

УДК 598.2: 577.354.9

МАГНИТОРЕЦЕПТОРНЫЕ СИСТЕМЫ У ПТИЦ: ОБЗОР СОВРЕМЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

© 2014 г. Д. А. Кишкинёв¹, Н. С. Чернецов^{2,3}

¹ NIG 2W1 Канада, Гелф, Университет Гелфа, Кафедра интегративной биологии

² Зоологический институт РАН, Биологическая станция “Рыбачий”

238535 Россия, Калининградская обл., пос. Рыбачий

³ С.-Петербургский государственный университет

199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9

e-mail: nikita.chernetsov@gmail.com

Поступила в редакцию 21.03.2013 г.

В настоящее время можно считать доказанным наличие у птиц как минимум двух независимых систем магниторецепции, основанных на разных биофизических принципах, локализованных в разных частях тела и имеющих разную иннервацию. Одна магниторецепторная система локализована в сетчатке глаза и, возможно, основана на фотозависимых бирадикальных химических реакциях на основе белка криптохрома. Информация от этих магниторецепторов обрабатывается в специализированной области зрительного гиперталамума, так называемом кластере N. Есть основания полагать, что зрительный магниторецептор обеспечивает восприятие компасной информации, необходимой для ориентации мигрирующих птиц. Вторая магниторецепторная система, вероятно, основана на магнитных свойствах соединений железа (биогенного магнетита), расположена где-то в надклубье (точная локализация и ультраструктура рецепторов неизвестна) и иннервируется глазной ветвью тройничного нерва. Не исключено, что эта система участвует в репрезентации пространства, обеспечивая или аналог карты, или более примитивные “реперы”, основанные на регулярной пространственной вариации геомагнитного поля. Магнитная “карта”, по-видимому, обеспечивает процесс навигации мигрирующих птиц на масштабе сотен и тысяч километров. Помимо этих двух систем, существование которых можно считать достаточно убедительно показанным (даже если их детали не до конца выяснены), есть данные о наличии у птиц третьей системы магниторецепции, основанной на деятельности вестибулярного аппарата. Не исключено, что магниторецепция на основе оксидов железа происходит в лагене (структура, гомологичная улитке внутреннего уха сумчатых и плацентарных млекопитающих), а полученная информация обрабатывается в вестибулярных ядрах головного мозга. Существование этой магниторецепторной системы нуждается в дополнительном подтверждении, а ее функция остается полностью неизвестной.

Вопрос о том, как мигрирующие птицы находят дорогу во время своих сезонных перемещений, часто на тысячи километров, занимал естествоиспытателей с самого начала научных исследований биологии птиц (Newton, 1896). Первые же научные опыты по кольцеванию птиц, проведенные в начале XX в., показали, что заметная часть перелётных птиц на следующий год возвращаются в места рождения или предыдущего размножения (Thienemann, 1927). Эти данные невозможно объяснить случайными причинами, т.е. птицы должны иметь механизм для определения направления на цель миграции и для выбора и поддержания определённого компасного направления. Определение своего положения относительно цели движения (миграции или, в случае экспериментального завоза, хоминга) без прямого сенсорного контакта с

целью принято называть способностью к *навигации*; способность выбирать и поддерживать компасное направление называется способностью к *ориентации*. Более полувека назад Густав Крамер высказал концепцию “карты и компаса”, согласно которой мигрирующая (или совершающая хоминг) птица должна сначала определить, где она находится по отношению к цели (или, что то же самое, где находится цель по отношению к ней; этап карты), а затем выбрать направление на цель и поддерживать его (этап компаса; Kramer, 1953). Способность пользоваться компасом называется ориентацией, способность пользоваться картой – навигацией.

Вопрос о физической природе навигационной карты мигрирующих птиц не может считаться удовлетворительно разрешенным. Неоднократно

высказывались предположения, что навигационная карта мигрантов имеет магнитную природу (Munro et al., 1997a; Fischer et al., 2003; Freake et al., 2006). Мы считаем эту гипотезу весьма вероятной (Kishkinev et al., 2013), хотя следует признать, что по крайней мере для некоторых видов птиц есть весьма убедительные аргументы в пользу существования ольфакторной карты (Wallraff et al., 1995; Gagliardo et al., 2006, 2008, 2009; Holland et al., 2009). Часто высказываемое возражение, что в силу физических особенностей магнитного поля Земли геомагнитная карта не может функционировать повсеместно (Boström et al., 2012), не может быть принято. Магнитная карта определенного вида животных не должна функционировать на всей земной поверхности – вполне достаточно, если она будет функционировать в тех областях, которые этот вид регулярно посещает во время своих сезонных перемещений. То же следует сказать и о гипотетической ольфакторной карте. Надо, однако, признать, что геомагнитная природа навигационной карты птиц – дальних мигрантов, хотя и является весьма перспективной гипотезой, пока не может считаться доказанным научным фактом (Kishkinev et al., 2013).

Ситуация с изучением физической природы компасных систем мигрирующих птиц является более удовлетворительной. В настоящее время признано существование у мигрирующих птиц не менее трёх независимых систем определения сторон света. Первая система основана на определении сторон света по видимому движению Солнца по небосводу (Kramer, 1951, 1953; Schmidt-Koenig, 1990), вторая – по картине звездного неба (Emlen, 1967a, b; Wiltschko et al., 1987; Wiltschko R., Wiltschko W., 2009a), третья – с использованием систем геомагнитного поля (Wiltschko W., Wiltschko R., 1972). Между этими системами существуют сложные и не до конца выясненные иерархические отношения (Muheim et al., 2006; Liu, Chernetsov, 2012). В данном обзоре нас интересует магнитная компасная система мигрирующих птиц, существование которой убедительно доказано (Wiltschko W., Wiltschko R., 1972). Понятно, что магнитная компасная система не может функционировать без механизма восприятия магнитного поля.

Ориентация и навигация по магнитному полю Земли – это разные процессы. Для ориентации необходимо уметь определять стороны света. Навигационная карта, если она основана на восприятии геомагнитной информации, требует способности определять общую интенсивность поля и инклинацию (магнитное наклонение, т.е. угол

наклона линий магнитного поля к земной поверхности; Boström et al., 2012). Если бы птицы могли определять деклинацию (магнитное склонение, т.е. угол между географическим и магнитным севером), это дало бы им мощный инструмент для использования параметров магнитного поля как карты. Впрочем, способность определять деклинацию у птиц в принципе может иметься (для этого достаточно воспользоваться астрономическим (солнечным или звёздным) и магнитным компасами и сравнить получившиеся результаты), но ещё никогда не была экспериментально показана.

Поскольку для ориентации и навигации требуется умение измерять разные параметры магнитного поля с разной точностью (в целом, для навигации требуется значительно бóльшая точность, чем для ориентации), в принципе возможно, что для этого используются разные магнитосенсорные системы. Имеющиеся к настоящему моменту эмпирические данные и теоретические модели, их интерпретирующие, указывают на существование не менее двух (а возможно, и трёх) разных магниторецепторных систем у птиц: 1) химические магниторецепторы, расположенные в сетчатке глаза и использующие бирадикальные реакции и 2) магниторецепторы, содержащие намагнитченные минеральные частицы, ассоциированные с тройничным нервом и, вероятнее всего, расположенные в районе надклювья. В разд. 1 и 2 мы подробно рассмотрим современное состояние изученности этих двух систем. В разд. 3 будет рассмотрена гипотеза о существовании третьей магниторецепторной системы, ассоциированной с внутренним ухом (лагеной). В разд. 4 мы рассмотрим функции и взаимодействие первых двух наиболее изученных магнитосенсорных систем.

МАГНИТОРЕЦЕПЦИЯ НА ОСНОВЕ ФОТОЗАВИСИМЫХ БИРАДИКАЛЬНЫХ ХИМИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ

Впервые гипотеза о том, что химические реакции могут лежать в основе магниточувствительных рецепторов, была выдвинута Клаусом Шультеном и его соавторами в конце 1970–1980-х годов (Schulten et al., 1978; Schulten, 1982; Schulten, Windemuth, 1986). В 1980-х годах было установлено, что сильные магнитные поля (порядка 10–100 Гс) могут влиять на выход продуктов химических реакций с участием двух радикалов (бирадикальные реакции, Steiner, Ulrich, 1989). В то же время было теоретически предсказано (Кузнецов, Ванаг, 1987), а затем экспериментально показано, что и более слабые поля, сопоставимые по интенсивности с геомагнитным полем (напряженность поля

порядка 0.5 Гс), могут изменять выход продукта бирадикальных реакций (Batchelor et al., 1993). Однако до начала XXI в. гипотеза бирадикальной магниторецепции не привлекала внимания биологов, так как была слишком абстрактной и не предлагала физиологически правдоподобных механизмов восприятия и передачи магнитной информации. В 2000 г. вышла статья Торстена Ритца с соавторами, в которой идеи Шультена были положены в основу так называемой модели радикальных пар (Ritz et al., 2000). В данной модели предполагается, что птицы могут использовать в качестве магниторецепторов светочувствительные молекулы белков-криптохромов. Авторы предположили, что криптохромы расположены в клетках сетчатки глаза птиц, и что они подвергаются фотоокислению в результате абсорбции фотонов, обладающих определенной энергией. Зависимость функциональности магнитного компаса от спектрального состава падающего света была показана еще в 1990-х годах в ряде поведенческих экспериментов супругами Вильчко и их соавторами (Wiltschko, 1978; Wiltschko et al., 1993, 2000, 2001, 2005, 2007, 2008; Wiltschko W., Wiltschko R., 1995, 1999, 2001; Wiltschko R., Wiltschko W., 2009b; Munro et al., 1997a; Rappl et al., 2000; Muheim et al., 2002; Stapput et al., 2008). Модель радикальных пар объясняет вышеупомянутые поведенческие результаты следующим образом: только фотоны с определённой энергией (т.е. соответствующие определённой длине световой волны) могут индуцировать перенос электрона от молекулы криптохрома к некоему рецептору (вероятнее всего, к кофактору криптохрома – флавинадениндинуклеотиду, ФАД). В результате образуется пара молекул с неспаренными электронами (радикалы), состоящая из донора-криптохрома и его партнёра-акцептора. Радикальная пара некоторое время находится в промежуточном состоянии, в котором неспаренные электроны взаимодействуют за счет так называемого магнитного сверхтонкого взаимодействия (“сцепленные электроны”). В зависимости от спинового состояния неспаренных электронов радикальная пара находится либо в синглетном (единственно возможное положение спинов электронов с полным спином, равным 0), либо в триплетном состоянии (три возможных положения спинов электронов с полным спином, равным 1). Радикальная пара некоторое время находится в промежуточном состоянии, в котором взаимодействие спинов неспаренных электронов между собой сильно ослаблено из-за значительного удаления этих электронов друг от друга. Спиновая динамика пары электронов в промежуточном состоянии определяется их сверхтонким

взаимодействием с магнитными моментами ядер ближайших атомов. Под влиянием сверхтонкого взаимодействия радикальная пара постоянно переходит из триплетного в синглетное состояние и обратно, причём скорость этого процесса, называемого синглет-триплетной интерконверсией, зависит от напряжённости внешнего магнитного поля и его ориентации по отношению к оси радикальной пары. Существовая некоторое время (промежуток времени от нескольких наносекунд до нескольких миллисекунд), радикальная пара либо рекомбинирует, либо распадается на более энергетически устойчивые продукты реакции. Относительные вероятности распада или рекомбинации радикальной пары определяются соотношением времени ее жизни и временем синглет-триплетной интерконверсии. Поэтому пропорция разных продуктов бирадикальной реакции меняется в зависимости от величины и направления внешнего магнитного поля. В силу динамического характера этого процесса изменение выхода реакции в магнитном поле тем больше, чем длиннее время жизни промежуточного состояния; чувствительность к геомагнитному полю требует весьма долгого времени жизни, не менее 10 мкс.

