. (2005): Light-dependent shift in bullfrog tadpole magnetic compass orientation, evidence for a common magnetoreception mechanism in anuran and urodeles amphibians. *Ethology*, 111: 241-254.
- FREAKE, M.J., BORLAND, S.C. & PHILLIPS, J.B. (2002): Use of magnetic compass for Y-axis orientation in larval bullfrogs, *Rana catesbeiana*. *Copeia*, 2002: 466-471.
- JOHNSEN, S. & LOHMANN, K.J. (2005): The physics and neurobiology of magnetoreception. *Nature Reviews Neuroscience*, 6: 703-712.
- JOLY, P. & MIAUD, C. (1993): How does a newt find its pond? The role of chemical cues in migrating newts (*Triturus alpestris*). *Ethology, Ecology & Evolution*, 5: 447-455.
- KIMCHI, T. & TERKEL, J. (2001): Magnetic compass orientation in the blind mole rat *Spalax ehrenbergi*. *Journal of Experimental Biology*, 204: 751-758.
- KIRSCHVINK, J.L. (1989): Magnetite biomineralization and geomagnetic sensitivity in animals: an update and recommendations for future study. *Bioelectromagnetics*, 10: 239-259.
- KIRSCHVINK, J.L., JONES, D.S. & MACFADDEN, B.J. (eds.) (1985): *Magnetite Biomineralization and Magnetoreception in Organisms*. Plenum Press, New York.
- LANDRETH, H.F. & FERGUSON, D.E. (1967): Newts: Sun-compass orientation. *Science*, 158: 1459-1461.
- LIGHT, P., SALMON, M., LOHMANN, K.J. (1993): Geomagnetic orientation of loggerhead sea turtles: evidence for an inclination compass. *Journal of Experimental Biology*, 182: 1-10.
- LINDAUER, M. & MARTIN, H. (1968): Die Schwereorientierung der Bienen unter dem Einfluß des Erdmagnetfelds. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 60: 219-243.
- LOHMANN, K.J. & JOHNSEN, S. (2000): The neurobiology of magnetoreception in vertebrate animals. *Trends in Neuroscience*, 23: 153-159.
- LOHMANN, K.J. & LOHMANN, C.M.F. (1993): A light independent magnetic compass in the leatherback sea turtle. *Biological Bulletin*, 185: 149-151.
- LOHMANN, K.J., PENTCHEFF, N.D., NEVITT, G.A., STETTEN, G.D., ZIMMER-FAUST, R.K., JARRARD, H.E. & BOLES, L.C. (1995): Magnetic orientation of spiny lobsters in the ocean: experiments with undersea coil systems. *Journal of Experimental Biology*, 198: 2041-2048.
- LOHMANN, K.J., CAIN, S.D., DODGE, S.A. & LOHMANN, C.M.F. (2001): Regional magnetic fields as navigational markers for sea turtles. *Science*, 294: 364-366.
- LOHMANN, K.J., LOHMANN, C.M.F., EHRHART, L.M., BAGLEY, D.A., & SWING, T. (2004): Animal behaviour: geomagnetic map used in sea-turtle navigation. *Nature*, 428: 909-910.
- MARHOLD, S., WILTSCHKO, W. & BURDA, H. (1997a): A magnetic polarity compass for direction finding in a subterranean mammal. *Naturwissenschaften*, 84: 421-423.
- MARHOLD, S., BURDA, H., KREILOS, I. & WILTSCHKO, W. (1997b): Magnetic orientation in common mole rates from Zambia. Pp. 5/1-5/9, *in*: Royal Institute of Navigation (ed.), *Orientation and Navigation: Birds, Humans and Other Animals*. Royal Institute of Navigation, Oxford.