Авторы модели радикальных пар предположили (Ritz et al., 2000), что молекулы криптохромов должны быть в большей или меньшей степени пространственно упорядочены так, чтобы движение радикальных пар было пространственно ограничено, например, за счет прикрепления к некоторым элементам цитоскелета или клеточных мембран. Стоит заметить, что данный критерий сейчас не рассматривается всеми биофизиками как обязательный (Lau et al., 2012). В качестве ткани, где происходят эти процессы, Ритцем и коллегами (Ritz et al., 2000) была предложена сетчатка глаза, так как фоторецепторы сетчатки имеют упорядоченную ориентацию. На расположение криптохромов в сетчатке также указывали исследования светозависимости магнитного компаса. Другой возможный светочувствительный орган, эпифиз, также содержит небольшое количество фоторецепторов, но удаление его само по себе не влияет на работоспособность магнитного компаса (при условии, что правильный суточный ритм активности птицы поддерживается с помощью инъекций мелатонина: Schneider et al., 1994). Ритц и соавторы (Ritz et al., 2000) предложили сетчатку в качестве наиболее вероятного органа светозависимой магниторецепции, так как палочки и колбочки содержат молекулы родопсина в мембранах, ориентированных тангенциально к поверхности сетчатки. Гипотетические магнито-

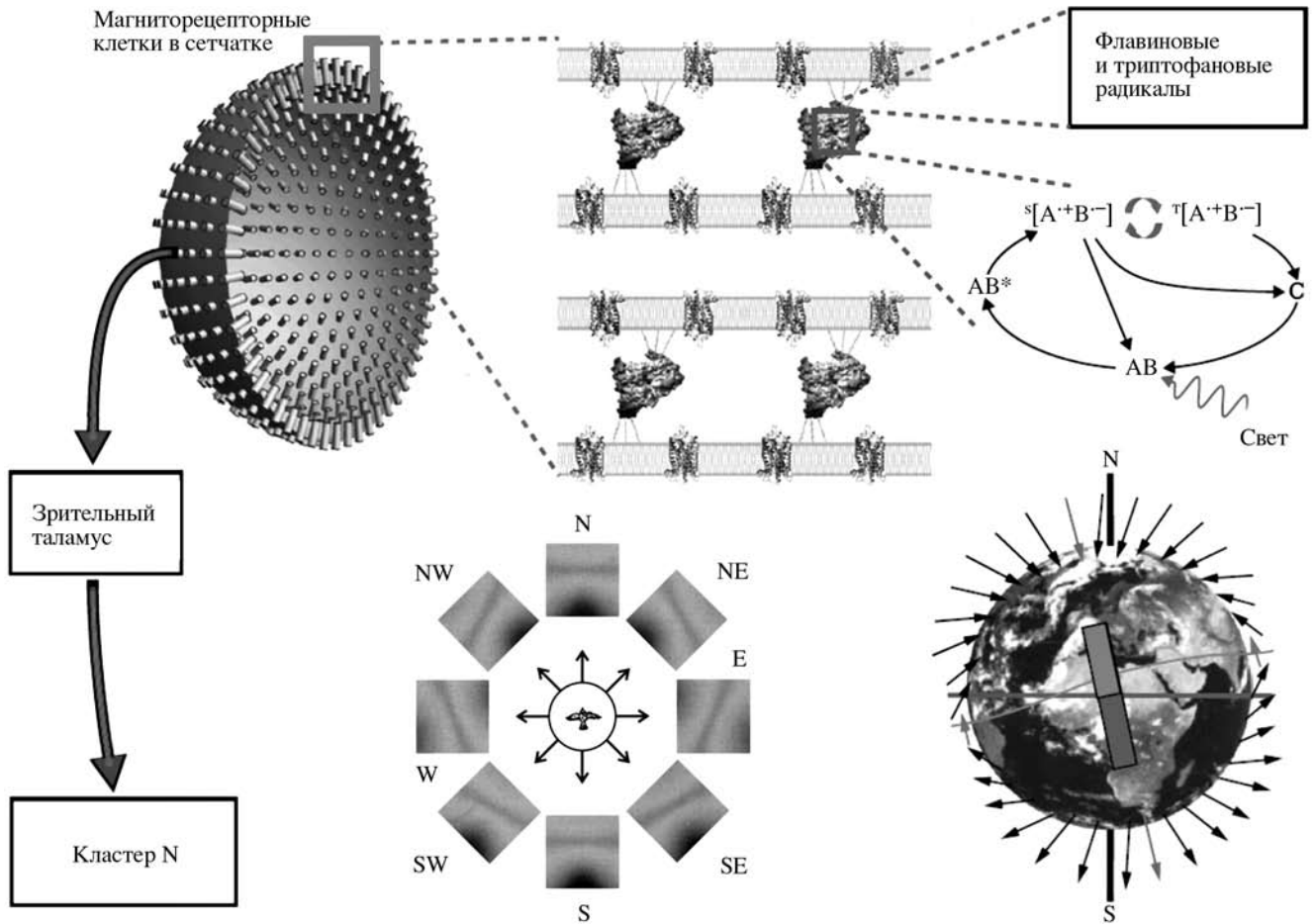


Рис. 1. Модель радикальных пар. Направление магнитного поля определяется в сетчатке с помощью молекул криптохрома. Поглощение света ведет к образованию долгоживущих пар радикалов, состоящих из флавина и триптофана (вверху справа). Продукты реакции радикалов определяются направлением магнитного вектора относительно положения взаимодействующих молекул, прикрепленных к мембране. Если криптохромы ассоциированы с мембранными складками в наружных сегментах фоторецепторов, может возникнуть упорядоченная структура (вверху слева), и разные продукты бирадикальной реакции в разных частях сетчатки могут быть сравнены зрительной системой, что обеспечило бы зрительный образ компасного направления (внизу в центре иллюстрация возможного зрительного образа, формируемого магнитным полем в геомагнитном поле с наклоном $+68^\circ$ для птицы, смотрящей в горизонтальной плоскости в разные стороны света). Светозависимая магнитная компасная информация передается из сетчатки через зрительный нерв в зрительный таламус и оттуда в кластер N в переднем мозге через таламофугальный зрительный тракт (левая часть рисунка). При разрушении кластера N зарянки не могут использовать магнитный компас (Zaruk et al., 2009). Рисунки из Ritz et al., 2000; Rodgers, Hore, 2009; Solov'yov et al., 2010, Mouritsen, Hore, 2012; с изменениями.

рецептивные молекулы криптохромов могут быть ориентированы сходным образом, например, за счет прикрепления к внутриклеточным мембранам фоторецепторов.

Криптохромы представляют собой семейство фоточувствительных белков, поглощающих свет преимущественно в синей области спектра, содержащих флавины в качестве кофактора и имеющих массу от 50 до 70 кДа. Криптохромы были найдены у растений и животных, включая птиц (Ahmad, Cashmore, 1993; Sancar, 2003; Möller et al., 2004; Mouritsen et al., 2004b; Liedvogel

et al., 2007; Lin, Todo, 2005; Partch, Sancar, 2005; Weber, 2005). Они были предложены (Ritz et al., 2000) на роль магниточувствительных молекул потому, что представляют собой единственный известный класс молекул у позвоночных, которые способны формировать радикалы после поглощения фотонов. Способность абсорбировать свет определяется наличием флавина (в форме ФАД) и птерина. Известно, что криптохромы играют ключевую роль в генерации и поддержании циркадных ритмов у растений и животных (Klarsfeld et al., 2004).

Каким образом могут птицы воспринимать магнитное поле посредством радикальных пар? Ритц с соавторами (Ritz et al., 2000) предположили, что разные продукты бирадикальной реакции через каскад реакций могут по-разному модулировать чувствительность фоторецепторов. Например, можно представить, что продукты триплетной радикальной пары приводят к ингибированию зрительной информации, а синглетной – к усилению, либо наоборот. В результате этой модуляции нейронного сигнала, в разных частях сетчатки чувствительность фоторецепторов будет разной в зависимости от ориентации содержащего криптохром фоторецептора к вектору магнитного поля. Предположим, что если фоторецептор выравнен параллельно (или антипараллельно) вектору магнитного поля, то зрительный сигнал, поступающий от данного фоторецептора в мозг, будет максимально усилен. В таком случае при перпендикулярной ориентации клетки к вектору магнитного поля сигнал будет максимально подавлен. Во всех промежуточных случаях сигнал будет градиентно повышаться или понижаться по мере того, как повышается или понижается угол магнитного вектора к оси фоторецептора (рис. 1). В результате птица может буквально “видеть” магнитное поле, т.е. воспринимать его в качестве зрительного образа (например, затемнённое или, наоборот, беловатое прозрачное пятно), наложенного на обычную зрительную картину мира (рис. 1).

Хотя окончательно гипотеза, изложенная в модели радикальных пар (Ritz et al., 2000), еще не подтверждена, есть целый ряд косвенных ее подтверждений. Ниже мы рассмотрим самые важные из них:

1. Существование криптохромов в сетчатке птиц. К настоящему времени в сетчатке птиц найдено четыре формы молекулы криптохрома: CRY1a, CRY1b, CRY2 и CRY4 (Möller et al., 2004; Mouritsen et al., 2004b; Liedvogel et al., 2007; Liedvogel, Mouritsen, 2010). CRY1 (в момент обнаружения без выделения CRY1a и CRY1b) был найден в фоторецепторах, нейронах внутреннего зернистого слоя сетчатки и в ганглионарных клетках у двух мигрирующих воробьиных: зарянки (*Erithacus rubecula*) и садовой славки (*Sylvia borin*). У садовой славки CRY1 был локализован в цитоплазме, а в клеточном ядре обнаружен CRY2 – (Mouritsen et al., 2004b). Гипотеза радикальных пар, особенно изначально, предполагала, что магниточувствительные молекулы должны быть зафиксированы в пространстве, хотя бы в некоторой степени (Rodgers, Nore, 2009; Hill, Ritz, 2010; Solov'yov et al., 2010, однако см. Lau et al.,

2012). Вероятнее всего магниточувствительные молекулы криптохрома должны располагаться не в клеточных ядрах, а в цитоплазме, будучи прикреплены к цитоскелету и/или внутриклеточным мембранам. В недавней работе Нисснер и коллег на зарянке и домашней курице (*Gallus gallus*; Nieβner et al., 2011) приведены сведения о локализации CRY1a вдоль мембранных складок наружных сегментов ультрафиолетовых колбочек. Экспрессия CRY1 (1a и 1b), как у немигрирующих зебровых амадин (*Taeniopygia guttata*), так и у мигрирующих садовых славок, схожа в дневное время, но в ночное время экспрессия CRY1 у амадин значительно падает, в то время как у славок она поддерживается на высоком уровне (Mouritsen et al., 2004b). Более того, было обнаружено, что экспрессия маркеров, ассоциированных с активностью нейронов (ZENK и c-fos), колокализована с высокой экспрессией CRY1 в ганглионарных клетках у садовых славок в ночное время, когда они демонстрируют миграционное беспокойство (Mouritsen et al., 2004b). Все эти данные указывают на то, что именно CRY1a может играть роль магниторецепторной молекулы.

2. Время жизни радикалов достаточно для эффекта магнитного поля. Было показано *in vitro*, что криптохромы CRY1 (как 1a, так и 1b) садовой славки после возбуждения светом формируют радикальные пары, время жизни которых достаточно продолжительно (около 10 мс), чтобы теоретически на них успело подействовать магнитное поле Земли (Liedvogel et al., 2007).

3. Искусственно сконструированная молекула, схожая с криптохромом, показала, что магнитный компас может действовать через бирадикальные реакции. Искусственно созданная молекула, состоящая из каротеноида, порфирина и фуллерена и имеющая свойства, близкие к криптохром, способна в зеленом свете формировать радикалы, достаточно долгоживущие для того, чтобы на них успело подействовать слабое магнитное поле, сопоставимое с геомагнитным полем (Maeda et al., 2008). Данное исследование продемонстрировало, что радикальная пара в принципе может работать в качестве основы химического магнитного компаса.

4. Объяснение инклинационности магнитного компаса у птиц. Модель радикальных пар показывает, что магнитный компас птицы должен быть чувствителен к оси магнитного поля (инклинационный компас), но не к полярности, что действительно подтверждено в многочисленных экспериментах, начиная с открытия магнитного компаса у птиц в 1960-е годы (Wiltschko W.,

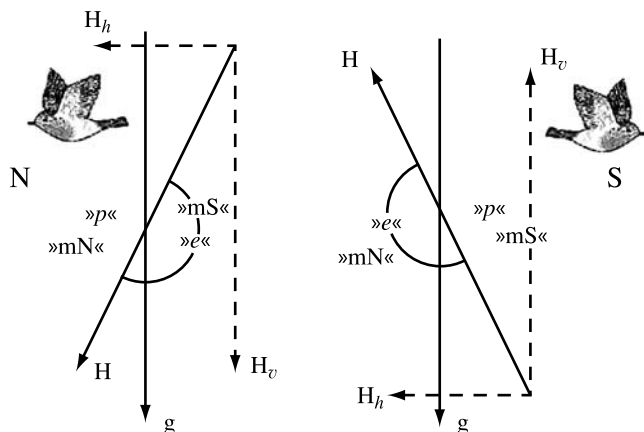


Рис. 2. Иллюстрация инклинационного компаса у птиц. Показана ситуация для птицы из северного полушария, мигрирующей весной (т.е. к полюсу). N – север, S – юг. H – вектор геомагнитного поля, H_h и H_v – его горизонтальная и вертикальная составляющие, g – вектор силы гравитации. Стрелки на концах векторов указывают на полярность магнитного поля, mN и mS – магнитный север и магнитный юг, соответственно. «p» – направление к магнитному полюсу; «e» – направление к магнитному экватору по инклинационному компасу. Птица на левой части рисунка, находящаяся в естественном магнитном поле северного полушария, летит на магнитный север с точки зрения полярного магнитного компаса и к полюсу с точки зрения инклинационного компаса. Это направление соответствует географическому северу. Птица на правой части рисунка, находящаяся в поле с инвертированной вертикальной компонентой, летит на магнитный юг с точки зрения полярного магнитного компаса, но при этом к полюсу с точки зрения инклинационного компаса. Это направление соответствует географическому югу.

Wiltshcko R., 1972). Инклинационность магнитного компаса птиц означает, что птицы не отличают магнитный север от магнитного юга. Они различают направление, ведущее к магнитному полюсу и к магнитному экватору (рис. 2). Направления на север в северном полушарии и на юг в южном полушарии для них эквивалентны (это направление “к полюсу”). Отсюда возникает удивительный поведенческий феномен, когда птицы изменяют направление ориентации в круглой клетке на 180° не только когда магнитный север повернут в горизонтальной плоскости на 180°, но и когда магнитный север продолжает оставаться в прежнем положении, а лишь инвертирована инклинация (угол между магнитным вектором и линией горизонта, рис. 2). Человеку, пользующемуся обычным (полярным) магнитным компасом с намагниченной стрелкой, трудно было бы это заметить, так как инвертирование инклинации привело бы лишь к тому, что северный конец стрелки из положения “наклон вниз” перешел бы в положение “наклон вверх”, а направление стрелки относительно географических сторон света не изменилось бы.

Модель магниторецепции птиц должна объяснять инклинационность магнитного компаса, и модель радикальных пар отвечает этому требованию.

5. Примерное соответствие спектра поглощения криптохромов данным поведенческих ориентационных экспериментов. Абсорбционный спектр (максимум поглощения в коротковолновой части видимого спектра) изолированных из клетки криптохромов в общем совпадает с той частью видимого спектра, где птицы способны демонстрировать магнитную компасную ориентацию. Наоборот, в длинноволновой части спектра, где магнитный компас птиц, как правило, не работает или работает плохо, криптохромы поглощают очень мало света (Liedvogel et al., 2007). Интересно, что светозависимость магнитного чувства была показана и у беспозвоночных. Например, дрозофилы, обученные выбирать тот или иной рукав Т-образного лабиринта, используя магнитный стимул, способны совершать достоверно больше правильных выборов при полном оптическом спектре, и теряют эту способность (выбор становится случайным) в длинноволновом свете (>420 нм). При этом дрозофилы, лишённые гена криптохромов, оказались вообще не способны обучаться делать правильный выбор с помощью магнитного стимула (Gegeer et al., 2008). Введение в геном дрозофил, лишённых собственных генов криптохромов, копии гена человеческого криптохрома возвращает мухам способность использовать магнитный стимул для правильных выборов в Т-образном лабиринте (Foley et al., 2011).

6. Влияние слабых осциллирующих полей на ориентационное поведение. Модель радикальных пар предсказывает, что осциллирующие электромагнитные поля в нижнем мегагерцовом диапазоне (1-100 МГц) могут нарушать работу магнитного компаса за счет явления электронного парамагнитного резонанса (Timmel, Hore, 1996). В тоже время любые намагниченные минеральные частички, будь они основой магнитного компаса, не успевают переориентироваться в осциллирующем магнитном поле с частотой более 1 МГц (Kirschvink, 1996). Неспособность использовать магнитный компас в присутствии осциллирующих магнитных полей была предложена в качестве диагностического теста на наличие радикальных реакций в основе магнитного компаса. И действительно, зарянки оказались дезориентированы, когда их магнитную ориентацию тестировали в широкополосном (0.1–10 МГц) очень слабом (85 нТл) осциллирующем магнитном поле, а также в слабом (470 нТл) узкочастотном (1.3 МГц) осциллирующем магнитном поле (Ritz et al., 2004;

Thalau et al., 2005). Недавно подобный эффект дезориентации был показан и для зебровых амадин (Keary et al., 2009). Удивительный факт состоит в том, что дезориентация птиц начинается при амплитудах осциллирующих полей, на два порядка меньших, чем можно было бы ожидать, исходя из теории бирадикальных реакций (Kavokin, 2009). Объяснение такой сверхчувствительности к переменным магнитным полям в условиях сильного “теплового шума” – при температуре тела птицы – является нетривиальной задачей для биофизиков. По этой причине модель радикальных пар привлекает большое внимание специалистов по квантовой химии и физике, ищущих способы для разработки технологии квантового компьютера или других устройств, использующих квантовые эффекты и способных работать при относительно высокой (например, комнатной) температуре.

7. Зрительный центр мозга с большой вероятностью участвует в обработке магнитной компасной информации. Установлено, что у ночных и сумеречных воробьиных мигрантов (садовая славка, зарянка и луговой конёк, *Anthus pratensis*) существует специализированная область переднего мозга, обрабатывающая зрительную информацию и названная кластер N (англ. nocturnal – ночной), которая является частью зрительного гиперпаллиума (часть переднего мозга птиц, аналог зрительной коры млекопитающих). Данный центр проявляет высокую нейронную активность ночью или, возможно, в любое время суток при слабом освещении (Mouritsen et al., 2005; Feenders et al., 2008; Zapka et al., 2010). Повышенная нейронная активность в кластере N требует поступления зрительной информации из сетчатки глаза, так как активность падает при закрытии обоих глаз светонепроницаемой маской (Mouritsen et al., 2005). У немигрирующей зебровой амадины кластер N в ночное время неактивен (Mouritsen et al., 2005). С помощью нейронного трейсинга было показано, что кластер N анатомически связан с сетчаткой через так называемый таламофугальный путь (Heyers et al., 2007). Наконец, было показано, что разрушение кластера N у зарянок ведет к неспособности использовать магнитное поле для компасной ориентации, в то время как ориентация по звездам и Солнцу сохраняется (Zapka et al., 2009). Таким образом, весьма вероятно, что кластер N является центром, обрабатывающим магнитную компасную информацию (см. разд. 4).

Следует заметить, что некоторые физики выражают сомнения в том, что описываемые моделью радикальных пар процессы могут происходить

при температуре тела птицы и объяснять имеющиеся поведенческие данные (Kavokin, 2009). Биофизическая обоснованность этой модели является предметом дискуссии (Mouritsen, Hore, 2012).

МАГНИТОРЕЦЕПИЯ НА ОСНОВЕ СОЕДИНЕНИЙ ЖЕЛЕЗА

Поскольку технический компас, используемый людьми, основан на магнитных свойствах железа, вполне естественно, что одна из первых гипотез об органе магниторецепции предполагала наличие в нем аналога стрелки магнитного компаса из намагниченного материала, например, из магнетита (оксид железа Fe_3O_4). При температуре тела птицы магнитные свойства магнетита зависят от размера частиц (Банерджи, Московитц, 1989): крупные частицы (размером более 100 нм) содержат несколько или много магнитных доменов и в отсутствие внешнего магнитного поля имеют тенденцию к слабой собственной намагниченности (поскольку отдельные домены в значительной степени компенсируют магнитные моменты друг друга); более мелкие частицы магнетита (размером порядка 10–100 нм) могут содержать всего один магнитный домен со стабильным магнитным моментом, ориентированным вдоль оси анизотропии микрокристалла; такой кристаллик может играть роль магнитной стрелки, поворачиваясь вдоль силовых линий магнитного поля. Еще более мелкие частицы (менее 10 нм) являются суперпарамагнитными – их магнитные моменты, хотя и имеют большую величину, могут быть произвольно ориентированы относительно кристаллических осей, и поэтому такие микрокристаллы не выстраиваются вдоль силовых линий поля. Мы не будем останавливаться на возможном биофизическом механизме магниторецепции на основе соединений железа и отсылаем читателя к специализированным публикациям и обзорам (Киршвинк, Уокер, 1989; Diebel et al., 2000; Solov'yov, Greiner, 2007; Walker, 2008; Shcherbakov, Winklhofer, 2010; Winklhofer, Kirschvink, 2010).

Магнетит был впервые описан у живых организмов в радуле моллюсков хитонов (Polyplacophora, Mollusca; Lowenstam, 1962). Хотя в радуле хитонов магнетит, по-видимому, не играет никакой магниторецепторной роли, а выполняет чисто механическую функцию, его обнаружение у моллюсков показало, что это вещество в принципе может содержаться в животных тканях. В середине 1970-х годов были обнаружены магнитотактические бактерии (Blakemore, 1975), которые используют магнетит в своих клетках для ориен-

тации по линиям магнитного поля. Это событие можно считать открытием магниторецепции на основе соединений железа у живых организмов. Оно спровоцировало множество усилий по обнаружению магнитосом у самых разных организмов (Киршвинк и др., 1989). К тому времени уже было известно, что мигрирующие воробьиные птицы, в частности зарянки, используют геомагнитное поле для определения направления сезонной миграции (Wiltshko W., Wiltshko R., 1972), а данные по поведению почтовых голубей в районах магнитных аномалий указывали на возможность использования магнитного поля Земли как источника навигационной информации (Walcott, 1978). При этом о механизме магниторецепции у птиц к 1970-м годам ничего не было известно. Естественно, магнетит стали искать в организме птиц.

Первая находка биогенного магнетита в организме птиц была сделана в 1979 г., когда Уолкотт с соавторами обнаружили магнитный материал, скорее всего однодоменный магнетит между мозговой оболочкой и костями черепа голубей (Walcott et al., 1979). Такое анатомическое расположение магниторецепторов трудно представить. Более многообещающим с точки зрения сенсорной функции было обнаружение магнитного материала (также однодоменного магнетита) в клетках, локализованных в носовой полости рисовых трипиалов (*Dolichonyx oryzivorus*; Beason, Nichols, 1984; Beason, Brennan, 1986). Впоследствии аналогичные структуры были обнаружены и у голубей (Williams, Wild, 2001). Авторы предполагают, что эти железосодержащие клетки передают информацию в мозг по глазной ветви тройничного нерва (nervus trigeminus, ramus ophthalmicus; здесь и далее – VI).

Данные находки послужили основанием для экспериментов, в ходе которых изучали электрофизиологическую активность нейронов VI в ответ на разнообразные магнитные стимулы (изменение разных параметров магнитного поля; Beason, Semm, 1987; Semm, Beason, 1990). Авторы этих работ утверждали, что обнаружили электрофизиологический ответ в нейронах тройничного ганглия (рис. 3), и предположили, что он происходит из магниторецепторов, ассоциированных с окончаниями тройничного нерва (Beason, Semm, 1987). В дальнейшем эти авторы указывали на ткань решетчатой кости (Semm, Beason, 1990). На этих работах необходимо остановиться особо, потому что они до настоящего времени активно цитируются как доказательство существования магнетитной магниторецепции у птиц (действительно, электрофизиологический

ответ на изучаемый стимул считается в сенсорной физиологии “царицей доказательств”). К сожалению, следует признать, что уровень методологии в ключевом исследовании (Beason, Semm, 1987) не соответствует принятым в настоящее время стандартам. Авторы выбирали для анализа “лучшие” клетки, т.е. те, которые давали желаемые электрофизиологические ответы. В настоящее время принято строить перистимульные гистограммы активности, т.е. усреднять активность от данного нейрона после многих повторений подачи стимула и сравнивать активность нейрона до и после стимуляции. Записи по каждому нейрону делаются по стандартному протоколу, а затем электрофизиологическая активность нейрона усредняется, начиная с каждого момента, когда был подан стимул. Ответ отдельных нейронов на данный стимул следует изучать на статистической основе (Kass et al., 2003). Ничего этого Бисон и Семм не делали. Неоднократные попытки повторить их работы несколькими независимыми группами оказались неудачными (Mouritsen, Nøge, 2012), и более того – авторы сами не смогли воспроизвести свои результаты в присутствии независимых наблюдателей. В наше время это было бы основанием для отзыва их ключевой статьи (Beason, Semm, 1987), поскольку результаты с большой долей вероятности являются ошибочными.

Следует подчеркнуть, что неудача попыток нескольких групп высококвалифицированных нейробиологов воспроизвести результаты Бисона и Семма не может считаться доказательством отсутствия магниторецепторной функции у железосодержащих клеток в носовой полости или в надклювье (см. ниже) мигрирующих птиц и голубей. В ситуации, когда стимулом является изменение магнитного поля, а ответом – электрический потенциал в нейроне, находящемся на расстоянии в несколько миллиметров (максимум 1–2 см) от гипотетического рецептора, нет ничего проще, чем получить ложный положительный ответ. Отличить этот ложный ответ, вызванный законами электромагнетизма, от реальной передачи нервного импульса очень сложно. Для отделения артефактов, вызванных аппаратурой, от биологически значимых сигналов необходимо следить за магнитными свойствами используемого оборудования, а также проводить множество контрольных измерений. Имеющиеся на сегодняшний день результаты не подтверждают, но и не опровергают гипотезу о том, что содержащиеся магнетит клетки в голове птиц являются частью магниторецепторной системы.