- MUHEIM, R. (2004): *Magnetic Orientation in Migratory Birds*. PhD Thesis, Lund University, Sweden.
- MUNRO, U., MUNRO, J.A., PHILLIPS, J.B. & WILTSCHKO, W. (1997a): Evidence for a magnetite-based navigational "map" in birds. *Naturwissenschaften*, 84: 26-28.
- MUNRO, U., MUNRO, J.A., PHILLIPS, J.B. & WILTSCHKO, W. (1997b): Effects of wavelength of light and pulse magnetisation on different magnetoreception systems in a migratory bird. *Australian Journal of Zoology*, 45: 189-198.
- NEMEC, P., BURDA, H. & OELSCHLAGER, H.H.A. (2005): Towards the neural basis of magnetoreception: a neuroanatomical approach. *Naturwissenschaften*, 92: 151-157.
- PHILLIPS, J.B. (1977): Use of the earth's magnetic field by orienting cave salamanders (*Eurycea lucifuga*). *Journal of Comparative Physiology A*, 121: 273-288.
- PHILLIPS, J.B. (1986a): Magnetic compass orientation in the eastern red-spotted newt (*Notophthalmus viridescens*). *Journal of Comparative Physiology A*, 158: 103-109.
- PHILLIPS, J.B. (1986b): Two magnetoreception pathways in a migratory salamander. *Science*, 233: 765-767.
- PHILLIPS, J.B. (1987): Laboratory studies of homing orientation in the eastern red-spotted newt, *Notophthalmus viridescens*. *Journal of Experimental Biology*, 131: 215-229.
- PHILLIPS, J.B. (1996): Magnetic navigation. *Journal of Theoretical Biology*, 180: 309-319.
- PHILLIPS, J.B. & BORLAND, S.C. (1992a): Magnetic compass orientation is eliminated under near infrared light in the eastern red-spotted newt *Notophthalmus viridescens*. *Animal Behaviour*, 44: 796-797.
- PHILLIPS, J.B. & BORLAND, S.C. (1992b): Wavelength specific effects of light on magnetic compass orientation in the eastern red-spotted newt. *Ethology Ecology & Evolution*, 4: 33-42.
- PHILLIPS, J.B. & BORLAND, S.C. (1992c): Behavioural evidence for the use of a light-dependent magnetoreception mechanism by a vertebrate. *Nature*, 359: 142-144.
- PHILLIPS, J.B. & BORLAND, S.C. (1994): Use of a specialized magnetoreception system for homing by the eastern red-spotted newt *Notophthalmus viridescens*. *Journal of Experimental Biology*, 188: 275-291.
- PHILLIPS, J.B., ADLER, K. & BORLAND, S.C. (1995): True navigation by an amphibian. *Animal Behaviour*, 50: 855-858.
- PHILLIPS, J.B., DEUTSCHLANDER, M.E., FRAKE, M.J. & BORLAND, S.C. (2001): The role of extraocular photoreceptors in newt magnetic compass orientation: evidence for parallels between light-dependent magnetoreception and polarized light detection in vertebrates. *Journal of Experimental Biology*, 204: 2543-2552.
- PHILLIPS, J.B., FRAKE, M.J., FISCHER, J.H. & BORLAND, S.C. (2002): Behavioral titration of a magnetic map coordinate. *Journal of Comparative Physiology A*, 188: 157-160.
- PHILLIPS, J.B., MUHEIM, R. & DIEGO-RASILLA, F. J. (2005): The use of magnetic map information for local (< 5-10 km) movements: deriving spatial information from magnetic gradients in a temporally and spatially noisy environment. *Abstracts of the Fifth International Conference on Animal Navigation (Orientation and Navigation: Birds, Humans and Other Animals)*, Royal Institute of Navigation, Reading, 15.
- RILEY, J.R., SMITH, A.D., REYNOLDS, D.R., EDWARDS, A.S., OSBORNE, J.L., WILLIAMS,

- I.H., CARRECK, N.L. & POPPY, G.M. (1996): Tracking bees with harmonic radar. *Nature*, 379: 29-30.
- RITZ, T., ADEM, S. & SCHULTEN, K. (2000): A model for photoreceptor-based magneto-reception in birds. *Biophysics Journal*, 78: 707-718.
- RITZ, T., DOMMER, D.H. & PHILLIPS, J.B. (2002): Shedding light on vertebrate magnetoreception. *Neuron*, 34: 503-506.
- RODDA, G.H. (1984a): The orientation and navigation of juvenile alligators: evidence of magnetic sensitivity. *Journal of Comparative Physiology*, 154: 649-658.
- RODDA, G.H. (1984b): Homeward paths of displaced juvenile alligators as determined by radiotelemetry. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 14: 241-246.
- RODDA, G.H. (1985): Navigation in juvenile alligators. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 68: 65-77.
- RODRÍGUEZ-GARCÍA, L. & DIEGO-RASILLA, F.J. (2006a): Use of a magnetic compass for Y-axis orientation in premetamorphic newts (*Triturus boscai*). *Journal of Ethology*, 24: 111-116.
- RODRÍGUEZ-GARCÍA, L. & DIEGO-RASILLA, F.J. (2006b): Orientación mediante compás magnético en el tritón jaspeado (*Triturus marmoratus*). *Resúmenes del IX Congreso Luso-Español, XIII Congreso Español de Herpetología, San Sebastián*, 222-223.
- ROLAND, J., MC KINNON, G., BACKHOUSE, C. & TAYLOR, D. (1996): Even smaller radar tags on insects. *Nature*, 381: 120.
- SCHULTEN, K. & WINDEMUTH, A. (1986): Model for a physiological magnetic compass. Pp. 99-106, in: Maret, G., Boccara, N., Kiepenheuer, J. (eds.), *Biophysical Effects of Steady Magnetic Fields*. Springer Verlag, Berlin.
- SEMM, P. & DEMAINE, C. (1986): Neuro-physiological properties of magnetic cells in the pigeon's visual system. *Journal of Comparative Physiology A*, 159: 619-625.
- SINSCH, U. (1987): Orientation behavior of toads (*Bufo bufo*) displaced from breeding sites. *Journal of Comparative Physiology A*, 161: 715-727.
- SINSCH, U. (1990): The orientation behavior of three toad species (genus *Bufo*) displaced from breeding site. Pp. 75-83, in: Hanke, W. (ed.), *Fortschritte der Zoologie, Vol. 38, Biology and Physiology of Amphibians*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- SINSCH, U. (1992): Sex-biassed site fidelity and orientation behavior in reproductive natterjack toads (*Bufo calamita*). *Ethology Ecology & Evolution*, 4: 15-32.
- SKILES, D.D. (1985): The geomagnetic field: its nature, history and biological relevance. Pp. 43-102, in: Kirschvink, J.L., Jones, D.S. & MacFadden, B.J. (eds.), *Magnetite Biomineralization and Magnetoreception by Living Organisms: A New Biomagnetism*. Plenum, New York.
- TIMMEL, C.R. & HENBEST, K.B. (2004): A study of spin chemistry in weak magnetic fields. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 362: 2573-2589.
- VIGUIER, C. (1882): Le sens d'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. *Memoires de l'Academie des Sciences de Saint. Petersburg*, Serie VI, Tome 8: 1-43.
- WALKER, M.M., DIEBEL, C.E., HAUGH, C.V., PANKHURST, P.M., MONTGOMERY, J.C. & GREEN, C.R. (1997): Structure and function of the vertebrate magnetic sense. *Nature*, 390: 371-376.
- WALKER, M.M., DENNIS, T.E. & KIRSCHVINK, J.L. (2002): The magnetic sense and its