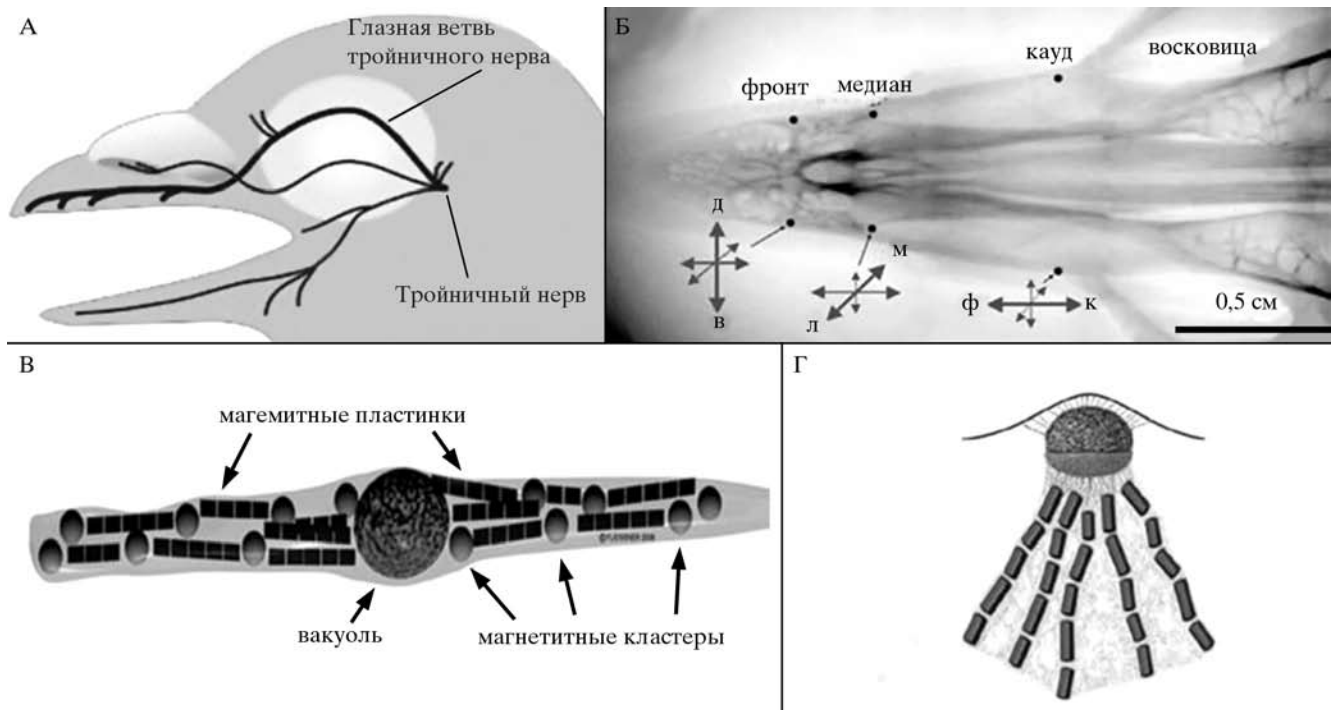


Рис. 3. Модель магниторецептора на основе соединений железа. Локализация гипотетических железосодержащих магниторецепторов в клюве почтового голубя (по работам Fleissner et al., 2003, 2007). (А) Схема головы голубя, показывающая глазной нерв. (Б) Рентгеновский снимок надклювья голубя, показывающий положение трех кластеров (фронтальный, медианный, каудальный) железосодержащих дендритов, вытянутых вдоль разных осей тела (стрелки: д – дорзальный, в – вентральный, м – медианный, л – латеральный, ф – фронтальный, к – каудальный). (В) Схематичная модель железосодержащего дендрита. (Г) Схема супермагнитной сферулы из нанокристаллов магнетита, прикрепленной к клеточной мембране. Рисунки взяты из Fleissner et al., 2003, 2007, с изменениями.

Следующим шагом в развитии гипотезы о существовании магниторецепции, основанной на магнитных частицах, были исследования группы Фляйснера. Кристаллографические исследования надклювья почтовых голубей показали, что железосодержащие структуры в этом месте содержат магнетит (Hanzlik et al., 2000). В 2003 г. была опубликована статья, посвященная изучению тканей надклювья с помощью разных методов (Fleissner et al., 2003). Прокрашивание срезов тканей берлинской лазурью показало наличие железосодержащих клеток. Данные клетки, по предположению авторов, распределялись в ткани в виде трех пар билатерально симметричных кластеров (в основании надклювья, в средней его части и у его кончика, рис. 3). Авторы на основе результатов двойного прокрашивания (берлинской лазурью для маркирования соединений железа и иммуногистохимического прокрашивания нейрофиламента как маркера нейронов) предположили, что железосодержащие частицы находятся в дендритах. На основании данных световой микроскопии авторы предположили наличие в дендритах как минимум двух разных железосодержащих структур: центр нервного отростка занимала рав-

номерно окрашенная гомогенная структура, а по периферии, вероятно вдоль клеточной мембраны, располагались мелкие сферические структуры диаметром около 1 мкм. Для изучения строения сферических железосодержащих структур авторы применили электронномикроскопический метод дифракции электронов (SAED) и сделали вывод, что они представляют собой суперпарамагнитные частицы (частицы, не имеющие остаточной намагниченности без приложения внешнего магнитного поля), состоящие из нанокристаллов магнетита (Hanzlik et al., 2000). Фляйснер и соавторы предположили, что основой рецепторов являются суперпарамагнитные частицы, прикрепленные к клеточной мембране и сжимающие/разжимающие ее в месте прикрепления при деформации, вызванной приложением внешнего магнитного поля, что, в свою очередь, приводит к открытию/закрытию механочувствительных ионных каналов и возникновению потенциала действия (рис. 4, см. Fleissner et al., 2003; Cadiou, McNaughton, 2010). Дальнейшие исследования показали, что железосодержащие клетки содержат не только магнетит, но и другой оксид железа, магемит (Fe_2O_3), что привело к созданию более сложной схемы с уча-

ствием обоих оксидов (Fleissner et al., 2007). Наличие подобных структур было выявлено не только у голубей, но и у ряда других птиц: садовой славки, зарянки и домашней курицы (Falkenberg et al., 2010). Складывалось впечатление, что эти предположительно магниторецепторные железосодержащие структуры в надклювье если и не характерны для всех птиц, то по крайней мере широко распространены в этом классе.

Помимо вышеупомянутых гистологических и ультраструктурных данных, есть и другие данные, убедительно говорящие о том, что глазной нерв (первая ветвь тройничного нерва, V1) несёт магниторецепторную информацию, которая получается какими-то рецепторами в области надклювья. Стимуляция меняющимся магнитным полем приводила у зарянки к резко повышенной экспрессии белков ZENK (маркер активности нейронов) в ядрах поверхностной и глубокой чувствительности (nucleus tractus spinalis n. trigemini и nucleus sensorius principalis n. trigemini), получающих информацию от тройничного нерва (Heuvers et al., 2010). Пересечение V1, а также помещение интактных птиц в нулевое магнитное поле (где нет никаких магнитных стимулов) полностью элиминировало этот эффект. Данное исследование, свободное от методических проблем электрофизиологии (см. выше), явно указывает на передачу магниторецепторной информации по V1 в мозг от неких магниторецепторов, ассоциированных с V1.

Красивая и убедительная модель надклювья органа, предложенная лабораторией Фляйснера, была поставлена под сомнение исследованием, опубликованным в 2012 г. Трайбер с коллегами (Treiber et al., 2012) на основании огромного материала (более 180 голубей) показали, что данные супругов Фляйснер и их соавторов, вероятнее всего, были ошибочно интерпретированы как доказательства наличия магнетит-магемитного магниторецептора. Авторы показали, что подавляющее большинство железосодержащих клеток в надклювье голубей (возможно, и все они) – не рецепторы и/или иные структуры нервной ткани, а железосодержащие макрофаги, не имеющие никакого отношения к магниторецепции. Железосодержащие клетки почти никогда не локализованы с нейронными маркерами (Treiber et al., 2012). Кроме того, было показано, что железосодержащие клетки не собраны в три парные кластера, а распределены более или менее дисперсно вдоль всего надклювья или его части. Авторы модели магнитно-магемитного рецептора в коже надклювья не согласились с выводами Трайбера

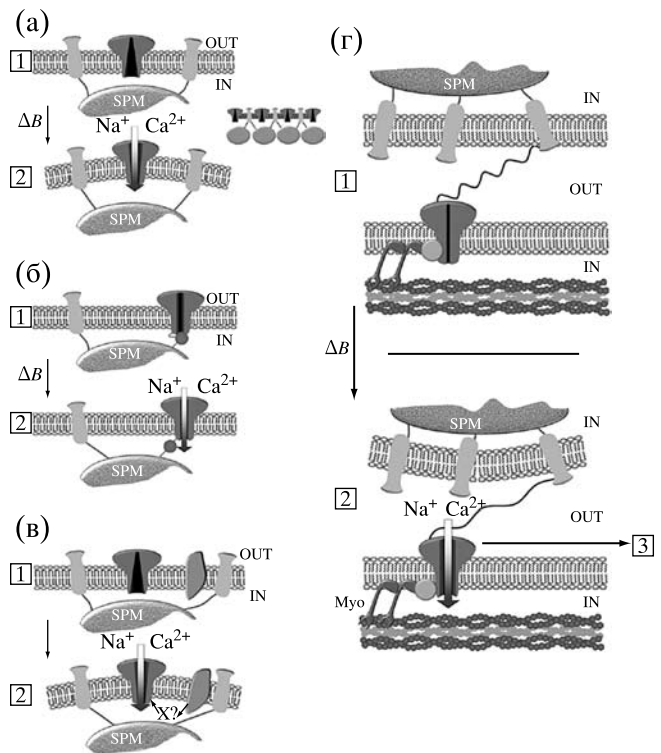


Рис. 4. Возможные сценарии для магниторецепции на основе соединений железа. (а) Ионные каналы в клеточной мембране физически не связаны с частицами магнетита. Изменение магнитного поля (ΔB) индуцируют движение кластера или цепочки кластеров (справа) суперпарамагнитных (SPM) частиц, которое, в свою очередь, приводит к деформации мембраны. Это вызывает открытие ионных каналов и вызывает потенциал действия. (б) Ионные каналы в клеточной мембране физически связаны с частицами магнетита. В состоянии покоя ионные каналы закрыты. Изменение магнитного поля (ΔB) снимает блокаду и позволяет ионам натрия и кальция проникать в клетку через мембрану. (в) Движение SPM частиц приводит к выбросу вторичного мессенджера (X), напрямую или через создание напряжения в мембране. Мессенджер связывается с ионными каналами и открывает их. (г) Механизм, основанный на механотрансдукции в стереоцилиях. Магнетитосодержащая клетка связана с нервным окончанием филаментами. Ионные каналы связаны с актиновыми филаментами молекулярным двигателем (Myo). Движение SPM частиц натягивает филаменты и открывает ионные каналы. Из Cadiou, McNaughton, 2010, с изменениями.

и соавторов (Wiltshko R., Wiltshko W., 2013), но следует признать правоту ведущего исследователя магниторецепции птиц Хенрика Моуритсена: “бремя доказательства лежит на авторах оригинального исследования” (Mouritsen, 2012). Данные Трайбера и соавторов заставляют считать, что существование магниторецепторных структур в надклювье голубей и других птиц пока не доказано.

Следует, однако, отметить, что есть несколько поведенческих работ, которые указывают на су-

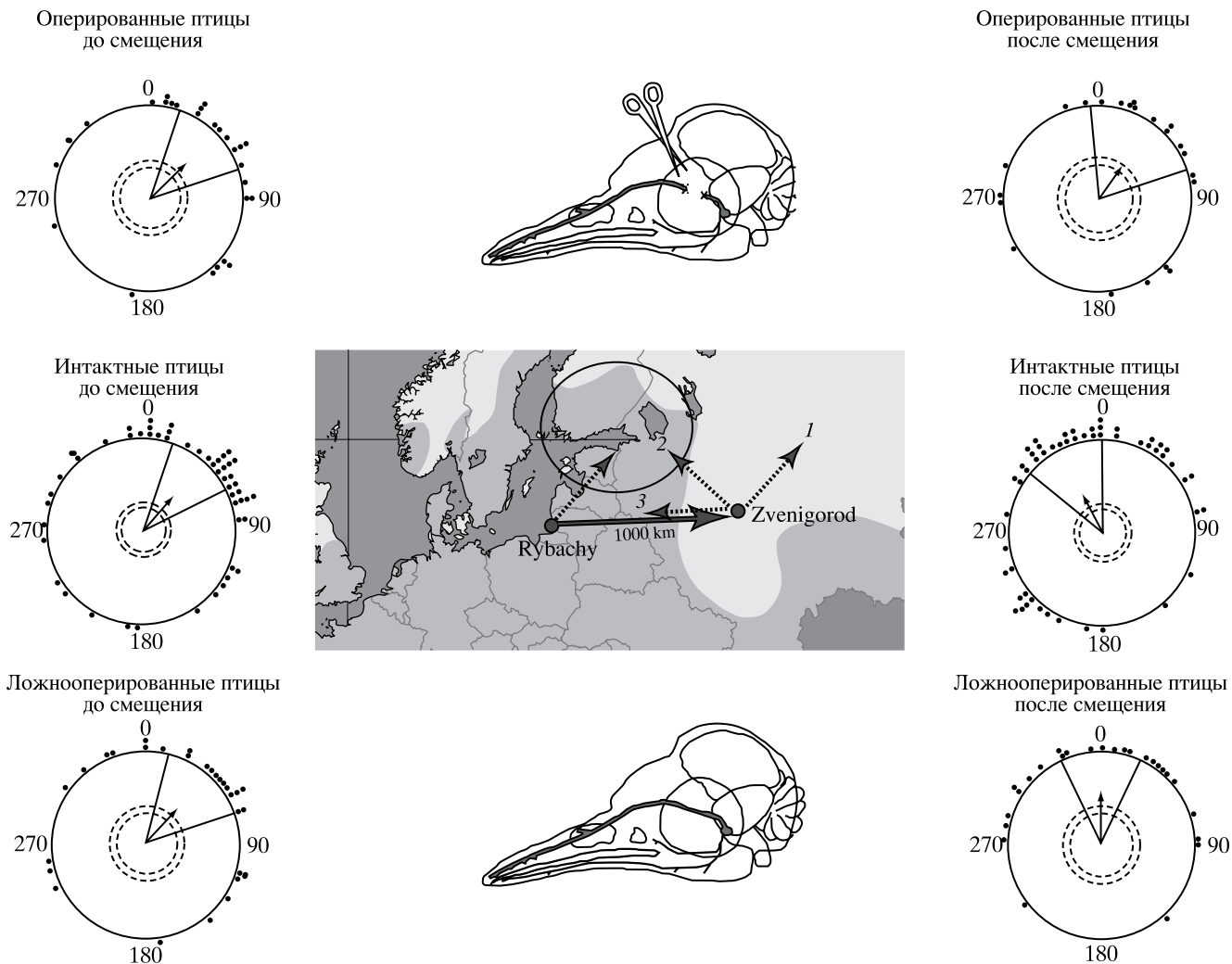


Рис. 5. Магнитная карта: ориентация тростниковых камышевок с пересеченным глазным нервом (V1) и ложнооперированных птиц перед и после долготного смещения (из Chernetsov et al., 2008a; Kishkinev et al., 2013).

Верхний ряд круговых диаграмм: ориентация птиц с пересеченным глазным нервом в районе отлова на Куршской косе (слева) и после смещения в Московскую обл. (справа). Средний ряд: то же для интактных птиц. Нижний ряд: то же для ложнооперированных птиц. Каждая точка на окружности указывает среднее направление ориентации одной особи. Радиальные линии показывают 95%-ные доверительные интервалы средних направлений. В центре – карта географического смещения. Светло-серым показана область гнездования тростниковой камышевки, эллипс на карте показывает область размножения (цель весенней миграции) экспериментальных птиц. Пунктирная стрелка на карте из Рыбачьего показывает направление весенней миграции ($\alpha = 42^\circ$). Пунктирные стрелки из Звенигорода показывают возможные варианты поведения смещённых птиц: 1 – нет компенсации; 2 – компенсация в сторону цели миграции; 3 – компенсация на точку отлова. Над и под картой показаны схемы реального пересечения V1 (вверху) и ложной операции (внизу).

ществование каких-то магниторецепторов, иннервируемых V1. Мора с коллегами с помощью оперантного обучения добились у голубей способности распознавать присутствие и отсутствие сильной магнитной аномалии в экспериментальной камере (Mora et al., 2004). Этот эффект обратимо исчезал после анестезии клюва лидокаином и необратимо разрушался после билатерального пересечения V1. Аналогичные результаты были получены на домашних утках (*Anas platyrhynchos*

domestica; Freire et al., 2012). Нам удалось показать, что способность тростниковых камышевок (*Acrocephalus scirpaceus*) компенсировать смещение на 1000 км по долготу во время весенней миграции критически зависит от возможности получать информацию по V1 (Kishkinev et al., 2013). Интактные камышевки способны компенсировать долготное смещение (Chernetsov et al., 2008a), ложнооперированные птицы тоже, а вот особи с перерезанным V1 продолжают ориентироваться

так же, как и до смещения (Kishkinev et al., 2013; рис. 5). Хотя в этой работе не была показана природа передаваемой по V1 информации, косвенные свидетельства позволяют предположить, что эта информация – магнитная. Наша работа интересна тем, что сделана в естественном поведенческом (миграционном) контексте и позволяет высказать предположение о естественной функции магнитной информации, поступающей по V1: это могут быть данные геомагнитной навигационной карты.

Не опровергнута также нейробиологическая работа Хайерса с соавторами, которая показывает, что V1 передает информацию об изменениях параметров магнитного поля (Heuvers et al., 2010). Более того, эти данные были недавно подтверждены независимой группой исследователей (Wu, Dickman, 2011). Другое дело, что вопрос о локализации и природе гипотетических магниторецепторов, которые иннервируются глазной ветвью тройничного нерва, остается открытым.

Если геомагнитное поле воспринимается за счёт намагниченных частиц, рецептор должен быть чувствителен к воздействию сильной пульсации магнитного поля, способной перемагнитить железосодержащие частицы. Достаточно сильная (0.1 Гс) и короткая (менее 5 мкс) пульсация поля теоретически должна нарушать работу однодоменных магниторецепторов из-за наведённого магнитного момента (Holland, 2010). Работа гипотетического рецептора на основе суперпарамагнитных частиц также может быть нарушена пульсацией поля из-за сильной деформации связи частиц с клеточной мембраной. Следует отметить, что в отличие от метода перерезания (или анестезии) глазного нерва, воздействие магнитного пульса неспецифично: работа магнитного рецептора должна быть нарушена, но как именно – не вполне понятно. Кроме того, возможны побочные эффекты, влияющие на работу ЦНС. Многие исследования, проведённые с использованием этой методики, приводили к нарушению ориентационного поведения как в клетках Эмлена (Wiltschko et al., 1994, 1998; Beason et al., 1995), так и у свободнелетающих птиц (Beason et al., 1997; Holland, 2010; Holland, Helm, 2013). Интересно, что у австралийских белоглазок (*Zosterops lateralis*) пульсирующее магнитное поле нарушало нормальную миграционную ориентацию только у взрослых опытных мигрантов, в то время как молодые птицы не реагировали на экспериментальное воздействие (Munro et al., 1997a, b). Авторы интерпретировали эти результаты в том смысле, что получаемая через магнетитный рецептор ин-

формация является частью магнитной карты, т.е. нужна для навигации, к которой способны лишь опытные птицы. Молодые особи мигрируют в заданном направлении на основании часов и компаса (Gwinner, Wiltschko, 1978; Berthold, Querner, 1981; Berthold 1990, 1991) и не имеют навигационной карты, поэтому и не реагируют на нарушение работы магнетитного рецептора. Применение местной анестезии (лидокаина) снимало эффект нарушения ориентации магнитным пульсом – птицы возвращались к миграционной ориентации (Beason, Semm, 1987, 1996; Wiltschko et al., 2009; Beason et al., 1995), что, по мнению авторов, практически исключает возможность какого-либо неспецифического эффекта данного воздействия (Wiltschko R., Wiltschko W., 2013). Следует, однако, заметить, что эти и другие эксперименты с анестезией надклювья (например, Wiltschko et al., 2010) имеют существенный недостаток: действие анестетика (лидокаина) является гораздо более кратковременным, чем полагают авторы. Полученные ими эффекты крайне удивительны и скорее подрывают, чем укрепляют доверие к их результатам.

На наш взгляд, результаты многочисленных экспериментов с нарушением ориентации пульсацией магнитного поля указывают на роль магнитного материала (очевидно, оксидов железа) в механизме магниторецепции. Существенно, что все подобные эксперименты приводили не к дезориентации птиц, а к ориентации в направлении, отличающемся от контрольного. Однако более детальная интерпретация полученных к настоящему времени крайне противоречивых результатов затруднительна и, на наш взгляд, преждевременна. Когда ожидаемым эффектом является какое-то (заранее неизвестно какое) нарушение ориентации, интерпретировать получаемые результаты очень трудно.

МАГНИТОРЕЦЕПЦИЯ ВО ВНУТРЕННЕМ УХЕ?

Помимо упомянутых двух магниторецепторных систем, существование которых можно считать достаточно убедительно показанным, есть данные о ещё одной, третьей системе. Некоторые авторы предполагают наличие намагниченных частиц на основе оксидов железа в лагене (структура, гомологичная улитке внутреннего уха сумчатых и плацентарных млекопитающих) у рыб и птиц (Harada et al., 2001; Harada, 2008). Эти данные не вызвали заметной реакции у исследователей магниторецепции птиц. Ситуация изменилась в 2011 г., когда Ву и Дикман показали, что стимуляция быстро

меняющимся магнитным полем приводит у голубя к экспрессии генов, кодирующих белки *c-fos* (маркеры нейронной активности), не только в ядрах поверхностной и глубокой чувствительности, как было показано Хайерсом с соавторами (Heuvers et al., 2010; заметим, кстати, что немецкие исследователи использовали другой маркер, ZENK), но и в вестибулярных ядрах ствола, дорсальной части таламуса, гиппокампе и зрительном гиперпаллиуме (гомолог зрительной коры млекопитающих; Wu, Dickman, 2011). Удаление лагены существенно снижало уровень нейронной активности во многих вышеупомянутых областях мозга, кроме зрительного гиперпаллиума. Надо сказать, что пока эти исследования ждут независимого подтверждения, что является очень нетривиальной задачей: удаление лагены сопряжено с большим риском летального исхода. У прооперированных птиц почти всегда наблюдаются нарушения вестибулярного аппарата, которые крайне затрудняют возможность проведения с ними поведенческих ориентационных экспериментов как в лаборатории, так и тем более в свободном полёте. На данный момент решить эту проблему не удалось.

В дальнейшем авторам удалось получить электрофизиологический ответ на изменения магнитного поля от нейронов в вестибулярных ядрах (Wu, Dickman, 2012). Эти данные показывают, что отдельные клетки вестибулярных ядер отвечают на специфичные направления магнитного стимула. По имеющимся данным, нейроны вестибулярных ядер кодируют направление, интенсивность и полярность магнитного поля. Необходимо, однако, упомянуть, что нейроны вестибулярных ядер могут интегрировать сигналы от разных сенсорных систем (проприорецепторы в мышцах, определяющие положение шеи и глаз, Gdowski, McCrea, 2000; фоторецепторы, дающие информацию о зрительном потоке, Azzena et al., 1980). Таким образом, ответ нейронов вестибулярных ядер на магнитный стимул еще не доказывает, что именно лагена содержит магниторецепторы. Не исключено, что источником магнитной информации являются магниторецепторы в других органах, а в вестибулярных ядрах происходит лишь интеграция информации. Впрочем, полученные в последнее время данные о наличии большого количества ферригидрита в волосковых клетках внутреннего уха голубей (Lauwers et al., 2013) могут косвенно указывать на магниторецепцию во внутреннем ухе, так как биогенный ферригидрит обладает магнитными свойствами (Райхер и др., 2010).

Резюмируя можно сказать, что в самые последние годы получены данные, указывающие что

помимо зрительной магниторецепторной системы и магниторецепторной системы в надклювье (по-видимому, на основе механорецепторов), у птиц есть и третья система на вестибулярной основе. Непонятно, как можно было бы организовать поведенческие эксперименты для изучения этой системы – а именно поведенческие эксперименты являются одной из основ изучения магниторецепторных способностей птиц, особенно учитывая методические сложности использования электрофизиологии. Функция вестибулярной магниторецепции, если она действительно существует, совершенно непонятна и, похоже, идентична функции надклювьевого органа. Вопросов, касающихся этой гипотетической системы, гораздо больше, чем ответов.

ФУНКЦИИ И ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ХИМИЧЕСКОЙ И МАГНЕТИЧНОЙ МАГНИТОРЕЦЕПЦИИ

Принято считать, что магниторецепторная система, локализованная в сетчатке глаза, используется для решения ориентационных задач, т.е. является компасной системой. Уже в 1996 г. было показано, что информация, передаваемая по тройничному нерву, не является критически важной для осуществления магнитной ориентации у рисового трупяла (Beason, Semm, 1996). Данная работа не свободна от некоторых методических недостатков; однако позднее было предоставлено бесспорное свидетельство, что магнитная информация, передаваемая по тройничному нерву, не является ни необходимой, ни достаточной для выбора и поддержания миграционного направления по геомагнитному полю у зарянки (Zapka et al., 2009). В то же время информация, воспринимаемая в сетчатке глаза и обрабатываемая в кластере N, необходима для осуществления магнитной ориентации (Zapka et al., 2009). Помимо этого прямого экспериментального доказательства очень убедительным выглядит то обстоятельство, что модель радикальных пар объясняет инклинационность магнитного компаса птиц (Ritz et al., 2000). Компас, основанный на магнитных соединениях железа, должен быть полярным, а не инклинационным.