- use in long-distance navigation by animals. *Current Opinion in Neurobiology*, 12: 735-744.
- WILTSCHKO, W. & MERKEL, F.W. (1966): Orientierung. zugunruhiger Rotkehlchen im statischen Magnetfeld. *Verhandlungen Deutsche Zoologie Gesellschaft*, 59: 362-367.
- WILTSCHKO, W. & WILTSCHKO R. (1972): Magnetic compass of European robins. *Science*, 176: 62-64.
- WILTSCHKO, R. & WILTSCHKO, W. (1995): *Magnetic Orientation in Animals*. Springer-Verlag, Berlin.
- WILTSCHKO, W. & WILTSCHKO, R. (2002): Magnetic compass orientation in birds and its physiological basis. *Naturwissenschaften*, 89: 445-452.
- WILTSCHKO, R. & WILTSCHKO, W. (2003): Avian navigation: from historical to modern concepts. *Animal Behaviour*, 65: 257-272.
- WILTSCHKO, W. & WILTSCHKO, R. (2005): Magnetic orientation and magnetoreception in birds and other animals. *Journal of Comparative Physiology A*, 191: 675-693.
- WILTSCHKO, R. & WILTSCHKO, W. (2006): Magnetoreception. *BioEssays*, 28: 157-168.

ms # 232 Recibido: 15/09/06 Aceptado: 30/06/07
--

ISSN-0213-6686

Rev. Esp. Herp. 21 (2007)

Valencia

QUIÑONES, L., PATIÑO-MARTÍNEZ, J. & MARCO, A.: Factores que influyen en la puesta, la incubación y el éxito de eclosión de la tortuga laúd, <i>Dermochelys coriacea</i> , en La Playona, Chocó, Colombia	5
DIEGO-RASILLA, F.J. & RODRÍGUEZ-GARCÍA, L.: Orientación magnética y magnetorrecepción en anfibios	19
ATTADEMO, A.M., CEJAS, W., PELTZER, P.M. & LAJMANOVICH, R.C.: Fenología en la dieta de <i>Chaunus arenarum</i> (Anura: Bufonidae) en un cultivo de soja en la provincia de Córdoba, Argentina	41
SANABRIA, E.A., QUIROGA, L.B. & ACOSTA, J.C.: Sitios de oviposición y esfuerzo reproductivo en <i>Chaunus arenarum</i> (Anura: Bufonidae) en el desierto del Monte, Argentina	49
VALDECANTOS, M.S. & LOBO, F.: Dimorfismo sexual en <i>Liolaemus multicolor</i> y <i>L. irregularis</i> (Iguania: Liolaemidae)	55
BARRIO-AMORÓS, C.L., ROJAS-RUNJAIC, F.J.M. & INFANTE, E.E.: Tres nuevos <i>Pristimantis</i> (Anura: Leptodactylidae) de la sierra de Perijá, estado Zulia, Venezuela	71
CERVINO, C.O., CASTILLO, L.F. & RODRÍGUEZ, E.M.: Actividad de los corazones sistémico y linfático en el sapo <i>Bufo arenarum</i> (Anura, Bufonidae) durante la sumersión forzada	95
BARAQUET, M., SALAS, N.E. & DI TADA, I.E.: Variación geográfica en el canto de advertencia de <i>Hypsiboas pulchellus</i> (Anura, Hylidae), Argentina	107
GUILLÉN-SALAZAR, F., FONT, E. & DESFILIS, E.: Comportamiento de homing en la lagartija colirroja (<i>Acanthodactylus erythrurus</i>)	119
Recensiones bibliográficas	131
Normas de publicación de la <i>Revista Española de Herpetología</i>	135
Instructions to authors for publication in the <i>Revista Española de Herpetología</i>	139

The *Revista Española de Herpetología* is the peer-reviewed scientific journal of the **Asociación Herpetológica Española** (AHE). It is indexed in/abstracted by the following services: BiologyBrowser, BIOSIS, CINDOC, Dialnet, Herpetological Contents, Revicien, and Zoological Record.