Считается, что в природе птицы в момент использования магнитного компаса совершают сканирующие движения головой из стороны в сторону (Mouritsen et al., 2004a; эти движения были обнаружены еще В.Р. Дольником (1981), который, однако, считал их связанными со звездной навигацией), т.е. как бы “рассматривают” магнитное поле и, возможно, сопоставляют зрительный образ, получаемый от магниторецепторных

пигментов, с “нормальной” зрительной картиной мира (Ritz et al., 2010). Пока подобные движения не были отмечены у птиц в природе, и наши наблюдения в уличных вольерах говорят о том, что некоторые ночные мигранты, использующие магнитный компас, не совершают их (Н.С. Чернецов, С. Лю, неопубликованные данные).

Функцией гипотетического надклювного органа (см. разд. 3), возможно, является магнитная навигация, т.е. этот орган может служить для использования магнитной карты. Следует ещё раз подчеркнуть, что существование магнитной карты у мигрирующих птиц, хотя неоднократно предполагалось на основе косвенных данных (Freake et al., 2006), не может считаться доказанным фактом. Данные по хомингу почтовых голубей часто указывают на затруднения при поиске дороги домой при временных и пространственных возмущениях геомагнитного поля (Walcott, 1991). С другой стороны, литература по хомингу голубей весьма обширна и полна крайне противоречивых сведений (Wallraff, 2005). Наряду с казалось бы убедительными данными о важной роли параметров магнитного поля (Wiltschko et al., 2009; Wiltschko et al., 2010; Mora, Walker, 2009, 2012), есть не менее убедительные сведения, говорящие о способности голубей совершать хоминг без доступа к геомагнитной информации (Wallraff 1999; Gagliardo et al., 2006, 2008, 2009).

Менее противоречивы данные о том, что некоторые птицы если и не имеют полноценной врождённой магнитной карты, то по крайней мере могут использовать так называемые магнитные реперы. Известно, что ряд птиц имеют достаточно сложную врождённую программу миграции, которая может быть сформулирована в таком виде: неопытные молодые особи, мигрирующие впервые, летят определённое время в определённом направлении, затем меняют курс и снова летят в другом направлении в течение известного времени, и т.д.; в итоге они оказываются в видоспецифичном районе зимовки (Gwinner, Wiltschko, 1978; Berthold, 1990, 1991). Для мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) было показано, что соответствующие изменения миграционного направления в неволе происходят лишь в том случае, если птицы оказываются в магнитном поле, имитирующем поле в районе, где этот поворот должен произойти (на северо-западе Африки; Beck, Wiltschko, 1988). Нам на том же виде не удалось подтвердить эти данные: наши мухоловки-пеструшки предсказуемым образом изменяли направление миграционной ориентации в естественном поле района своего рождения

(Восточная Прибалтика; Кишкинёв и др., 2006). Однако восточные соловьи (*Luscinia luscinia*) существенно увеличивали скорость и уровень жиронакопления, если их во время осенней миграции помещали в искусственное магнитное поле, имитирующее естественное геомагнитное поле в Северном Египте, перед пересечением Сахары (Fransson et al., 2001; Kullberg et al., 2003). Позднее было показано, что параметры магнитного поля (общая интенсивность и инклинация) влияют на уровень жиронакопления и миграционное направление и у других воробьиных мигрантов, в частности у зарянки и у славки-завирушки (*Sylvia curruca*) как осенью, так и весной (Kullberg et al., 2007; Henshaw et al., 2010). Следует подчеркнуть, что эти эффекты не могут быть компасными, так как компасное направление в экспериментах не изменялось. Если считать полученные эффекты настоящими (а нет оснований думать иначе), это именно получение информации от магнитной карты, причем в случае молодых птиц эта карта должна быть врождённой. Наши данные по мухоловкам-пеструшкам из Западной Сибири также могут указывать на использование магнитных реперных районов, знание которых врождённое (Chernetsov et al., 2008b).

Все эти данные не доказывают существование подробной магнитной карты. Их можно вполне удовлетворительно объяснить поведенческими реакциями (изменением направленности миграционной активности) на определённые значения параметров магнитного поля. При этом ни в одном из цитируемых исследований не проверяли, как именно воспринимается магнитная информация, с помощью какого магниторецепторного органа. По умолчанию предполагается, что речь идёт об использовании системы на основе железосодержащих соединений, но прямых доказательств этого нет. Полученные нами недавно данные, согласно которым тростниковые камышевки нуждаются в информации, передаваемой тройничным нервом, для того чтобы компенсировать долготное смещение на 1000 км (рис. 5, Kishkinev et al., 2013), указывают на возможную роль магнетитной магниторецепции в использовании гипотетической магнитной карты. Интересно, что наши данные говорят против использования деклинации (магнитного склонения) для навигации: наша экспериментальная группа камышевок имела интактный магнитный компас в сетчатке, т.е. способность этих птиц использовать деклинацию была такой же, как и у контрольной группы.

Любопытно, что использование геомагнитных параметров для дальней навигации (на масшта-

бе в сотни и тысячи километров) было показано для представителей других классов позвоночных, например для морских черепах (Lohmann et al., 1999, 2001, 2004; Putman et al., 2011) и для костных рыб, в частности нерки (*Oncorhynchus nerka*; Putman et al., 2013). Следует отметить, что магнитная карта, используемая морскими черепаками логгерхедами (*Caretta caretta*), является врождённой (Putman et al., 2011). Сообщения об использовании магнитной карты тритонами (Fischer et al., 2001; Phillips et al., 2002) вызывают удивление: не вполне понятно, как геомагнитная карта может использоваться животными (любими) на пространственном масштабе, характерном для перемещений земноводных (немногие километры). На таких расстояниях шум, вызванный естественными суточными и нерегулярными флуктуациями значений магнитного поля Земли, должен быть сильнее сигнала.

Можно предположить, что магнитосенсорная система, обеспечивающая навигацию и предположительно основанная на магнитных свойствах соединений железа, является эволюционно древней и не возникла в классе птиц, а унаследована ими от рептилий или даже еще более отдаленных предков. В связи с этим поиски такой сенсорной системы у морских черепах, амфибий и рыб выглядят перспективными. С другой стороны, магниторецепция на основе светозависимых обратимых химических реакций в сетчатке глаза пока не была показана у других позвоночных. Впрочем, учитывая уровень изученности обеих магнитосенсорных систем птиц (и тем более гипотетической третьей, возможно локализованной в лагене), подобные эволюционные рассуждения в настоящее время могут быть лишь крайне предвзятными.

Авторы искренне признательны К.В. Кавокину, Ю.Г. Бояриновой и О.С. Кульбах, чьи конструктивные замечания помогли существенно улучшить рукопись. Исследования Н.С. Чернецова были поддержаны грантами РФФИ 09-04-00208-а и 09-04-00296-а. Работа Д.А. Кишкинёва поддержана стипендией им. Ф. Бантинга (NSERC).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банерджи С.К., Московитц Б.М., 1989. Ферримагнетизм магнетита // Биогенный магнетит и магниторецепция. Новое о биомагнетизме. Т. 1: Пер. с англ. М.: Мир. С. 32–62.
- Дольник В.Р., 1981. Навигационные телодвижения мигрирующих ночью птиц // Орнитология. Вып. 16. С. 58–63.
- Киривинк Дж., Джонс Д., Мак-Фадден Б. (ред.), 1989. Биогенный магнетит и магниторецепция. Новое о биомагнетизме. В 2-х т.: Пер. с англ. М.: Мир. Т. 1. 353 с. Т. 2. 525 с.
- Киривинк Дж.Л., Уокер М.М., 1989. Размер частиц в магнетитных магниторецепторах // Биогенный магнетит и магниторецепция. Новое о биомагнетизме. Т. 1. Пер. с англ. М.: Мир. С. 319–333.
- Кишкинев Д.А., Чернецов Н.С., Большаков К.В., 2006. Миграционная ориентация молодых мухоловок-пеструшек из Восточной Прибалтики // Орнитология. Вып. 33. С. 153–160.
- Кузнецов А.Н., Ванаг В.К., 1987. Механизмы действия магнитных полей на биологические системы // Изв. АН СССР. Сер. биол. Вып. 6. С. 814–827.
- Райхер Ю.Л., Степанов В.И., Столяр С.В., Ладыгина В.П., Балаев Д.А., Ищенко Л.А., Балаشو М., 2010. Магнитные свойства биоминеральных наночастиц, продуцируемых бактериями *Klebsiella oxytoca* // Физика твердого тела. Т. 52. Вып. 2. С. 277–284.
- Ahmad M., Cashmore A.R., 1993. HY4 gene of *A. thaliana* encodes a protein with characteristics of a blue-light photoreceptor // Nature. V. 366. № 6451. P. 162–166.
- Azzena G.B., Mameli O., Tolu E., 1980. Distribution of visual input to the vestibular nuclei // Arch. Ital. Biol. V. 118. P. 196–204.
- Batchelor S.N., Kay C.W.M., McLaughlan K.A., Shkrob I.A., 1993. Time-resolved and modulation methods in the study of the effects of magnetic fields on the yields of free radical reactions // J. Phys. Chem. V. 97. № 50. P. 13250–13258.
- Beason R.C., Nichols J.E., 1984. Magnetic orientation and magnetic sensitive material in a transequatorial migratory bird // Nature. V. 309. № 5964. P. 151–153.
- Beason R.C., Brennan W.J., 1986. Natural and induced magnetization in the bobolink, *Dolichonyx oryzivorus* (Aves: Icteridae) // J. Exp. Biol. V. 125. № 1. P. 49–56.
- Beason R.C., Semm P., 1987. Magnetic responses of the trigeminal nerve system of the bobolink (*Dolichonyx oryzivorus*) // Neurosci. Lett. V. 80. № 2. P. 229–234.
- Beason R.C., Semm P., 1996. Does the avian ophthalmic nerve carry magnetic navigational information? // J. Exp. Biol. V. 199. № 5. P. 1241–1244.
- Beason R.C., Dussourd N., Deutschlander M.E., 1995. Behavioural evidence for the use of magnetic material in magnetoreception by a migratory bird // J. Exp. Biol. V. 198. № 1. P. 141–146.
- Beason R.C., Wiltschko R., Wiltschko W., 1997. Pigeon homing: effect of magnetic pulses on initial orientation // Auk. V. 114. № 3. P. 405–415.
- Beck W., Wiltschko W., 1988. Magnetic factors control the migratory direction of Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca* Pallas) // Proc. 19th Internat. Ornithol. Congress. P. 1955–1962.

- Berthold P., 1990. Spatiotemporal programmes and genetics of orientation // *Experientia*. V. 46. № 4. P. 363–371.
- Berthold P., 1991. Spatiotemporal programmes and genetics of orientation // *Orientation in birds* / Ed. Berthold P. Basel: Birkhäuser. P. 86–105.
- Berthold P., Querner U., 1981. Genetic basis of migration behavior on European warblers // *Science*. V. 212. № 4490. P. 77–79.
- Blakemore R.P., 1975. Magnetotactic bacteria // *Science*. V. 190. № 4212. P. 377–379.
- Boström J.E., Åkesson S., Alerstam T., 2012. Where on earth can animals use a geomagnetic bi-coordinate map for navigation? // *Ecography*. V. 35. № 11. P. 1039–1047.
- Cadiou H., McNaughton P.A., 2010. Avian magnetite-based magnetoreception: a physiologist's perspective // *J. R. Soc. Interface*. V. 7. Suppl. 2. P. S193–S205.
- Chernetsov N., Kishkinev D., Mouritsen H., 2008a. A long-distance avian migrant compensates for longitudinal displacement during spring migration // *Curr. Biol*. V. 18. № 3. P. 188–190.
- Chernetsov N., Kishkinev D., Gashkov S., Kosarev V., Bolshakov C.V., 2008b. Migratory programme of juvenile pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, from Siberia implies a detour around Central Asia // *Anim. Behav*. V. 75. № 2. P. 539–545.
- Diebel C.E., Proksch R., Green C.R., Neilson P., Walker M.M., 2000. Magnetite defines a vertebrate magnetoreceptor // *Nature*. V. 406. № 6793. P. 299–302.
- Emlen S.T., 1967a. Migratory orientation in the Indigo Bunting, *Passerina cyanea*. Part I: Evidence for use of celestial cues // *Auk*. V. 84. № 3. P. 309–342.
- Emlen S.T., 1967b. Migratory orientation in the Indigo Bunting, *Passerina cyanea*. Part II: Mechanism of celestial orientation // *Auk*. V. 84. № 4. P. 463–489.
- Falkenberg G., Fleissner G., Schuchardt K., Kuehbach 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*. V. 5. № 2. P. e9231.
- Feenders G., Liedvogel M., Rivas M., Zapka M., Horita H., Hara E., Wada K., Mouritsen H., Jarvis E.D., 2008. Molecular mapping of movement associated areas in the avian brain: a motor theory for vocal learning origin // *PLoS ONE*. V. 3. № 3. P. e1768.
- Fischer J.H., Munro U., Phillips J.B., 2003. Magnetic navigation by an avian migrant? // *Avian Migration* / Eds. Berthold P., Gwinner E., Sonnenschein E. Berlin; Heidelberg: Springer. P. 423–432.
- Fischer J.H., Freake M.J., Borland S.C., Phillips J.B., 2001. Evidence for the use of magnetic map information by an amphibian // *Anim. Behav*. V. 62. № 1. P. 1–10.
- 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 // *Naturwissenschaften*. V. 94. № 8. P. 631–642.
- Fleissner G., Holtkamp-Rötzler E., Hanzlik M., Winklhofer M., Gleissner G., Petersen N., Wiltshko W., 2003. Ultrastructural analysis of a putative magnetoreceptor in the beak of homing pigeons // *J. Comp. Neurol*. V. 458. P. 350–360.
- Foley L.E., Gegeer R.J., Reppert S.M., 2011. Human cryptochrome exhibits light-dependent magnetosensitivity. *Nat. Commun*. V. 2. № 6. P. 356.
- Fransson T., Jakobsson S., Johansson P., Kullberg C., Lind J., Vallin A., 2001. Magnetic cues trigger extensive refuelling // *Nature*. V. 414. № 6859. P. 35–36.
- Freake M.J., Muheim R., Phillips J.B., 2006. Magnetic maps in animals: a theory comes of age? // *Quart. Rev. Biol*. V. 81. № 4. P. 327–347.
- 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 // *J. Exp. Biol*. V. 215. № 14. P. 2399–2404.
- Gagliardo A., Ioalè P., Savini M., Wild J.M., 2006. Having the nerve to home: Trigeminal magnetoreceptor versus olfactory mediation of homing in pigeons // *J. Exp. Biol*. V. 209. № 15. P. 2888–2892.
- Gagliardo A., Ioalè P., Savini M., Wild M., 2008. Navigational abilities of homing pigeons deprived of olfactory or trigeminally mediated magnetic information when young // *J. Exp. Biol*. V. 211. № 13. P. 2046–2051.
- 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 // *J. Exp. Biol*. V. 212. № 19. P. 3119–3124.
- Gdowski G.T., McCrea R.A., 2000. Neck proprioceptive inputs to primate vestibular nucleus neurons // *Exp. Brain Res*. V. 135. № 4. P. 511–526.
- Gegeer R.J., Casselman A., Waddell S., Reppert S.M., 2008. Cryptochrome mediates light-dependent magnetosensitivity in *Drosophila* // *Nature*. V. 454. № 7207. P. 1014–1018.
- Gwinner E., Wiltshko W., 1978. Endogenously controlled changes in migratory direction of the garden warbler, *Sylvia borin* // *J. Comp. Physiol. A*. V. 125. № 3. P. 267–273.
- 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*. V. 13. № 4. P. 325–331.
- Harada Y., 2008. The relation between the magnetic function of birds and fishes and their lagenal function // *Acta Otolaryngol*. V. 128. № 4. P. 432–439.

- Harada Y., Taniguchi M., Namatame H., Iida A., 2001. Magnetic materials in otoliths of bird and fish lagena and their function // *Acta Otolaryngol.* V. 121. № 5. P. 590–595.
- Henshaw I., Fransson T., Jakobsson S., Kullberg C., 2010. Geomagnetic field affects spring migratory direction in a long distance migrant // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 64. № 8. P. 1317–1323.
- 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.* V. 2. № 9. P. 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 // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* V. 107. № 20. P. 9394–9399.
- Hill E., Ritz T., 2010. Can disordered radical pair systems provide a basis for a magnetic compass in animals? // *J. R. Soc. Interface.* V. 7. Suppl. 2. P. S265–S271.
- Holland R.A., 2010. Differential effects of magnetic pulses on the orientation of naturally migrating birds // *J. R. Soc. Interface.* V. 7. № 52. P. 1617–1625.
- Holland R.A., Helm B., 2013. A strong magnetic pulse affects the precision of departure direction of naturally migrating adult but not juvenile birds // *J. R. Soc. Interface.* V. 10. № 81. P. 20121047. doi:10.1098/rsif.2012.1047.
- Holland R.A., Thorup K., Gagliardo A., Bisson I.A., Knecht E., Mizrahi D., Wikelski M., 2009. Testing the role of sensory systems in the migratory heading of a songbird // *J. Exp. Biol.* V. 212. № 24. P. 4065–4071.
- Kass R.E., Ventura V., Cai C., 2003. Statistical smoothing of neuronal data // *Network: Comput. Neural Syst.* V. 14. № 1. P. 5–15.
- Kavokin K.V., 2009. The puzzle of magnetic resonance effect on the magnetic compass of migratory birds // *Bioelectromagnetics.* V. 30. № 5. P. 402–410.
- Keary N., Ruploh T., Voss J., Thalau P., Wiltschko R., Wiltschko W., Bischof H.J., 2009. Oscillating magnetic field disrupts magnetic orientation in zebra finches, *Taeniopygia guttata* // *Front. Zool.* V. 6. P. 25. doi:10.1186/1742-9994-6-25
- Kirschvink J.L., 1996. Microwave absorption by magnetite: A possible mechanism for coupling non-thermal levels of radiation to biological systems // *Bioelectromagnetics.* V. 17. № 3. P. 187–194.
- Kishkinev D., Chernetsov N., Heyers D., Mouritsen H., 2013. Migratory reed warblers need intact trigeminal nerves to correct for a 1,000 km eastward displacement // *PLoS ONE.* V. 8. № 6. P. e65847.
- Klarsfeld A., Malpel S., Michard-Vanhée C., Picot M., Chélot E., Rouyer F., 2004. Novel features of cryptochrome-mediated photoreception in the brain circadian clock of *Drosophila* // *J. Neurosci.* V. 24. № 6. P. 1468–1477.
- Kramer G., 1951. Eine neue Methode zur Erforschung der Zugorientierung und die bisher damit erzielten Ergebnisse // *Proc. X Ornithol. Congr. Uppsala.* P. 269–280.
- Kramer G., 1953. Die Sonnenorientierung der Vögel // *Verh. Dtsch. zool. Ges., Zool. Anzeig. Suppl.* 16. P. 72–84.
- Kullberg C., Lind J., Fransson T., Jakobsson S., Vallin A., 2003. Magnetic cues and time of season affect fuel deposition in migratory thrush nightingales (*Luscinia luscinia*) // *Proc. R. Soc. B.* V. 270. № 1513. P. 373–378.
- Kullberg C., Henshaw I., Jakobsson S., Johansson P., Fransson T., 2007. Fuelling decisions in migratory birds: geomagnetic cues override the seasonal effect // *Proc. R. Soc. B.* V. 274. № 1622. P. 2145–2151.
- Lau J.C.S., Christopher T.R., Hore P.J., 2012. Compass magnetoreception in birds arising from photo-induced radical pairs in rotationally disordered cryptochromes // *J. R. Soc. Interface.* V. 9. № 77. P. 3329–3337.
- Lauwers M., Pichler P., Edelman N.B., Resch G.P., Ushakova L., Salzer M.C., Heyers D., Saunders M., Shaw J., Keays D.A., 2013. An iron-rich organelle in the cuticular plate of avian hair cells // *Curr. Biol.* V. 23. № 10. P. 924–929.
- Liedvogel M., Mouritsen H., 2010. Cryptochromes – a potential magnetoreceptor: what do we know and what do we want to know? // *J. R. Soc. Interface.* V. 7. Suppl. 2. P. S147–S162.
- Liedvogel M., Maeda K., Henbest K., Schleicher E., Simon T., Timmel C.R., Hore P.J., Mouritsen H., 2007. Chemical magnetoreception: bird cryptochrome 1a is excited by blue light and forms long-lived radical-pairs // *PLoS ONE.* V. 2. № 10. P. e1106.
- Lin C.T., Todo T., 2005. The cryptochromes // *Genome Biol.* V. 6. P. 220. doi:10.1186/gb-2005-6-5-220
- Liu X., Chernetsov N., 2012. Avian orientation: multi-cue integration and calibration of compass systems // *Chinese Birds.* V. 3. № 1. P. 1–8.
- Lohmann K.J., Hester J.T., Lohmann C.M.F., 1999. Long-distance navigation in sea turtles // *Ethol. Ecol. Evol.* V. 11. № 1. P. 1–23.
- Lohmann K.J., Cain S.D., Dodge S.A., Lohmann C.M.F., 2001. Regional magnetic fields as navigational markers for sea turtles // *Science.* V. 294. № 5541. P. 364–366.
- Lohmann K.J., Lohmann C.M.F., Ehrhart L.M., Bagley D.A., Swing T., 2004. Geomagnetic map used in sea-turtle navigation // *Nature.* V. 428. № 6986. P. 909–910.
- Lowenstam H.A., 1962 Magnetite in denticle capping in recent chitons (Polyplacophora) // *Geol. Soc. Am. Bull.* V. 73. № 4. P. 435–438.
- Maeda K., Henbest K.B., Cintolesi F., Kuprov I., Rodgers C.T., Liddell P.A., Gust D., Timmel C.R., Hore P.J., 2008. Chemical compass model of avian magnetoreception // *Nature.* V. 453. № 7183. P. 387–390.

- 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*. V. 91. № 12. P. 585–588.
- Mora C.V., Walker M.M., 2009. Do release-site biases reflect response to the Earth's magnetic field during position determination by homing pigeons? // *Proc. R. Soc. B*. V. 276. № 1671. P. 3295–3302.
- Mora C.V., Walker M.M., 2012. Consistent effect of an attached magnet on the initial orientation of homing pigeons, *Columba livia* // *Anim. Behav.* V. 84. № 2. P. 377–383.
- Mora C.V., Davison M., Wild J.M., Walker M.M., 2004. Magnetoreception and its trigeminal mediation in the homing pigeon // *Nature*. V. 432. № 7016. P. 508–511.
- Mouritsen H., 2012. Search for the compass needles // *Nature*. V. 484. № 7394. P. 320–321.
- Mouritsen H., Hore P.J., 2012. The magnetic retina: light-dependent and trigeminal magnetoreception in migratory birds // *Curr. Opin. Neurobiol.* V. 22. № 2. P. 343–352.
- Mouritsen H., Feenders G., Liedvogel M., Kropp W., 2004a. Migratory birds use head scans to detect the direction of the earth's magnetic field // *Curr. Biol.* V. 14. № 21. P. 1946–1949.
- Mouritsen H., Janssen-Bienhold U., Liedvogel M., Feenders G., Stalleicken J., Dirks P., Weiler R., 2004b. Cryptochrome and neuroactivity markers co-localize in bird retina during magnetic orientation // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* V. 101. № 39. P. 14294–14299.
- Mouritsen H., Feenders G., Liedvogel M., Wada K., Jarvis E.D., 2005. Night-vision brain area in migratory songbirds // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* V. 102. № 23. P. 8339–8344.
- Muheim R., Bäckman J., Åkesson S., 2002. Magnetic compass orientation in European robins is dependent on both wavelength and intensity of light // *J. Exp. Biol.* V. 205. № 24. P. 3845–3856.
- Muheim R., Moore F.R., Phillips J.B., 2006. Calibration of magnetic and celestial compass cues in migratory birds – a review of cue-conflict experiments // *J. Exp. Biol.* V. 209. № 1. P. 2–17.
- Munro U., Munro J.A., Phillips J.B., Wiltschko W., 1997a. Effect of wavelength of light and pulse magnetisation on different magnetoreception systems in a migratory bird // *Aust. J. Zool.* V. 45. № 2. P. 189–198.
- Munro U., Munro J.A., Phillips J.B., Wiltschko R., Wiltschko W., 1997b. Evidence for a magnetite-based navigational 'map' in birds // *Naturwissenschaften*. V. 84. № 1. P. 26–28.
- Newton A., 1896. *A Dictionary of Birds*. London: A & C Black. 1088 p.
- Nießner C., Denzau S., Gross J.C., Peichl L., Bischof H.J., Fleissner G., Wiltschko W., Wiltschko R., 2011. Avian ultraviolet/violet cones identified as probable magnetoreceptors // *PLoS ONE*. V. 6. № 5. P. e20091.
- Partch C.L., Sancar A., 2005. Photochemistry and photobiology of cryptochrome blue-light photopigments: The search for a photocycle // *Photochem. Photobiol.* V. 81. № 6. P. 1291–1304.
- Phillips J.B., Freake M.J., Fischer J.H., Borland S.C., 2002. Behavioral titration of a magnetic map coordinate // *J. Comp. Physiol. A*. V. 188. № 2. P. 157–160.
- Putman N.F., Endres C.S., Lohmann C.M.F., Lohmann K.J., 2011. Longitude perception and bicoordinate magnetic maps in sea turtles // *Curr. Biol.* V. 21. № 6. P. 463–466.
- Putman N.F., Lohmann K.J., Putman E.M., Quinn T.P., Klimley A.P., Noakes D.L.G., 2013. Evidence for geomagnetic imprinting as a homing mechanism in Pacific salmon // *Curr. Biol.* V. 23. № 4. P. 312–316.
- Rappl R., Wiltschko R., Weindler P., Berthold P., Wiltschko W., 2000. Orientation behavior of Garden Warblers, *Sylvia borin*, under monochromatic light of various wavelengths // *Auk*. V. 117. № 1. P. 256–260.
- Ritz T., Adem S., Schulten K., 2000. A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds // *Biophys. J.* V. 78. № 2. P. 707–718.
- Ritz T., Thalau P., Phillips J.B., Wiltschko R., Wiltschko W., 2004. Resonance effects indicate a radical-pair mechanism for avian magnetic compass // *Nature*. V. 429. № 6988. P. 177–180.
- Ritz T., Ahmad M., Mouritsen H., Wiltschko R., Wiltschko W., 2010. Photoreceptor-based magnetoreception: optimal design of receptor molecules, cells, and neuronal processing // *J. R. Soc. Interface*. V. 7. Suppl. 2. P. S135–S146.
- Rodgers C.T., Hore P.J., 2009. Chemical magnetoreception in birds: the radical pair mechanism // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* V. 106. № 2. P. 353–360.
- Sancar A., 2003. Structure and function of DNA photolyase and cryptochromes blue-light photoreceptors // *Chem. Rev.* V. 103. № 6. P. 2203–2237.
- Schmidt-Koenig K., 1990. The sun compass // *Experientia*. V. 46. № 4. P. 336–342.
- Schneider T., Thalau H.P., Semm P., Wiltschko W., 1994. Melatonin is crucial for the migratory orientation of pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca* Pallas) // *J. Exp. Biol.* V. 194. № 1. P. 255–262.
- Schulten K., 1982. Magnetic field effects in chemistry and biology // *Festkörperprobleme* / Ed. Treusch J. Braunschweig: Vieweg. V. 22. P. 61–83.
- Schulten K., Windemuth A., 1986. Model for a physiological magnetic compass // *Biophysical Effects of Steady Magnetic Fields*. Proc. Physics / Ed. Maret G., Boccara N., Kiepenheuer J. Berlin: Springer. V. 11. P. 99–106.
- Schulten K., Swenberg C.E., Weller A., 1978. A biomagnetic sensory mechanism based on magnetic field modulated coherent electron spin motion // *Z. Phys. Chem. (NF)*. V. 111. № 1. P. 1–5.

- Shcherbakov V.P., Winklhofer M.*, 2010. Theoretical analysis of flux amplification by soft magnetic material in a putative biological magnetic-field receptor // *Phys. Rev. E*. V. 81. № 3. P. 031921.
- Semm P., Beason R.C.*, 1990. Responses to small magnetic variations by the trigeminal system of the bobolink // *Brain Res. Bull.* V. 25. № 5. P. 735–740.
- Solov'yov I.A., Greiner W.*, 2007. Theoretical analysis of an iron-mineral-based magnetoreceptor model in birds // *Biophys. J.* V. 93. № 5. P. 1493–1509.
- Solov'yov I., Mouritsen H., Schulten K.*, 2010. Acuity of a cryptochrome and vision-based magnetoreception system in birds // *Biophys. J.* V. 99. № 1. P. 40–49.
- Stapput K., Thalau P., Wiltschko R., Wiltschko W.*, 2008. Orientation of birds in total darkness // *Curr. Biol.* V. 18. № 8. P. 602–606.
- Steiner U., Ulrich T.*, 1989. Magnetic field effects in chemical kinetics and related phenomena // *Chem. Rev.* V. 89. № 1. P. 51–147.
- 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*. V. 92. № 2. P. 86–90.
- Thienemann J.*, 1927. *Rossitten*. Neumann: Neudamm. 332 S.
- Timmel C.R., Hore P.J.*, 1996. Oscillating magnetic field effects on the yields of radical pair reactions // *Chem. Phys. Lett.* V. 257. № 3-4. P. 401–408.
- Treiber C.D., Salzer M.C., Riegler J., Edelman N., Sugar C., Breuss M., Pichler P., Cadiou H., Saunders M., Lythgoe M., Shaw J., Keays D.A.*, 2012. Clusters of iron-rich cells in the upper beak of pigeons are macrophages not magnetosensitive neurons // *Nature*. V. 484. № 7394. P. 367–370.
- Walcott C.*, 1978. Anomalies in the earth's magnetic field increase the scatter of pigeon's vanishing bearings // *Animal migration, navigation, and homing* / Ed. Schmidt-Koenig K., Keeton W.T. Berlin, Heidelberg, New York: Springer. P. 143–151.
- Walcott C.*, 1991. Magnetic maps in pigeons // *Orientation in birds* / Ed. Berthold P. Basel: Birkhäuser. P. 38–51.
- Walcott C., Gould J.L., Kirschvink J.L.*, 1979. Pigeons have magnets // *Science*. V. 205. № 4410. P. 1027–1029.
- Wallraff H.G.*, 1999. The magnetic map of the homing pigeon, an evergreen phantom // *J. Theor. Biol.* V. 197. № 2. P. 265–269.
- Wallraff H.G.*, 2005. *Avian navigation: pigeon homing as a paradigm*. Berlin: Springer. 230 p.
- Wallraff H.G., Kiepenheuer J., Neumann M.F., Streng A.*, 1995. Homing experiments with starlings deprived of the sense of smell // *Condor*. V. 97. № 1. P. 20–26.
- Walker M.M.*, 2008. A model for encoding of magnetic-field intensity by magnetite-based magnetoreceptor cells // *J. Theor. Biol.* V. 250. № 1. P. 85–91.
- Weber S.*, 2005. Light-driven enzymatic catalysis of DNA repair: A review of recent biophysical studies on photolyase // *BBA-Bioenergetics*. V. 1707. № 1. P. 1–23.
- Williams M.N., Wild J.M.*, 2001. Trigeminally innervated iron-containing structures in the beak of homing pigeons, and other birds // *Brain Res.* V. 889. № 1–2. P. 243–246.
- Wiltschko R., Wiltschko W.*, 2009a. Avian navigation // *Auk*. V. 126. № 4. P. 717–743.
- Wiltschko R., Wiltschko W.*, 2009b. 'Fixed direction'-responses of birds in the geomagnetic field // *Commun. Integr. Biol.* V. 2. № 2. P. 100–103.
- Wiltschko R., Wiltschko W.*, 2013. The magnetite-based receptors in the beak of birds and their role in avian navigation // *J. Comp. Physiol. A*. V. 199. № 2. P. 89–98.
- Wiltschko R., Schiffner I., Wiltschko W.*, 2009. A strong magnetic anomaly affects pigeon navigation // *J. Exp. Biol.* V. 212. № 18. P. 2983–2990.
- Wiltschko R., Ritz T., Stapput K., Thalau P., Wiltschko W.*, 2005. Two different types of light-dependent responses to magnetic fields in birds // *Curr. Biol.* V. 15. № 16. P. 1518–1523.
- Wiltschko R., Stapput K., Ritz T., Thalau P., Wiltschko W.*, 2007. Magnetoreception in birds: different physical processes for two types of directional responses // *HFSP J.* V. 1. № 1. P. 41–48.
- Wiltschko R., Munro U., Ford H., Stapput K., Wiltschko W.*, 2008. Light-dependent magnetoreception: orientation behaviour of migratory birds under dim red light // *J. Exp. Biol.* V. 211. № 20. P. 3344–3350.
- Wiltschko R., Schiffner I., Fuhrmann P., Wiltschko W.*, 2010. The role of the magnetite based receptors in the beak in pigeon homing // *Curr. Biol.* V. 20. № 17. P. 1534–1538.
- Wiltschko W.*, 1978. Further analysis of the magnetic compass of migratory birds // *Animal migration, navigation and homing* / Ed. Schmidt-Koenig K., Keeton W. Berlin: Springer. P. 301–310.
- Wiltschko W., Wiltschko R.*, 1972. Magnetic compass of European robins // *Science*. V. 176. № 4030. P. 62–64.
- Wiltschko W., Wiltschko R.*, 1995. Migratory orientation of European Robins is affected by the wavelength of light as well as by a magnetic pulse // *J. Comp. Physiol. A*. V. 177. № 3. P. 363–369.
- Wiltschko W., Wiltschko R.*, 1999. The effect of yellow and blue light on magnetic compass orientation in European Robins, *Erithacus rubecula* // *J. Comp. Physiol. A*. V. 184. № 3. P. 295–299.
- 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 // *J. Exp. Biol.* V. 204. № 19. P. 3295–3302.

- Wiltschko W., Wiltschko R., Munro U.*, 2000. Light-dependent magnetoreception in birds: the effect of intensity of 565 nm green light // *Naturwissenschaften*. V. 87. № 8. P. 366–369.
- Wiltschko W., Gesson M., Wiltschko R.*, 2001. Magnetic compass orientation of European robins under 565 nm green light // *Naturwissenschaften*. V. 88. № 9. P. 387–390.
- Wiltschko W., Daum P., Fergenbauer-Kimmel A., Wiltschko R.*, 1987. The development of the star compass in garden warblers, *Sylvia borin* // *Ethology*. V. 74. № 4. P. 285–292.
- Wiltschko W., Munro U., Ford H., Wiltschko R.*, 1993. Red light disrupts magnetic orientation of migratory birds // *Nature*. V. 364. № 6437. P. 525–527.
- Wiltschko W., Munro U., Beason R.C., Ford H., Wiltschko R.*, 1994. A magnetic pulse leads to a temporary deflection in the orientation of migratory birds // *Experientia*. V. 50. № 7. P. 697–700.
- Wiltschko W., Munro U., Ford H., Wiltschko R.*, 1998. Effect of a magnetic pulse on the orientation of Silvereyes, *Zosterops l. lateralis*, during spring migration // *J. Exp. Biol.* V. 201. № 23. P. 3257–3261.
- Wiltschko W., Munro U., Ford H., Wiltschko R.*, 2009. Avian orientation: the pulse effect is mediated by the magnetite receptors in the upper beak // *Proc. R. Soc. B*. V. 276. № 1665. P. 2227–2232.
- Winklhofer M., Kirschvink J.L.*, 2010. A quantitative assessment of torque-transducer models for magnetoreception // *J. R. Soc. Interface*. V. 7. Suppl. 2. P. S273–S289.
- Wu L.-Q., Dickman J.D.*, 2011. Magnetoreception in an avian brain in part mediated by inner ear lagena // *Curr. Biol.* V. 21. № 5. P. 418–423.
- Wu L.-Q., Dickman J.D.*, 2012. Neural correlates of a magnetic sense // *Science*. V. 336. № 6084. P. 1054–1057.
- Zapka M., Heyers D., Hein C.M., Engels S., Schneider N.-L., Hans J., Weiler S., Dreyer D., Kishkinev D., Wild M., Mouritsen H.*, 2009. Visual, but not trigeminal, mediation of magnetic compass information in a migratory bird // *Nature*. V. 461. № 7268. P. 1274–1277.
- Zapka M., Heyers D., Liedvogel M., Jarvis E.D., Mouritsen H.*, 2010. Night-time neuronal activation of Cluster N in a day- and night-migrating songbird // *Eur. J. Neurosci.* V. 32. № 4. P. 619–624.

Magnetoreception systems in birds: a review of current research

D. A. Kishkinev¹, N. S. Chernetsov^{2,3}

¹*University of Guelph, Department of Integrative Biology
Guelph, Canada, N1G 2W1*

²*Zoological Institute RAS, Biological Station Rybachy
238535 Russia, Kaliningrad Region, Rybachy*

³*St. Petersburg State University
199034 St. Petersburg, Universitetskaya Emb., 7/9
e-mail: nikita.chernetsov@gmail.com*

Currently at least two independent systems of magnetoreception are believed to exist in birds, based on different biophysical principles, located in different parts of their bodies, and having different innervation. One magnetoreceptor system is located in the retina and may be based on photo-induced biradical chemical reactions on the basis of cryptochrome. Information from these receptors is processed in a specialized part of visual Wulst, the so-called Cluster N. There are good reasons to believe that this visual magnetoreceptor processes compass magnetic information which is necessary for migratory orientation. The second magnetoreceptor system is probably iron-based (biogenic magnetite), is located somewhere in the upper beak (its exact location and ultrastructure of receptors remain unknown), and is innervated by the ophthalmic branch of trigeminal nerve. It cannot be ruled out that this system participates in spatial representation and helps forming either a kind of map or more primitive signposts, based on regular spatial variation of the geomagnetic field. The magnetic map probably governs navigation of migrating birds across hundreds and thousands of kilometers. Apart from these two systems whose existence may be considered to be convincingly shown (even if their details are not yet fully clear), there are data on the existence of magnetoreceptors based on the vestibular system. It cannot be ruled out that iron-based magnetoreception takes place in lagena (a structure homologous to cochlea of marsupials and eutherians), and the information perceived is processed in vestibular nuclei. The very existence of this magnetoreception system needs verification, and its function remains completely open.